

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

**MODÉLISATION DE LA VARIABILITÉ SAISONNIÈRE ET
DE LA SENSIBILITÉ AU CLIMAT DES PRODUCTIONS
GLACIELLE ET PÉLAGIQUE DE LA BAIE D'HUDSON**

Thèse présentée

dans le cadre du programme de doctorat en océanographie

en vue de l'obtention du grade de docteur ès sciences

PAR

© VIRGINIE SIBERT

Juillet 2010

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.

Composition du jury :

Jean-Claude Brêthes, président du jury, Université du Québec à Rimouski

Bruno Zakardjian, directeur de recherche, Université du Sud Toulon-Var

Yvonnick Le Clainche, codirecteur de recherche, Université du Québec à Rimouski

**Ken Denman, examinateur externe, Canadian Centre for Climate Modelling and
Analysis**

Gustavo Ferreyra, examinateur interne, Université du Québec à Rimouski

Dépôt initial le 26 février 2010

Dépôt final le 27 juillet 2010

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.

REMERCIEMENTS

« Le sel est âcre quand on le goûte à part ; mais c'est le parfait assaisonnement qui donne aux mets toute leur saveur. Ainsi les difficultés sont-elles le sel de la vie » (Baden-Powell). Je pense avoir comblé mes besoins pour les prochaines années et commencerai très bientôt le régime sans sel. Mais dans cette longue histoire, on est jamais seul, et on doit l'aboutissement du travail à beaucoup de personnes...

Pour commencer, le choix de commencer ce doctorat a été possible grâce à mon directeur, Bruno Zakardjian, qui m'a offert cette opportunité un matin de mai 2004. Un grand merci, donc, pour ces 5 années et demi (c'est important) durant lesquelles tu m'as permis de continuer, et ce malgré la distance souvent grande (juste 6000 km) qui nous a séparés. Merci pour ces derniers moments de « course », durant lesquels tu as su apporter le soutien scientifique dont j'avais vraiment besoin. J'ai aussi eu la chance ces deux dernières années de profiter de mes séjours à Toulon où l'accueil, tant au laboratoire du LSEET que dans la famille Zakardjian a toujours été très agréable. Merci à toute la famille ZAK de leur patience et de leur gentillesse!

Je ne pourrais continuer sans remercier le professeur François J. Saucier. Il fût mon co-directeur jusqu'en 2008. Malgré son départ trop rapide, il reste très présent. De son vivant il m'a beaucoup appris sur la philosophie de la science (sans pour autant que je puisse dire être une disciple parfaite, loin de là). Je me souviens de nos longues discussions avec Pierre, Frédéric et d'autres étudiants au laboratoire. Il m'a conseillé dans mon doctorat en de nombreuses reprises, même si il se vantait régulièrement ne rien comprendre à la biologie ... et pourtant... Il était capable de donner un avis sincère, et pas toujours facile à

entendre, mais juste. Il savait dire lorsque le travail était bon, et complimenter lorsqu'il le pensait. Il est parti beaucoup trop tôt et il nous manque. Merci François.

Merci à mon co-directeur, Yvonnick, d'avoir accepté (sur le tard) la co-direction de cette thèse déjà bien avancée. Ce n'est pas un pari facile, mais ce fût très agréable d'avoir ces occasions de parler avec toi et des judicieux conseils que tu as su me donner.

Merci aux membres de mon comité de thèse, Marina Levy et Michel Gosselin, pour avoir participé de près ou de loin à cette thèse. Nos discussions Michel m'ont beaucoup apporté et je te remercie des heures de patience que tu m'as accordées pour discuter et faire avancer ce travail.

Merci aux membres du jury de thèse d'avoir accepté de lire et de juger cette thèse. Un immense et tout particulier merci au président de mon jury, Jean-Claude Brêthes. D'abord co-directeur de maîtrise, vous avez toujours été là, dans les moments les plus difficiles, pour me reconforter, me dire que je pouvais, que j'étais capable d'y arriver. Je n'y croyais pas, et pourtant tout s'est bien terminé. Merci de tous ces beaux moments, et je n'en doute pas, il y en aura encore d'autres à venir !

Merci à l'équipe du LASSO (le Laboratoire d'Analyse et de Simulation des Systèmes Océaniques... LE laboratoire de l'ISMER). Que faire sans Simon Senneville ? Tu m'as apporté non seulement du soutien scientifique et technique dont j'ai eu besoin plus souvent qu'à mon tour, mais aussi un soutien moral, une amitié, et des moments incroyables au laboratoire. Merci pour ces moments de rire et de travail. Merci de ta diplomatie (c'est bien le mot) et de ta patience. Merci de tout ce que tu as réussi à faire pour le laboratoire. Et dans les dernières semaines, que dire de tous ces mots qui m'ont aidée à faire mon chemin jusqu'au bout !!

James, que faire sans quelqu'un dont la patience n'a d'égal que son sourire toujours au rendez-vous. Merci pour toutes les heures que tu as passées avec (et sans) moi pour résoudre des problèmes, mettre en place du matériel, pour tes formations (même si je n'ai

pas été une bonne élève pour certaines choses...). Tu es indispensable à la vie du laboratoire !

Je voudrais remercier les amis du laboratoire : Frédéric, Pierre, Simon (l'autre), Sylvain, Frédéric (l'autre), Joannie, Paul et Thibault. Merci pour les fous rires, les 5 à 7 au baro, les discussions sérieuses, les conseils que certains (Fredo, Pierrot) m'ont souvent prodigués, et pour leur aide dans les moments où je n'avais plus le temps de chercher.... C'est ça aussi le monde de la recherche, et j'ai adoré partager tout ça avec vous.

Merci aux autres amis, ceux qui à Rimouski ou ailleurs m'ont apporté leur soutien tout au long de ce doctorat... Sophie, malgré la distance qui nous a souvent séparées (Montréal, Percé...), tu as toujours été présente, et nos soirées, nos moments partagés sont inoubliables (merci pour ton soutien cet automne et tous les bons petits plats que tu m'as préparés pour que je ne dépérisses pas !). Merci Liza, Zazou, Mickey, Lolo, Cora (et Maëlle), Youssouf, Souad (et Ryan), Ben, Oscar, Paola (et Avril), Marie et Marie (la grande et la petite), Sarah, Geische, Khalida, Laurette, Mochira (Adam et Alex), Robert ... j'en oublie, mais votre présence m'a tour à tour apporté les bons moments indispensables à la réalisation de cette thèse, le soutien et les moments de détente dont j'avais tant besoin !!

Amie et personnel de soutien incroyable, merci à toi Sylvie pour toute l'aide que tu sais donner aux étudiants (elle est indispensable), cette aide que tu as aussi su me donner. Toujours disponible dans le travail et dans la vie privée. Je crois que nos soirées sushis m'ont aidé à surpasser nombre de difficultés, au travers de nos rires et de nos discussions... Ces années n'auraient pas été les mêmes sans toi, et tu as eu un grand rôle dans la réalisation de ma thèse.

Ce dernier remerciement, et non des moindres va directement à ma famille. Deux ans après la fin de ta thèse, merci Seb, de m'avoir à ton tour supportée tout au long du doc et plus encore ces derniers mois malgré mon humeur souvent bien médiocre. Après deux thèses, on pourra enfin passer à autre chose, il est temps.

Merci papa et maman. Depuis que je suis petite (jeune...), vous n'avez JAMAIS manqué de me pousser dans mes choix, de les soutenir, et de m'aider à les réaliser ! Vous avez été là dans tous les moments heureux et difficiles. Les bons mots ne manquent jamais avec vous, mais moi j'en manque pour vous dire combien votre aide m'aura été précieuse pour commencer, réaliser et finir ce doctorat. Merci aussi à mes frères (Alex et Nico), belles-sœurs (Isa et Manue), et Zacharie, Pauline, Flora (et Jérémie, venu au monde à peine quelques semaines avant la soutenance) qui m'ont apporté du bonheur à la pelle, et de belles histoires qui m'ont aidée parfois à sortir un peu la tête de ce doctorat. Vous m'avez soutenue, et même à distance, les liens ont toujours été bien tissés, et ça, c'était du bonheur pour moi en ayant été si loin de vous pendant si longtemps.

RÉSUMÉ

Le système de la baie d'Hudson, comprenant la baie d'Hudson, la baie James, le détroit d'Hudson et le bassin de Foxe, représente la plus grande mer intérieure des régions polaires. Sa situation géographique et océanographique, ainsi que son immense bassin versant, lui confèrent un rôle prédominant dans le climat régional du Canada, mais aussi une importante sensibilité face aux changements du climat récemment observés. Afin de mieux comprendre les conditions environnementales et biologiques qui régissent ce système, des programmes de recherches tels que MERICA ou ArcticNet ont été récemment mis en place. L'acquisition de données *in situ* reste toutefois limitée spatialement et temporellement à la période estivale libre de glace. Nous avons donc utilisé au cours de cette thèse des outils de simulation numérique afin de mieux comprendre la variabilité spatio-temporelle de ces écosystèmes polaires et leurs capacités d'adaptation face aux changements climatiques.

Les chapitres 2 à 4 de cette thèse présentent une approche globale par modélisation de la dynamique des cycles biogéochimiques du système de la baie d'Hudson au moyen de modèles biologiques simples et adaptés aux conditions prévalant dans les régions arctiques.

Le chapitre 2 est entièrement dédié au développement d'un modèle de production des algues de glace et à son couplage au modèle physique 3D couplé glace de mer – océan du système de la baie d'Hudson. Ce modèle donne une réponse cohérente et réaliste de la production des algues de glace à la limitation de la lumière par le couvert de glace, ainsi qu'aux concentrations en sels nutritifs dans la colonne d'eau. La forte variabilité spatio-

petite échelle dans le bassin de Foxe), sont liés à la présence de zones de production de glace (polynies) à l'ouest tandis que l'est représente une zone d'accumulation de glace peu favorable à la pénétration de la lumière et donc à la croissance des algues de glace, et ce malgré leur capacité de photoacclimation dont le modèle tient compte. Cette première étude donne une estimation de la production glacielle de ce système de l'ordre de 3 à 4 g C m⁻² y⁻¹. En comparant avec les estimations récentes de la production primaire totale du système (30-50 g C m⁻² y⁻¹), les algues de glace contribueraient donc de façon importante à la dynamique biologique de cet écosystème.

Le troisième chapitre de cette thèse a intégré cette composante glacielle de production primaire à un modèle de production planctonique préexistant adapté au cas particulier des environnements polaires. Ce modèle a permis de généraliser les connaissances déjà acquises sur ce système, distinguant quatre sous-systèmes aux caractéristiques physiques et biologiques très dissemblables : le détroit d'Hudson, l'ouest et l'est de la baie d'Hudson et le bassin de Foxe. L'ensemble des caractéristiques physico-chimiques déterminent la productivité de chacun des sous-systèmes, ainsi que la contribution relative des algues de glace à la production primaire totale. L'ouest de la baie apparaît comme largement influencé par un couvert de glace persistant mais peu épais (polynie), et par des apports en sels nutritifs suffisants pour soutenir un bloom d'algues de glace et un bloom relativement important de phytoplancton. Les conditions inverses prévalant dans l'est de la baie (fort couvert de glace associé à de faibles concentrations en sels nutritifs) induisent logiquement des productions beaucoup plus faibles pour ces deux composantes principales de la production primaire. Au contraire, dans le détroit d'Hudson, le couvert de glace trop mince (fonte rapide) associé à des apports continus en sels nutritifs (mélange important) est défavorable à la production des algues de glace mais soutient en revanche un bloom très important de phytoplancton. Enfin, le bassin de Foxe est un sous-système à lui seul réunissant (par sa situation géographique notamment) les conditions observées pour l'ensemble des trois autres sous systèmes (stratification, mélange, glaces minces et épaisses...).

Les flux de matière vers le benthos simulés dépendent largement de la bathymétrie et des processus advectifs, conduisant à des situations de couplage/découplage entre les zones de plus forte production et les zones de plus forte accumulation dans chaque sous-système, corroborant ainsi certaines observations de production benthique dans le système.

La très forte variabilité spatio-temporelle (à l'échelle de la saison) simulée par ce modèle a été soumise à un scénario simple de changement climatique basé sur l'augmentation des températures de l'air. Les productions glacielles et pélagiques sont globalement favorisées en réponse directe à la diminution du couvert de glace (et non à sa disparition). L'augmentation de la lumière disponible pour les algues de glace à la base du couvert de glace, mais aussi dans la colonne d'eau favorise ainsi des blooms plus précoces au printemps. À l'augmentation de la production primaire totale du système, est associée une augmentation de la production secondaire et une intensification des flux de matière organique particulaire vers le benthos. La sensibilité à l'augmentation des températures de l'air semble donc indiquer que l'on peut s'attendre, pour les prochaines décennies, à une intensification des cycles biogéochimiques dans le système de la baie d'Hudson, bien que le scénario présenté ici ne tienne pas compte de toutes les sources de variabilité associées au changement futur du climat (c.à.d. précipitations, vents, circulation atmosphérique).

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	vii
RÉSUMÉ	xi
LISTE DES TABLEAUX.....	xix
LISTE DES FIGURES	xxi
LISTE DES ABRÉVIATIONS.....	xxxii
Chapitre I	1
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
1. Problématique générale.....	1
2. Les changements climatiques dans l'Arctique.....	4
3. Les premiers effets du réchauffement en Arctique : la glace en changement	6
4. Les écosystèmes polaires	8
5. État actuel des connaissances océanographiques de la baie d'Hudson.....	10
6. Les objectifs de l'étude	15
CHAPITRE II	19
ARTICLE 1.....	19
Spatial and temporal variability of ice algal production in a 3D ice–ocean model of the Hudson Bay, Hudson Strait and Foxe Basin system.....	19
Résumé.....	21
Abstract.....	23
INTRODUCTION	25
MATERIALS AND METHODS.....	28
1.1. Hudson Bay sea-ice–ocean model	28
1.2. Hudson Bay ice-alga model.....	31
1.3. Setup forcing and coupling with the 3D sea-ice–ocean model.....	40

RESULTS.....	41
1.4. Seasonal cycles of ice-algal production from the setup simulations.....	41
1.5. Spatial variability of the simulated seasonal cycle over the Hudson Bay System	51
1.6. Simulated release of the organic matter produced by the sea ice ecosystem and its potential fate in the ocean.....	60
DISCUSSION	65
ACKNOWLEDGEMENTS	74
CHAPITRE III	77
ARTICLE 2	77
3D bio-physical model of the sympagic and planktonic production in the Hudson Bay System	77
Résumé	79
Abstract	81
INTRODUCTION.....	83
Model description and setup.....	85
2.1. 3D sea-ice-ocean model	85
2.2. Biological model	88
2.2.1 <i>Sea-ice ecosystem model</i>	88
2.2.2 <i>Pelagic ecosystem model</i>	97
Results and discussion.....	100
3.1. Spatially-averaged ice and planktonic ecosystems annual cycle	100
3.2. Deep chlorophyll a maximum and vertical stratification of planktonic production.....	102
3.3. Ice dynamics and the timing of primary production events	109
3.4. Sub-regional variability of the regime of planktonic primary production	113
3.5. Associated secondary production and carbon fluxes	120

Conclusions.....	128
Acknowledgements.....	131
CHAPITRE IV ARTICLE 3.....	133
Étude de sensibilité dES productions glacielle et pélagique du système de la baie d’Hudson à l’augmentation des températures de l’air au moyen d’un modèle couplé 3D bio-physique	133
Résumé.....	135
INTRODUCTION	137
MÉTHODOLOGIE.....	140
RÉSULTATS.....	145
3.1 Réponse moyenne du système au scénario de réchauffement climatique	145
3.2 Sensibilité de la production des algues de glace.....	150
3.3 Réponse de la production planctonique aux nouvelles contraintes du réchauffement	155
Discussion.....	165
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	173
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	183

LISTE DES TABLEAUX

CHAPITRE II :	19
Table 1. List of parameters and variables of the model.....	36
Table 2. Biological and geochemical functions used in the coupled ice alga model.....	38
CHAPITRE III :	77
Table 1 : List of parameters and variables of the coupled bio-physical model.	90
Table 2: Differential equations for sea ice and pelagic ecosystems. Functions are detailed in Table 3.....	93
Table 3: Planktonic ecosystem functions; subscript d-f stand for diatoms and flagellates.	95
CHAPITRE IV :	133
Tableau 1: Productions primaire glacielle et pélagique et production secondaire pour le HBS et pour les sous-systèmes (numérotés 1 à 4 selon la Fig. 1 pour l'ouest de la baie (1); l'est de la baie (2); le bassin de Foxe (3) et le détroit d'Hudson (4). Les anomalies des tests de sensibilités sont calculées selon la formule: $\Delta = [(\text{« simulation chaude »} - \text{« simulation actuelle »}) / \text{« simulation actuelle »}] * 100$	149

LISTE DES FIGURES

CHAPITRE I	1
Figure 1 : Bathymétrie de l’Océan Arctique et localisation de la zone d’étude : le système de la baie d’Hudson.....	3
Figure 2 : Étendue du couvert de glace arctique (panneau du haut) et anomalie du changement de l’épaisseur de glace pour les projections des MCG (panneau du bas ; ligne rouge : scénario SRES A2 CO ₂ ; également discuté dans le chapitre 3).....	7
Figure 3 : Distribution spatiale relative des eaux douces de rivière pendant l’été. La ligne blanche représente la limite expérimentale du traceur. Les flèches indiquent la localisation et le débit moyen des rivières dans la baie d’Hudson (Tiré de St.-Laurent et al., soumis).	12
Figure 4 : Schéma simplifié des compartiments biologiques du modèle. Les flèches pleines minces représentent les processus biologiques (assimilation, broutage, excrétion, mortalité, régénération, fragmentation). Les flèches larges représentent les processus dynamiques de sédimentation. IA : algues de glace ; IF : faune de glace ; NITR : nitrates ; AMMO : ammonium ; DIAT : diatomées ; FLAG : flagellées ; MESZ : mesozooplancton ; MICZ : microzooplancton ; NOP : azote organique particulaire ; NOD : azote organique dissous ; TRAP : trappe à sédiment.	17
CHAPITRE II	19
Figure 1. Polar stereographic projection of the Hudson Bay marine system. Stns 1 to 5 have been used to extract high frequency data for Figure 10. The dashed line	

longitudinal indicates the transect we used to present the monthly variations of particulate organic matter concentration (see Fig. 11).	30
Figure 2. Spatially averaged physical forcing for the whole Hudson Bay System (including Hudson Bay, James Bay, Foxe Basin and Hudson Strait) extracted from the sea ice–ocean simulation of Saucier et al. (2004). From top to bottom: incident photosynthetically active radiations (PAR_0); sea ice thickness (H_{ice}); sub-ice photosynthetically available radiation (PAR_{subice}); bottom sea ice melting velocity (IML).	43
Figure 3. Results of the setup simulations for two scenarios of nutrient conditions: left panels: HN scenario (i.e., high nutrient availability and high turbulent mixing); right panels: LN scenario (i.e. low nutrients and low turbulent mixing). From top to bottom: ice algal biomass (B); dissolved inorganic nitrogen concentration in the upper water layer (DIN); ice-faunal biomass (Z); ice algal production (PP); losses rates due to grazing (GL; solid line) and sea ice melt (FBcarb; grey dashed line).....	46
Figure 4. Results of the setup simulations for two scenarios of nutrient conditions: left panels: HN scenario (i.e. high nutrient availability and high turbulent mixing); right panels: LN scenario (i.e. low nutrients and low turbulent mixing). From top to bottom: Chl <i>a</i> /C ratio; sub-ice Photosynthetically available radiation (PAR_{subice}) and photoacclimation parameter (E_k) superimposed; light (LimE) and nutrient (LimN) limitation terms.	47
Figure 5. Spatially averaged results of the ice algal production model for the whole Hudson Bay System (including Hudson Bay, James Bay, Foxe Basin and Hudson Strait) for coupled simulations. From top to bottom: ice algal biomass (B); dissolved inorganic nitrogen concentration in the upper water layer (DIN); ice-faunal biomass (Z); ice algal production (PP); losses rates due to grazing (GL; solid line) and sea ice melt (FBcarb; grey dashed line).....	50

- Figure 6. Monthly averaged sea ice thickness for the coupled simulation from February to July 1997. Sea ice horizontal transport velocity (m s^{-1}) and sea ice coverage (10%: black line; 50%: dashed black line; 90%: white line) are superimposed to each graph.....53
- Figure 7. Monthly averaged ice algal biomass per square metre of sea ice for the coupled simulation from February to July 1997.....54
- Figure 8. Monthly averaged ice algal production for the coupled simulation from February to July 1997.55
- Figure 9. Monthly averaged dissolved inorganic nitrogen concentration in the upper water layer for the coupled simulation from February to July 1997.....56
- Figure 10. High-frequency (10 minutes) time series for stations located along a northwest–southeast transect in Hudson Bay [left panel; Stn 1 in western Hudson Bay (black curve), Stn 2 in central Hudson Bay (red curve) and Stn 3 in eastern Hudson Bay (green curve)] and along a south–north transect [right panel; Stn 4 in James Bay (red curve), Stn 3 in eastern Hudson Bay (green curve) and Stn 5 in Foxe Basin (black curve)] (see location of the stations in Fig. 1). Stn 3 is intentionally presented in both panels for comparisons. From top to bottom: sea ice and snow thicknesses (H_{ice} , H_{snow}); ice algal biomass (B); dissolved inorganic nitrogen concentration in the upper water layer (DIN); ice algal production (PP); losses due to grazing (GL ; solid line) and sea ice melt (FBcarb ; grey dashed line).59
- Figure 11. Monthly averaged vertical distributions of the particulate organic matter (POM) concentration along longitudinal transect across Hudson Bay (see dashed line in Fig. 1) for the coupled simulation from March to August 1997.....62

Figure 12. Monthly averaged depth-integrated particulate organic matter (POM) concentration in Hudson Bay System for the coupled simulation from March to August 1997.	63
Figure 13. Annually integrated ice algal production (PP), total release flux of ice algae and ice fauna into the water column (FB+FZ) and accumulated particulate organic matter (POM) at the seafloor (Dep) in Hudson Bay System. The data were integrated for the period between January and October 1997.	64
CHAPITRE III	77
Figure 1 : Polar stereographic projection of the Hudson Bay marine system. Stns. 1 to 6 are used from the model results to present temporal series in Figure 6. Stations HB1-HB6, HS11-HS18, FB8 and ST9 represents position of MERICA cruise stations used for validation process. The black line indicates the position of the transect used to show changes in the spatial distribution of particulate organic matter from March to October (see Fig. 12).	87
Figure 2 : Conceptual model of sea ice (upper part) and planktonic (lower part) ecosystems separated by small dashed line. Abbreviations are defined in Table 1.	89
Figure 3 : Annual spatially averaged biological cycles (in 2003). From top to bottom: (a) sea ice thickness (H_{ice} , full black line), sea ice coverage ($Icecon$, dashed black line), daily mean incident irradiance and bottom ice irradiance (PAR_{surf} , full blue line) and sub ice irradiance (PAR_{subice} , dashed blue line); (b) ice algal Chla biomass ($Chl_{a,ice}$, full blue line), ice faunal carbon biomass (IF , dashed blue line), diatom Chla biomass (Chl_{diat} , full green line) and flagellates Chla biomass (Chl_{flag} , dashed green line), mesozooplankton carbon biomass ($MESZ$, full red line) and microzooplankton carbon biomass ($MICZ$, dashed red line) ; (c) daily integrated productions of ice algae (PIA , full blue line), ice fauna (P_{IF} , dashed blue line), planktonic diatom (P_{diat} , full green line), planktonic flagellates (P_{flag} ,	

dashed green line), mesozooplankton (P_{MESZ} , full red line) and microzooplankton (P_{MICZ} , dashed red line), the black line presents the f -ratio (i.e. the ratio of new production to total primary production); (d) vertical distribution of dissolved inorganic nitrogen (DIN = nitrate + ammonium) with chlorophyll a contour (in mg m^{-3} , white lines) and the depth of the euphotic zone (1% of surface irradiance; red line) overlaid; (e) vertical distribution of particulate organic carbon (POC) with total zooplankton carbon biomass contour (in mg C m^{-3} , white lines). For panel b and c, pelagic variables are integrated (or mean) values over the first 80 m of the water column.....104

Figure 4 : Comparison between observed (full lines) and simulated (dashed lines) salinity, temperature, chlorophyll a and nitrates for stations situated in Hudson Bay (HB6 – HB1). For the chlorophyll a panel, the green lines represent observed and simulated chlorophyll a concentrations whereas the black dashed line is for phytoplankton nitrogen biomass. Comparisons are made for the same dates between field and numerical experiments (i.e., 1st to 14 of August 2003).107

Figure 5: Comparison between observed (full lines) and simulated (dashed lines) salinity, temperature, chlorophyll a and nitrates for stations situated in Hudson Strait (HS16 – HS18), Foxe Basin (FB8) and at the intersection of Hudson Bay, Hudson Strait and Foxe Basin (ST9). For the chlorophyll a panel, the green lines represent observed and simulated chlorophyll a concentrations whereas the black dashed line is for phytoplankton nitrogen biomass. Comparisons are made for the same dates between field and numerical experiments (i.e., 1st to 14 of August 2003).108

Figure 6: Annual cycle (in 2003) for sea ice coverage (Icecon, black line), sea ice thickness (Hice, blue line), ice algal Chla biomass (Chla, red line) and planktonic Chla biomass (Chlad-f, green line, integrated over the first 80 m of the water column) for: western Hudson Bay (Stn 1); central Hudson Bay (Stn 2);

eastern Hudson Bay (stn 3); southern Foxe Basin (Stn 4); western Hudson Strait (Stn 5) and James Bay (stn 6)..... 112

Figure 7: Monthly averaged total chlorophyll a concentration integrated over the upper 80 m of the water column (mg m^{-2}) from March to October 2003. The relative contribution of diatoms to total chlorophyll a biomass averaged over the upper 80 m of the water column overlaid each graph (value of 0.9, thick white line; value of 0.5 thin white line). 114

Figure 8: Monthly averaged phytoplankton production (integrated over the upper 80 m of the water column, $\text{g C m}^{-2} \text{d}^{-1}$) from March to October 2003. The f-ratio (i.e. the ratio of new production to total primary production) overlaid each graph (value of 0.1, thin white line; value of 0.5 medium white line; value of 0.9 thick white line)..... 115

Figure 9: Annual cycle at Stns 2 in central Hudson Bay (left panel) and 5 in western Hudson Strait (right panel) during 2003 (see Fig. 1 for the location of the stations). From top to bottom: salinity (psu); dissolved inorganic nitrogen (DIN = nitrate + ammonium, color shade, mmol N m^{-3}) with total chlorophyll a biomass (white contour overlaid, mg m^{-3}) and the depth of the euphotic zone (black line); and total phytoplankton production ($\text{mg C m}^{-3} \text{d}^{-1}$). 118

Figure 10: a) Averaged light attenuation coefficient due to CDOM absorption (k_p) during April-July (with overlaid mean surface currents; m s^{-1}) and b) averaged dissolved inorganic nitrogen (DIN = nitrate + ammonium) concentration in the upper 50 m of the water column during April..... 119

Figure 11: Monthly averaged total zooplankton biomass (integrated over the upper 80 m of the water column, mg C m^{-2}) from March to October 2003. The relative mesozooplankton biomass to total zooplankton biomass overlaid each graph (value of 0.9, white line; value of 0.5, black line)..... 121

Figure 12: Monthly averaged total particulate organic matter (sea ice + pelagic POC, mg C m ⁻³), along a longitudinal transect in northern Hudson Bay from March to October 2003 (see black line in Fig. 1). In September, black lines indicate depths of 50, 100 and 150 m (see Results-discussion section).	123
Figure 13: Simulated 2003 annual total primary production (PP; left panel, integrated over the upper 80 m of the water column) and secondary production (PII; middle panel, integrated over the depth of the water column) and deposition rate of particulate organic carbon (POC) to the seafloor (Dep; right panel) at the end of the simulation in December 2003.	125
CHAPITRE IV	133
Figure 1 : Présentation du système de la baie d'Hudson avec sa bathymétrie (en mètres). Les rectangles blancs distinguent les 4 sous-systèmes tels que définis dans le chapitre 3 de cette thèse (Sibert et al., soumis) : l'ouest de la baie d'Hudson (1); l'est de la baie d'Hudson (2); le bassin de Foxe (3) et le détroit d'Hudson (4).	139
Figure 2 : Moyennes aux douze heures de la température de l'air pour la « simulation présente » (bleu) et pour la « simulation chaude » (rouge). L'anomalie de température appliquée à « simulation présente » est représentée par la ligne noire. Tirée de Joly et al. (2010).	141
Figure 3 : Moyenne aux douze heures (a) de l'aire de couverture de glace (en km ²) (l'axe de droite indique le pourcentage relatif de couverture de glace pour le domaine, en %) et (b) du volume de glace (en km ³) pour la « simulation présente » (bleu) et pour la « simulation chaude » (rouge). Tirée de Joly et al. (2010).	143
Figure 4: Anomalies (%) des épaisseurs de glace moyennées pour la période hivernale de janvier à avril entre la « simulation chaude » et la « simulation présente ». Tiré de Joly et al. (2010).	144

Figure 5 : Comparaison des variables physiques et biologiques moyennées pour l'ensemble de la baie entre la « simulation présente » (lignes bleues) et la « simulation chaude » (lignes rouges), avec de haut en bas : a) l'épaisseur (IAHI) et la concentration (ICON) de glace ; b) la production des algues de glace (PAG) ; c) la production primaire pélagique respectivement liée aux diatomées (PDIAT, lignes pleines) et aux flagellées (PFLAG, lignes pointillées), intégrée pour les 80 premiers mètres de la colonne d'eau ; d) la production secondaire totale (Pzoo, lignes pleines), intégrée pour les 80 premiers mètres de la colonne d'eau et e) l'azote inorganique dissous (nitrates + ammonium) en surface (lignes pleines) et moyenné pour les 80 premiers mètres de la colonne d'eau (lignes pointillées)..... 146

Figure 6 : Moyennes mensuelles de mars à juin de la production primaire des algues de glace (PAG) pour la « simulation présente » (Figs. a à d) et la « simulation chaude » (Figs. e à h). La différence entre les 2 simulations est présentée sur les figures i à l (l'anomalie est calculée selon : $\Delta = [(\text{« simulation chaude »} - \text{« simulation présente »}) / \text{« simulation présente »}] * 100$). Les figures 1,2 et 3 représentent respectivement les PAG annuelles pour la « simulation présente », la « simulation chaude » et l'anomalie annuelle de PAG..... 151

Figure 7 : Biomasse d'algues de glace (lignes pleines ; mg Chla m^{-2}) et épaisseurs de glace (lignes pointillées ; cm) pour la « simulation présente » (lignes noires) et la « simulation chaude » (lignes rouges), pour 6 stations du HBS (Fig. 1): l'ouest de la baie (Stn. 1), le centre de la baie (Stn. 2), l'est de la baie (Stn. 3), le sud du bassin de Foxe (Stn. 4), l'ouest du détroit d'Hudson (Stn. 5) et la baie James (Stn 6)..... 153

Figure 8 : Bilan annuel des productions primaires (a-b), secondaires (d-e) et des flux exportés de matière organique particulaire (g-h) pour les « simulation présente » et « simulation chaude », intégrées pour les 80 premiers mètres de la colonne d'eau. Les panneaux c, f et i présentent respectivement les anomalies entre la

- « simulation chaude » et la « simulation présente » pour la production primaire, la production secondaire et la trappe à sédiment.156
- Figure 9 : Évolution des biomasses Chlorophyllienne (panneaux de gauche et du centre) pour le centre de la baie d'Hudson (Stn 2, fig. 1) et le centre du détroit d'Hudson (Stn 7, fig. 1) pour la « simulation présente » et la « simulation chaude ». La ligne blanche indique la profondeur de la zone euphotique. Les lignes noire et rouge (c et f) correspondent aux profils verticaux au 5 août 2003 de la chlorophylle a (lignes pleines; mg Chla m^{-3}) et d'azote inorganique dissous (lignes pointillées; mmol N m^{-3}) respectivement pour la « simulation présente » et la « simulation chaude ».....159
- Figure 10 : Productions primaire et secondaire (1^{ère} et 3^e colonne, intégrées sur les 80 premiers mètres de la colonne d'eau, $\text{mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) pour la « simulation chaude », présentées pour le printemps (mars à juin) et l'été (juillet à octobre) et anomalies relatives à la « simulation présente » (2^{nde} et dernière colonne, %).161
- Figure 11 : Comparaison des séries temporelles pour la « simulation présente » (gauche) et « simulation chaude » (droite) du carbone organique particulaire en suspension (POC, mg C m^{-3}), des flux de carbone associés (SEDPOC, $\text{mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$) et des accumulations dans la trappe à sediment (DEP, g C m^{-2}) pour une station de l'ouest du détroit d'Hudson.163
- Figure 12 : Comparaison des séries temporelles pour la « simulation présente » (gauche) et « simulation chaude » (droite) du carbone organique particulaire en suspension (POC, mg C m^{-3}), des flux de carbone associés (SEDPOC, $\text{mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$) et des accumulations dans la trappe à sediment (DEP, g C m^{-2}) pour une station du centre du bassin de Foxe.164
- Figure 13 : Relation entre le nombre de jours couverts de glace (concentration de glace > 50 %) et la production primaire annuelle des algues de glace pour la « simulation présente » (noir) et la « simulation chaude » (rouge).166

Figure 14 : Relation entre le cumul des jours libres de glace (c.-à-d. où le couvert de glace est inférieur à 50 %) en chaque point du HBS et les productions primaires planctoniques annuelles. Les couleurs identifient les sous-systèmes du HBS tels que définis sur la fig. 1, avec les résultats de la « simulation présente » sur le panneau de gauche et de la « simulation chaude » sur le panneau de droite..... 169

LISTE DES ABRÉVIATIONS

HBS	Hudson Bay System – Système de la baie d'Hudson.
RCE ArcticNET	Réseau de centres d'excellence du Canada sur l'étude des impacts des changements climatiques dans l'Arctique Canadien côtier.
MERICA	Étude des MERs Intérieures du Canada.
NOW	North Water Polynya Study.
CASES	Canadian Arctic Shelf Exchange Study.
SBI	Shelf Basin Interactions project.
IPCC	International Panel on Climate Change
MPO	Ministère Pêche et Océans
GCM	General Circulation Model
CRCM	Canadian Regional Circulation Model
IMBER	Integrated Marine Biogeochemistry and Ecosystem Research

CHAPITRE I

INTRODUCTION GÉNÉRALE

1. Problématique générale

Dans une situation idéale, le carbone atmosphérique est fixé par l'océan ou la biosphère avant d'être relâché dans un laps de temps très variable (de l'heure au millier d'année) vers l'atmosphère, mais respectant globalement un équilibre de concentrations. Hors, l'augmentation actuelle du CO₂ atmosphérique entraîne un déséquilibre entre l'ensemble de ces compartiments, modifiant les régions sources et puits de carbone et le bilan de carbone à l'échelle de la planète. Ce projet de doctorat s'inscrit dans cette problématique générale du cycle du carbone dans les mers marginales de l'océan Arctique. En ce sens, ce travail se veut une contribution au RCE ArcticNet, dont l'un des mandats consiste à comprendre l'impact de la diminution du couvert de glace ou de l'augmentation des débits d'eau douce (liés aux changements climatiques) sur la production primaire des mers marginales arctiques. Cette étude s'intéresse spécifiquement au cas du système de la baie d'Hudson (HBS). Ce système inclut la baie James, le bassin de Foxe et le détroit d'Hudson en plus de la baie d'Hudson elle-même. La superficie totale du HBS dépasse $1.2 \cdot 10^6$ km², ce qui en fait l'une des grandes mers ancillaires de l'océan Arctique. Son bassin de drainage (le plus grand du Canada devant ceux des fleuves Mackenzie et Saint-Laurent) apporte au système un équivalent de 10^3 km³ d'eau douce chaque année. Ces conditions hydrologiques et son caractère arctique–sub-arctique (fig. 1) confèrent au HBS un contexte océanographique unique, où les caractéristiques et la circulation des masses d'eau dépendent des apports riverains, de la dynamique des glaces et des apports d'eau d'origine Pacifique et Atlantique (p.ex. Ingram et Prinsenber, 1998 ; Saucier et al., 2004).

Les connaissances générales sur l'océanographie de la baie d'Hudson sont issues d'une série de travaux exploratoires effectués dans les années 1930 par Hunstman (1931, 1954), Hachey (1931) ou Vladykov (1933). Dans les années 1960 ces recherches se sont intensifiées (p.ex., Dunbar, 1958 ; Barber et Lardner, 1968 ; Hunter, 1968 ; Grainger, 1968 ; Danielson, 1971), avec un effort particulier durant la période de 1975 à 1990 motivé par l'évaluation des incidences environnementales des aménagements hydroélectriques construits dans la région (p.ex., Fortier et al., 1996 ; Ingram et al., 1996 ; Legendre et al., 1996). Ces études ont permis de connaître les principales caractéristiques physiques et biologiques du HBS. Toutefois, ces connaissances restent insuffisantes pour une compréhension globale du HBS et des effets potentiels des changements climatiques sur la production biologique de ce système, actuellement montré comme l'une des régions polaires les plus sensibles à la variabilité et au changement global du climat (Gagnon et Gough, 2005a, 2006 ; Markus et al., 2009).

Le programme MERICA-Nord (pour l'étude des mers intérieures du Canada), mis en place de 2003 à 2006 par la division des Sciences océaniques de l'Institut Maurice-Lamontagne (Pêches et Océans Canada ; Harvey et al., 2006 ; Saucier et al., 2003) et le programme ArcticNet (Réseau de Centres d'Excellence) débuté en 2005 ont permis de relancer les opérations d'observations dans la baie d'Hudson et, en particulier, un suivi sans précédent des caractéristiques physico-chimique du HBS durant la période libre de glace (août-septembre principalement). En parallèle à ce renouveau des programmes d'observation dans l'Arctique canadien, de récents progrès en modélisation numérique des mers marginales du Canada, notamment la Baie d'Hudson (Saucier et al., 2004) et le golfe du Saint-Laurent (Saucier et al., 2003, Le Fouest et al., 2005) ont permis l'émergence de nouveaux outils d'intégration basés sur les principes premiers qui gouvernent les processus de transport et mélange dans l'océan à l'image, pour l'atmosphère, des modèles de circulation générale (GCM) et de prévisions météorologiques.

À la suite de ces récents développements, cette thèse a pour principal objectif d'élaborer un modèle simple, mais représentatif, des processus naturels de production primaire et secondaire et des flux biogéochimiques associés pour les compartiments sympagiques et pélagiques du HBS sous influence de forçages océaniques, atmosphériques et hydrologiques variables et réalistes. Cette modélisation couplée physique/biogéochimique devrait permettre l'élaboration d'outils descriptifs pour mieux comprendre les capacités d'adaptation de ce milieu aux changements climatiques.

2. Les changements climatiques dans l'Arctique

La tendance contemporaine à l'augmentation des températures de l'air n'est pas un phénomène récent et mêle processus naturels et anthropogéniques (Johannessen et al., 2004). Ainsi, les augmentations naturelles des températures observées au début du XX^e siècle, (période durant laquelle le développement industriel était encore limité) auraient eu pour cause des changements de régimes de circulation atmosphérique, apportant de l'air et des masses d'eau plus chaudes des régions nord-atlantiques vers les régions arctiques (Bengtsson et al., 2004). D'autres phénomènes naturels sont responsables de la variabilité observée de la circulation atmosphérique aux hautes latitudes et des températures de l'air et de l'eau. Ainsi, l'oscillation Arctique (c.à.-d, la variation de la différence de pression entre les régions polaires et les régions tempérées) joue un rôle considérable dans la variabilité du climat à l'échelle de la décennie, de l'année mais aussi de la saison (Rigor et al., 2002).

Superposée à ces processus naturels, l'augmentation récente et importante des concentrations de gaz à effets de serre (principalement le CO₂, IPCC, 2007) semble jouer un rôle important dans l'augmentation des températures telles qu'observées ces dernières décennies. Ce réchauffement semble se faire de façon non uniforme dans l'espace et dans le temps, avec des tendances plus prononcées dans l'hémisphère nord que dans l'hémisphère

sud (Cavalieri et al., 1997) et plus en hiver qu'en été (Boer et al., 2000). Selon la synthèse des différentes études établies par l'IPCC (2007), le réchauffement hivernal aux hautes latitudes devrait être de 40% supérieur à la moyenne globale d'ici la fin du siècle. Dans le cas de l'océan Arctique et de ses mers ancillaires, le constat du réchauffement est déjà bien établi (Budikova et al., 2009; Comiso et al., 2008). Les modèles numériques utilisés à des fins de prédiction, c.-à-d., les modèles de circulation générale (MCG), supposent également une augmentation importante des températures de l'air pour le siècle à venir (1,5 à 5,5 °C) en réponse à un scénario de doublement des concentrations actuelles en CO₂. Ces MCG servent également de conditions aux frontières pour les modèles à plus forte résolution spatiale que sont les modèles régionaux climatiques (MRC), qui permettent de générer des séries de champs climatiques à haute résolution avec des caractéristiques climatiques plus précises que celles des MCG (Barrow et al., 2004). Ces modèles permettent d'affiner les connaissances du climat local afin de mieux anticiper les réponses physiques et *a posteriori* biologiques des milieux particulièrement sensibles aux contraintes du réchauffement. Le Canada possède le MRCC (modèle climatique régional canadien, Caya et al., 1995), utilisé depuis plusieurs années pour l'étude du climat en Amérique du Nord (Laprise et al., 2003). La sensibilité accrue de ces zones marginales au réchauffement climatique serait liée à leurs caractéristiques particulières (zones côtières, semi-fermées, couvert de glace saisonnier). Le couvert de glace joue un rôle fondamental pour le climat des régions polaires, influençant les échanges d'énergies entre l'eau et l'atmosphère. Des changements dans la couverture de glace peuvent donc avoir des effets importants pour le bilan énergétique, et, à plus long terme sur la circulation thermohaline aux hautes latitudes (Aagaard et Woodgate, 2001).

3. Les premiers effets du réchauffement en Arctique : la glace en changement

Le rétrécissement de la banquise arctique et sub-arctique depuis les années 1970 (Cavalieri et al., 1997 ; Rothrock et al., 1999), à un rythme d'environ 2,9% par décennie, est un indicateur majeur du réchauffement. Ces chiffres concordent avec les estimations de l'IPCC (2007) pour les 50 dernières années indiquant un retrait de 10 à 15% des glaces au printemps (et dans une moindre mesure l'été) (fig. 2). Les observations satellites (ligne noire, fig.2) semblent indiquer que depuis les années 1990, la diminution est encore bien plus dramatique que celle jusqu'alors envisagée par les MCG. À cette diminution du couvert de glace est généralement associé un décalage dans la prise ou la fonte de la glace (Martini, 1986 ; Stroeve et al., 2007; Comiso et al., 2008). Le changement d'albedo (le rapport entre l'énergie solaire réfléchi par une surface et l'énergie solaire incidente) lié à la diminution progressive du couvert de glace dans ces régions apparaît comme la principale raison de l'asymétrie polaire du réchauffement actuellement observée (Barrow et al., 2004). La diminution de l'albedo en réponse à l'augmentation des eaux libres de glace et de neige, influencerait l'équilibre énergétique entre l'océan et l'atmosphère (Johannessen et al., 2004) ainsi que la circulation atmosphérique et océanique aux hautes latitudes.

Les conséquences sont nombreuses et les rétroactions de ces changements du milieu sur le climat local-régional importantes (Lengaigne et al., 2009). En particulier, ces changements pourraient altérer la stratification de la colonne d'eau au printemps en favorisant, de manière plus précoce, la pénétration de l'éclairement solaire ainsi que le mélange vertical (par les vents et les remontées d'eau à la côte) de la couche supérieure de la colonne d'eau (Carmack et al., 2004). L'augmentation des apports d'eau douce par les différents tributaires causée par l'augmentation des précipitations sous forme de pluie et la fonte des glaces plus intense pourraient également agir sur la stratification de la colonne d'eau.

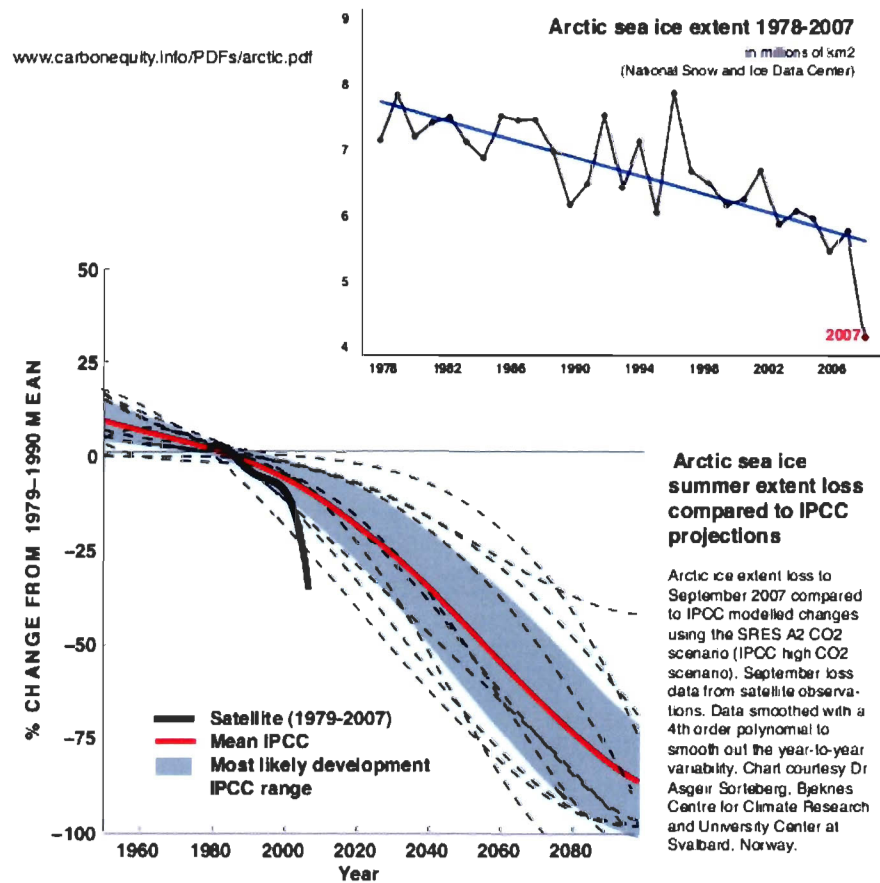


Figure 2 : Étendue du couvert de glace arctique (panneau du haut) et anomalie du changement de l'épaisseur de glace pour les projections des MCG (panneau du bas ; ligne rouge : scénario SRES A2 CO₂ ; également discuté dans le chapitre 3).

Source : http://www.indybay.org/uploads/2007/10/11/arctic_seaice_extent_2007.png

La pression de ces changements à différentes échelles de temps et d'espace sur un système tel que le HBS (montré comme particulièrement sensibles aux modifications du climat) devrait avoir des conséquences importantes sur la composante biologique de ces environnements polaires.

4. Les écosystèmes polaires

Le cycle du carbone et plus spécifiquement la pompe biologique, principalement contrôlée par la production primaire *via* la photosynthèse (et l'export de matière vers le fond), est très sensible aux variations des facteurs du milieu. Le rôle de cette composante biologique du cycle du carbone reste encore toutefois mal connu. Il est donc nécessaire de comprendre les processus liés à la production primaire et leur importance relative pour le fonctionnement de l'écosystème. Dans les milieux polaires où le couvert de glace est complet au moins une partie de l'année, cette production repose sur deux composantes : le phytoplancton et les algues de glaces.

Les microalgues qui colonisent les glaces pluri-annuelles (Wheeler et al., 1996 ; Gosselin et al., 1997) et les glaces saisonnières aux plus basses latitudes (Cota et Smith, 1991a ; Cota et al., 1991) ont un rôle important dans la production primaire en terme de biomasse de carbone apportée au système. La composante glacielle peut représenter jusqu'à 25 % de la production primaire annuelle (Legendre et al. 1992), soit une production de carbone estimée entre 5 et 15 g C m⁻² an⁻¹ (Arrigo, 2003), pour une production primaire totale variant de 30 à plus de 300 g C m⁻² an⁻¹ selon les régions (Gosselin et al., 1997; Sakshaug, 2004 ; Tremblay et Smith, 2007). Le bloom (efflorescence) d'algues de glace est le plus souvent dominé par des espèces de diatomées pennées (Hegseth, 1992). Incorporées dans la glace au moment de sa formation (durant l'automne) les algues sont ensuite réparties sur toute l'épaisseur de la colonne de glace. Les plus fortes concentrations sont toutefois trouvées dans les quelques centimètres du bas de la glace (Smith et al., 1990), du

fait des échanges physico-chimiques à cet endroit entre le compartiment de glace et la colonne d'eau, favorisant les échanges de sels nutritifs essentiels à la croissance des algues (Smith et al., 1990 ; Monti et al., 1996).

Associés aux algues de glace, les producteurs secondaires dans la glace sont nombreux (Schnack-Schiel, 2003). Souvent inclus lors de la formation de la glace dans les zones peu profondes, les organismes benthiques comme les nématodes, turbellariés ou copépodes harpacticoides représentent une composante importante des métazoaires de glace. Par ailleurs, la production secondaire relative au broutage sur les algues de glace est également associée aux copépodes calanoides ou rotifères s'alimentant à l'interface glace-eau (Gradinger, 1999 ; Werner, 2006). La glace (et dans certains cas les algues de glace elles-mêmes) peut servir de substrat pour des bactéries. De provenances diverses, ces organismes hétérotrophes s'alimentent des produits dérivés de la décomposition de la matière particulaire ou dissoute (Lizotte, 2003). Ces bactéries sont souvent trouvées associées aux algues de glace, du fait de leur production respective de substance exopolymériques (EPS) agissant directement sur la texture « collante » de ces organismes (Lizotte, 2003 ; Riedel et al., 2006, 2007).

Le bloom d'algues de glace précède généralement celui du phytoplancton dont il est parfois également géographiquement distinct (Lizotte, 2003). Il permet d'étendre la période de production d'environ 1 à 3 mois (Michel et al., 1993) et fait des algues de glace une source d'alimentation importante pour les organismes des réseaux trophiques supérieurs à des périodes et en des endroits où la production planctonique est généralement faible (Michel et al., 2002). Durant la période estivale libre de glace, la production planctonique devient dominante grâce à la plus grande disponibilité en lumière dans le système. La production des écosystèmes arctiques montre une très forte variabilité spatiale associée aux conditions physiques (la lumière, la température, les processus de mélange) et biogéochimiques (disponibilité des sels nutritifs, pression de broutage) qui prédominent. Ainsi, les caractéristiques océanographiques des régions côtières arctiques et sub-arctiques leur confèrent une production primaire plus élevée (Wheeler et al., 1996 ; Gosselin et al.,

1997) que celle observée dans le bassin central arctique (Codispoti et al., 1991). Les profondeurs moyennes de ces écosystèmes côtiers sont généralement plus faibles que celle du bassin arctique et la présence de glace le plus souvent saisonnière (avec des périodes d'eau libre de glace de quelques semaines à quelques mois par an), favorisant les processus pélagiques. Les processus biogéochimiques qui contrôlent les sources et les puits de carbone dans ces régions sont encore toutefois peu connus, bien que de plus en plus étudiés (p.ex. IMBER, 2005 ; Bates et Mathis, 2009). Si comme le prédisent les MCG et les MRC, le réchauffement se révèle plus intense au-dessus de l'Arctique et de ses mers ancillaires, il est donc urgent de comprendre la réponse des écosystèmes côtiers à ces contraintes.

5. État actuel des connaissances océanographiques de la baie d'Hudson

Les propriétés hydrologiques de la baie dépendent principalement de ses échanges avec le bassin de Foxe et le détroit d'Hudson, ainsi que des apports d'eau douce par les rivières et la fonte des glaces au printemps et en été (Prinsenber, 1988). Au nord de la baie d'Hudson, les eaux arctiques homogénéisées par la marée dans les détroits de Fury et de Hecla pénètrent dans le bassin de Foxe. Moins denses, elles s'écoulent au-dessus des eaux du bassin de Foxe en direction de la baie d'Hudson (Ingram et Prinsenber, 1998). Les eaux denses du bassin de Foxe semblent être produites pendant l'hiver dans les polynies ouest du bassin (Desfossez et al., 2008). Au moment de la formation des glaces, les rejets de saumure entraînent une densification des eaux sous-jacentes qui plongent en direction des eaux de même densité et s'écoulent vers la baie d'Hudson. Pour compenser cette sortie d'eau du bassin de Foxe, il y a formation d'un courant entrant qui longe la côte est du bassin, et renforce la circulation cyclonique interne au bassin de Foxe en partie due aux entrées d'eaux arctiques. La circulation des masses d'eau dans la baie d'Hudson est elle aussi cyclonique et dépend principalement des entrées et des sorties d'eau du système (bassin de Foxe et détroit d'Hudson). Les vents, les apports d'eau douce par le bassin versant (contribuant à la formation d'un courant quasi-constant) et la marée semi-diurne

(qui pénètre par le détroit d'Hudson) sont autant de contraintes qui forcent le régime de circulation cyclonique de la baie (Ingram et Prinsenber, 1998). La masse d'eau intermédiaire de la baie est formée par la rencontre des eaux de la mer du Labrador (eaux atlantiques) et les eaux superficielles douces et froides de la baie d'Hudson.

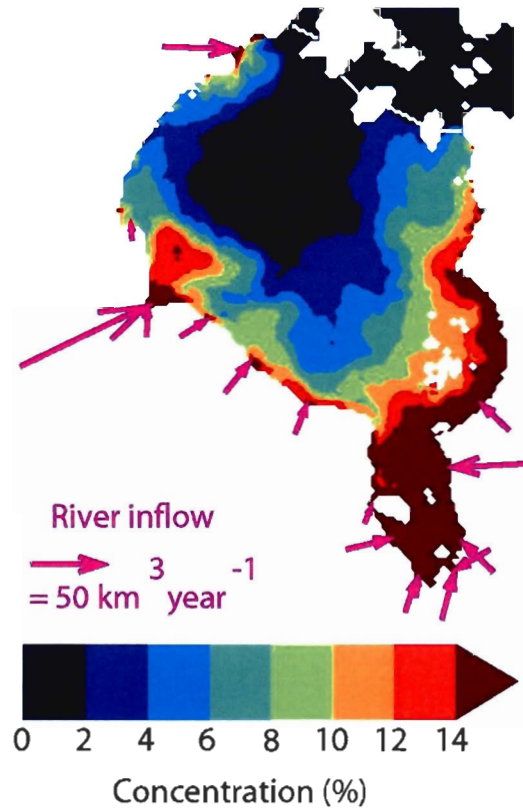


Figure 3 : Distribution spatiale relative des eaux douces de rivière pendant l'été. La ligne blanche représente la limite expérimentale du traceur. Les flèches indiquent la localisation et le débit moyen des rivières dans la baie d'Hudson (Tiré de St.-Laurent et al., soumis).

Ces apports d'eau douce sur le HBS représentent environ 12 % des apports d'eau douce du bassin arctique (St.-Laurent et al., soumis). L'eau douce circule le long des côtes de la baie d'Hudson mais est régulièrement transportée vers le centre (voir fig. 3), induisant des changements importants dans la stratification de la colonne d'eau sur l'ensemble du système. Cette importante masse d'eau douce et peu dense est ensuite graduellement exportée, *via* le sud du détroit d'Hudson, vers la mer du Labrador (Straneo et Saucier, 2008).

Cette circulation générale des masses d'eau est soumise à une variabilité saisonnière importante liée aux vents, aux variations des débits d'eau douce au printemps et en été, ainsi qu'à la formation du couvert de glace hivernal. Le couvert de glace est complet 8 à 9 mois par an sur le HBS. Ce dernier agit sur la circulation hivernale (bien que très similaire à la circulation estivale) en altérant le régime des courants de marée (principale contribution à l'énergie cinétique des courants du large de la baie ; Prinsenbergh, 1986), en diminuant l'amplitude et en induisant un avancement de la phase de la marée (Godin, 1986). La glace agit également sur la colonne d'eau comme une barrière, diminuant les pertes de chaleur vers l'atmosphère, ce qui influence les conditions atmosphériques. Le couvert de glace altère également le transfert d'énergie cinétique causé par l'action du vent à la surface de l'eau, ce qui implique des taux de mélange moins importants et une moindre turbulence (Ingram et Prinsenbergh, 1998). Les processus à méso-échelle peuvent aussi varier en présence du couvert de glace. De grands tributaires se déversent dans la baie d'Hudson en formant des panaches d'eau saumâtre. Leur contribution à la stratification locale de la colonne d'eau est importante, avec des répercussions pour la productivité de ces régions. Sous couvert de glace, Ingram et Larouche (1987) ont montré que les panaches pouvaient être dix à quarante fois plus étendus et deux à trois fois plus profonds qu'en eaux libres, pour un même débit d'eau douce.

La présence du couvert de glace a donc une grande importance pour la dynamique du HBS. Le cycle saisonnier de glace est assez bien connu (Barber et Lardner, 1968 ; Danielson, 1971 ; Markham, 1986 ; Wang et al., 1994). La formation des glaces commence

en octobre et dure jusqu'en février, moment où le couvert est complet. La fonte débute en avril et continue pendant toute la période estivale. La baie est généralement libre de glace pendant le mois de septembre. La variabilité saisonnière, tidale et synoptique y est donc importante, avec des changements particulièrement marqués au printemps (Prinsenbergh, 1982, 1988), lorsque l'effet de la fonte des glaces s'ajoute à celui de l'augmentation du débit d'eau douce des rivières. Même si elle ne représente pas un apport net pour le système, l'eau douce de la fonte des glaces au printemps peut dépasser, à l'échelle de la semaine, l'apport local d'eau douce causé par le débit des fleuves (Prinsenbergh, 1988). Cet apport d'eau douce par la fonte crée une nette stratification de la couche d'eau sous-jacente à la glace et empêche les déplacements verticaux (Hudier et Ingram, 1994). Si le cycle des glaces est assez bien documenté, leur circulation dans la baie est en revanche assez peu connue. Les vitesses moyennes de déplacement des glaces estimées par différents auteurs (Wang et al., 1994 ; Saucier et al., 2004) peuvent varier d'un ordre de grandeur. De même la variabilité spatiale, comme la présence de polynies le long des côtes du nord-ouest de la baie (Ainley et al., 2003) et l'accumulation de glace dans le sud-est, sont des phénomènes encore peu étudiés.

Cette variabilité spatio-temporelle de l'environnement physique sur le HBS peut avoir des conséquences directes sur la biologie du système. On sait aujourd'hui que la productivité de la baie est relativement faible : de l'ordre de $35 \text{ g C m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ (Roff et Legendre, 1986), comparativement à des régions beaucoup plus productives de l'arctique (plus de $300 \text{ g C m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ pour la polynie du nord-ouest ; Tremblay et Smith, 2007). La baie est donc considérée comme un milieu peu productif. La faible productivité du bassin central serait associée aux apports d'eau douce qui induisent une forte stratification de la couche de surface et limitent les apports en sels nutritifs nécessaires à la croissance du phytoplancton (Roff et Legendre, 1986), sels nutritifs d'ailleurs souvent peu abondants dans les couches plus profondes (Pett et Roff, 1982). Toutefois, un maximum de biomasse chlorophyllienne est généralement observé dans la baie, au-dessous de la pycnocline (Anderson et Roff, 1980b), pour lequel les cellules phytoplanctoniques semblent activement contribuer à la production primaire de la colonne d'eau. Il existe également un

gradient de production de la côte vers le large avec des niveaux de production à la côte équivalents à ceux des eaux de l'Atlantique nord (Roff et Legendre, 1986). Des fronts de marées situés dans le bassin de Foxe, dans la baie James et près des côtes du sud-ouest de la baie (Griffiths et al., 1981), engendrent des zones de plus forte production planctonique. Grâce à son couvert de glace saisonnier, la baie d'Hudson bénéficie d'une production sympagique non négligeable liée à la présence d'algues et de faune de glace. Quelques études se sont déjà penchées sur l'importance de ces algues (Demers et al., 1984 ; Gosselin et al., 1985, 1986, 1990 ; Michel et al., 1988 ; Legendre et al., 1987 ; 1992), dont l'impact sur la dynamique de l'écosystème planctonique et sur les flux de carbone biogène associés semble très marqué dans la baie d'Hudson (Tremblay et al., 1989 ; Runge et al., 1991 ; Fortier et al., 1995 ; Michel et al., 1993 ; Legendre et al., 1996).

Au-delà de sa productivité, la baie d'Hudson présente une diversité spécifique tout à fait remarquable. Selon une étude de Roff et Legendre (1986), la baie d'Hudson ne compterait pas moins de 583 espèces de microalgues dans la colonne d'eau et à l'interface glace-eau, des chiffres qui se rapprochent des valeurs les plus fortes recensées pour l'ensemble des océans. On y observe des espèces d'eau douce, des espèces typiquement arctiques, ainsi que des espèces atlantiques. Plus spécifiquement, la baie compte 117 espèces de microalgues de glace (Dunbar et Acreman, 1980) pour 196 recensées dans toute la région de l'Arctique canadien (Hsiao, 1980). Cette diversité est à la fois un avantage et un indicateur de la santé de ces écosystèmes sensibles.

6. Les objectifs de l'étude

Le constat actuel des changements climatiques pour le système de la baie d'Hudson et parallèlement, le besoin d'information pour mieux comprendre et intégrer l'ensemble des connaissances biologiques déjà acquises sont à l'origine de ce projet de modélisation.

L'utilisation de modèles numériques est devenu un moyen incontournable de compléter le manque d'information dans des endroits et à des périodes où les accès sont souvent difficiles voir impossibles. Nous présentons ici les étapes successives qui nous ont permis de mettre en place un modèle 3D de production biologique couplé glace de mer – océan.

La composante de glace du système de la baie d'Hudson est relativement peu connue, du fait de la faible couverture spatiale des données *in situ* principalement. Le chapitre 2 de cette thèse aborde la compréhension de la dynamique spatio-temporelle des algues de glace dans ce système. Nous présentons dans un premier temps les étapes de développement et de paramétrisation du modèle 1D de production d'algues de glace ainsi que son comportement biologique. Dans un deuxième temps, ce modèle est couplé à la composante de glace du modèle physique couplé glace de mer – océan 3D de Saucier et al. (2004). En plus de la variabilité temporelle, nous présentons donc ici la variabilité spatiale du modèle sur le système de la baie d'Hudson, fonction des conditions de glace (et de lumière associées) et de disponibilité en sels nutritifs. Ce premier chapitre fait l'objet d'un article accepté pour publication dans le journal *Polar Research*.

Dans une perspective de compréhension et d'intégration des connaissances actuelles acquises sur la dynamique de la production biologique pour l'ensemble du système de la baie d'Hudson, le 3^e chapitre (récemment soumis dans *Journal of Marine Sciences*) présente les résultats du couplage entre le modèle de production des algues de glace et un modèle de production planctonique (Fig. 4). Pour se faire, le modèle de production biologique (NPZD pour Nutriments, Phytoplancton, Zooplancton et Détritus) développé par Le Fouest et al. (2005) pour le golfe du Saint-Laurent a été adapté puis couplé au modèle couplé physique 3D de Saucier et al. (2004), avant d'être couplé à la composante glacielle du modèle biologique présentée au chapitre 2. Ce chapitre devrait permettre pour la première fois d'avoir une vision d'ensemble quant à la variabilité spatio-temporelle des productions primaires et secondaires glacielles et pélagiques pour les trois dimensions du système, montrant ainsi la dynamique important du couplage entre les systèmes glacielle, pélagique et benthique dans le système de la baie d'Hudson.

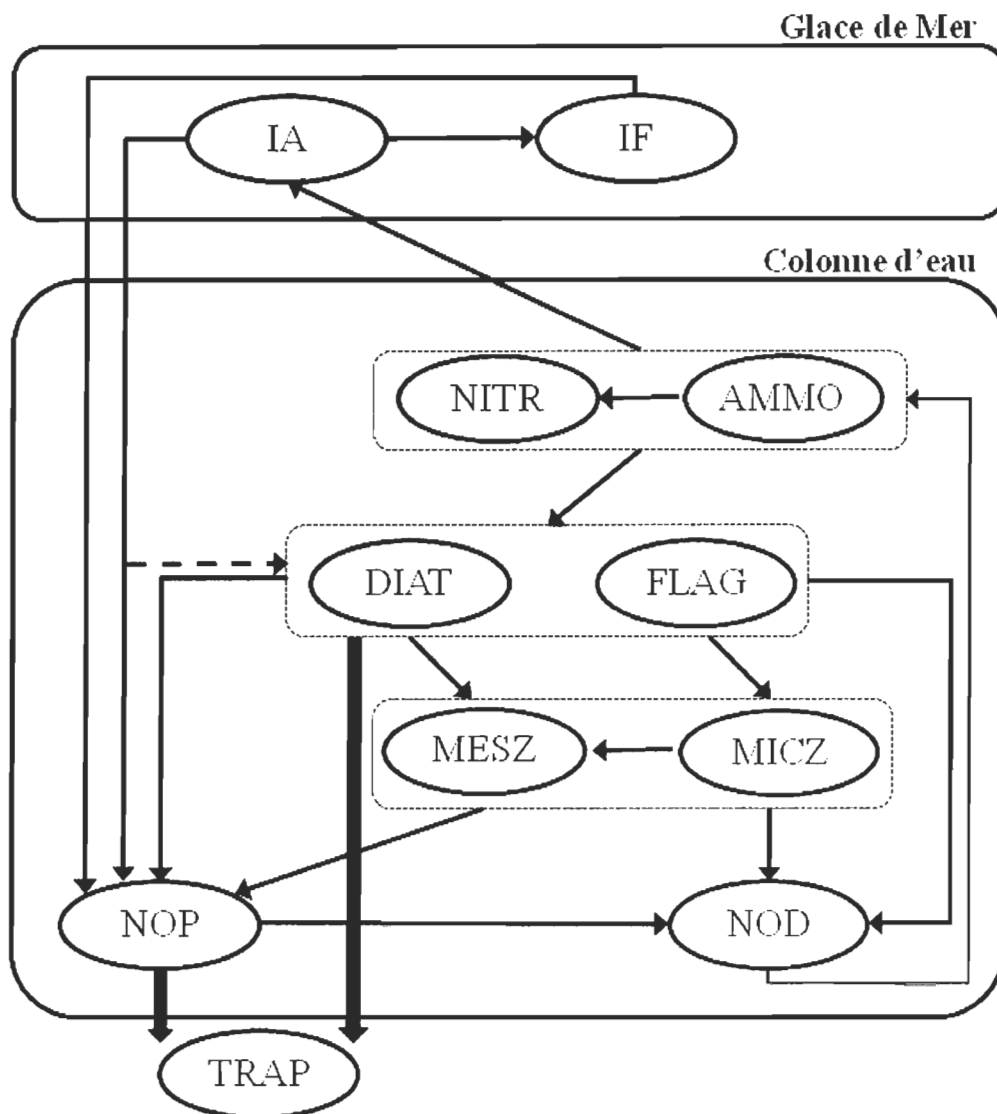


Figure 4 : Schéma simplifié des compartiments biologiques du modèle. Les flèches pleines minces représentent les processus biologiques (assimilation, broutage, excrétion, mortalité, régénération, fragmentation). Les flèches larges représentent les processus dynamiques de sédimentation. IA : algues de glace ; IF : faune de glace ; NITR : nitrates ; AMMO : ammonium ; DIAT : diatomées ; FLAG : flagellées ; MESZ : mesozooplancton ; MICZ : microzooplancton ; NOP : azote organique particulaire ; NOD : azote organique dissous ; TRAP : trappe à sédiment.

La capacité de ce modèle couplé bio-physique à reproduire les cycles saisonniers de production biologique réalistes et en accord avec les observations les plus récentes faites dans le système de la baie d'Hudson nous permet d'utiliser ce modèle comme un outil afin de tester et de comprendre la capacité de réaction de l'écosystème glacial-pélagique du HBS à des perturbations environnementales. L'importance du couvert de glace dans un système comme celui de la baie d'Hudson, et la récente variabilité observée en réponse aux changements climatiques sur la baie ont orienté cette étude de sensibilité vers un scénario de réchauffement des températures. Ce scénario est issu d'une récente étude de Joly et al. (2010) et produit une réponse forte et rapide, montrant une diminution des épaisseurs et de la durée du couvert de glace. Cette diminution du couvert de glace devrait se traduire par une augmentation plus rapide de l'irradiance disponible à la base du couvert de glace ainsi que dans la colonne d'eau. Nous étudierons donc dans ce chapitre les réponses directes et indirectes des écosystèmes de glace et planctonique en comparant la simulation forcée par le climat actuel et la simulation forcée par un climat plus chaud.

CHAPITRE II

ARTICLE 1

SPATIAL AND TEMPORAL VARIABILITY OF ICE ALGAL PRODUCTION IN A 3D ICE–OCEAN MODEL OF THE HUDSON BAY, HUDSON STRAIT AND FOXE BASIN SYSTEM

Sibert Virginie ¹

Zakardjian Bruno ²

Saucier François J. ¹

Gosselin Michel ¹

Starr Michel ³

Senneville Simon ¹

1. Institut des Sciences de la Mer (ISMER) - Université du Québec à Rimouski (UQAR). 310 Allée des Ursulines, Rimouski – QC – G5L-3A1.
2. Université Toulon Sud. LSEET
3. Institut Maurice Lamontagne (IML) - Pêches et Océans Canada. 845 Route de la Mer, Mont-Joli – QC – G.

Résumé

La production primaire, première composante du réseau trophique et un puits pour le carbone inorganique dissous, est largement méconnue dans les mers arctiques, particulièrement la production d'algues de glace pour laquelle les études détaillées et approfondies sont souvent limitées dans l'espace et dans le temps. Comme première étape pour l'estimation de la production d'algues de glace et sa potentielle contribution à l'écosystème à une échelle régionale, nous présentons ici un modèle simple d'algues de glace et son couplage au modèle 3D régional couplé glace de mer – océan du système de la baie d'Hudson (HBS), incluant le détroit d'Hudson, et le bassin de Foxe. Le taux de croissance des algues de glace est forcé par la lumière sous la glace et la disponibilité en sels nutritifs, alors que le broutage et la fonte contrôlent les pertes de biomasse à la base de la glace. La simulation montre le rôle important de la dynamique des glaces sur la distribution et la production des algues de glace avec une forte variabilité spatio-temporelle en réponse à l'importante variabilité des conditions de glace en différents endroits du HBS. En plus de conditions favorables de lumière et de sels nutritifs, il doit y avoir un laps de temps suffisant entre le moment où la lumière augmente et le moment de la fonte de la glace, afin d'assurer une production importante d'algues de glace. Cela suggère que, dans le contexte d'un réchauffement plus important dans les régions arctiques et subarctiques, une fonte plus tôt dans la saison pourrait être plus dommageable pour les algues de glace qu'un retard dans la prise des glaces à l'automne. Le modèle inclut un compartiment de matière organique particulaire (POM), alimenté par les pertes biologiques dans la colonne d'eau liées à la fonte de la glace. Cette composante montre la forte redistribution de la POM produite par l'écosystème de glace à l'échelle régionale.

Abstract

Primary production, the basic component of the food web and a sink for dissolved inorganic carbon, is a major unknown in arctic seas, particularly ice algal production for which detailed and comprehensive studies are often limited in space and time. We present here a simple ice alga model and its coupling with a regional 3D ice–ocean model of the Hudson Bay System (HBS), including Hudson Strait and Foxe Basin, as a first attempt to estimate ice algal production and its potential contribution to the pelagic ecosystem at a regional scale. The ice algal growth rate is forced by sub-ice light and nutrient availability while grazing and ice melt control biomass loss from the underside of the ice. The simulation shows the primary role of sea ice dynamics on the distribution and production of ice algae with a high spatio-temporal variability in response to the great variability of ice conditions in the different part of the HBS. In addition to favourable light and nutrient conditions, there must be a sufficient time lag between the onset of sufficient light and ice melt to ensure significant ice algal production. This suggests that, in the context of enhanced warming in Arctic and sub-Arctic regions, earlier melt could be more damaging for ice algal production than later freezing. The model also includes a particulate organic matter (POM) variable, fed by ice melting losses to the water column, and shows a large redistribution of the POM produced by the ice-ecosystem at regional scale.

INTRODUCTION

General circulation models (GCMs) all anticipate that global warming will be more rapid and intense in the Arctic and its ancillary seas compared to other regions of the globe (e.g., Holland & Bitz 2003; Gagnon & Gough 2005a,b). Recent observations support GCM predictions, showing large changes in sea ice extent and thickness (Lindsay & Zhang, 2005; Comiso et al. 2008), circulation and hydrography (Morison et al. 2000; Nechaev et al. 2004) and river discharges (Manabe et al. 2004) at high latitudes. The impacts of such environmental changes on key biogeochemical cycles, marine food web structure and ecosystem productivity are still not well-understood (IMBER, 2005). Many polar species and marine food webs in general will be strongly affected since they are particularly well adapted to the specific environmental conditions that prevail in these areas (e.g., Smetacek & Nicol 2005). In addition, marine ecosystems in polar regions are especially sensitive to any environmental change due to their low number of trophic links (Grebmeier et al. 2006; Moline et al. 2008).

Micro algae that colonize multi-year (Wheeler et al. 1996; Gosselin et al. 1997) and seasonal (Cota & Smith 1991a; Cota et al. 1991; Gradinger 2009) sea ice contribute significantly to polar ecosystem productivity. They can contribute as much as 25 % of the annual total primary production (Legendre et al. 1992), corresponding to an estimated carbon production ranging between 5 and 15 g C m⁻² y⁻¹ at the Arctic basin scale (Arrigo 2003). Moreover, since phytoplankton and ice algal blooms do not coincide spatially or temporally (Lizotte 2003), the ice algal bloom extends the production period from 1 to 3 months annually (Michel et al. 1993). Therefore, sea ice algae likely represent an important food resource for higher pelagic (Runge et al. 1991) and benthic (Fortier et al. 2002) trophic levels, most notably when phytoplanktonic production is weak or lacking (Michel et al. 2002).

In the Arctic, most of the ice algal biomass accumulates in the bottom few centimetres of first-year sea ice (Smith et al. 1990). Ice algal growth is mainly controlled by the availability of light (e.g., Michel et al. 1980a; Cota & Sullivan 1990; Gosselin et al. 1990) and nutrients (e.g., Cota et al. 1987; Gosselin et al. 1990). In response to extreme environmental conditions, ice algae have developed specific adaptations for growth and production. In particular, they possess a strong photoacclimation capacity as an adaptation to very low light conditions induced by sea ice and snow cover (e.g., Cota 1985; Gosselin et al. 1985). These specific adaptations make them particularly sensitive to climate change, since even small changes in the duration and intensity of ice and snow cover will affect both their settlement and living conditions.

Due to the harsh weather conditions and the remoteness that prevent extensive field work, as well as the very heterogeneous physical regimes that may occur under ice cover, studies on ice algae are often limited in time and space. Understanding the links between climate forcing and ice algal dynamics at regional or basin scales would require comprehensive and detailed numerical modelling to fill the gaps in areas and times where key biogeochemical processes occur but data are lacking (e.g., Arrigo 2003; Smetacek & Nicol 2005). However, models of ice algal dynamics are less advanced than planktonic models and have generally focussed on modelling ice algal growth in relation to sea ice thermodynamics (e.g., Lavoie et al. 2005; Nishi & Tabeta 2005, 2007; Jin et al. 2006, 2007). Most of these models have been developed in one dimension for a better comprehension of biological (growth) and environmental (inclusion, release) processes. This is the case for the work of Arrigo et al. (1993) and Arrigo & Sullivan (1994) on the Antarctic environment as well as Lavoie et al. (2005) and Jin et al. (2006, 2007) for arctic regions. The one-dimensional models of Jin et al. (2006, 2007) and Lavoie et al. (2008) coupled sea ice and water ecosystems, adding new insight on the complexity of such coupling. Most of these models deal with the landfast ice environment, except that the model of Jin et al. (2007) is based on pack ice of the Bering Sea. The multi-dimensional model recently developed by Nishi & Tabeta (2005) for Saroma Ko Lagoon in northern

Japan, and later adapted to the coastal region of the Okhotsk Sea, Japan (Nishi & Tabeta 2008), is the first to deal with spatial variability in a complex region.

We present here a simple ice alga model and its coupling with a realist sea ice–ocean regional model (Saucier et al. 2004) of the Hudson Bay System (HBS). This system, which includes Hudson Bay, James Bay, Hudson Strait and Foxe Basin, is one of the most important inland seas of the Arctic Ocean, receiving over 103 km³ of freshwater per year from its drainage basin (Prinsenberg 1986). The general circulation of the HBS is mainly cyclonic and forced by freshwater runoff, sea ice melt during spring and summer (Prinsenberg 1988), winds, semi-diurnal tides and water fluxes from the Arctic Ocean and Labrador Sea (Ingram & Prinsenberg 1998). The HBS is ice-covered eight to nine months per year. Changes in the timing of freezing and melting of sea ice, which were anticipated by Martini (1986) and Ingram et al. (1996) as the most rapid consequences of climate warming in HBS, have recently been confirmed by observations showing that melt of sea ice actually occurs two to three weeks earlier compared to the 1980s (Gagnon & Gough 2005a,b; Stirling & Parkinson 2006).

In the present paper, we will focus on the ecological robustness of the ice alga coupled model and the sub-regional variability of the simulated production cycle in response to the varied environmental conditions that prevail in the HBS. In addition, the modelling of release and sedimentation of the particulate organic matter (POM) produced by the ice-ecosystem allows estimating its potential fate in the HBS in response to circulation and mixing.

MATERIALS AND METHODS

1.1. Hudson Bay sea-ice–ocean model

A detailed description of the deterministic sea ice–ocean coupled model is presented in Saucier et al. (2004); here, we briefly summarize its major features. The Hudson Bay model domain (covering $1.24 \cdot 10^6 \text{ km}^2$) extends to the Labrador Sea in the east, north to Fury and Hecla Strait, and includes James Bay (Fig. 1). The spatial resolution is 10 km in the horizontal (polar stereographic projection) and 10 m on the vertical, with the surface and bottom layer thicknesses adjusted to local sea level and topography, respectively. The ocean model is governed by the Navier-Stokes and hydrostatic equations solved by a finite difference scheme with a 3D flux-corrected transport. It incorporates a 2.5-level turbulent kinetic energy model supplemented with a diagnostic equation for the turbulent master length scale. This ocean circulation model is coupled to a multi-category dynamic elastic-visco-plastic (Hunke & Dukowicz 1997) and a two ice layer plus one snow layer thermodynamics (Semtner 1976) sea ice model.

The sea ice–ocean model is forced through three-hourly atmospheric fields (surface air temperature, dew point depression, surface winds, cloud cover and precipitation) provided by the Canadian Operational Weather Forecast Model. The heat and momentum fluxes between the ocean, the sea ice and the atmosphere are calculated by bulk aerodynamic exchange formulae. Runoff forcing is interpolated in time from daily runoff data in the 29 most important tributaries (HYDAT database, Environment Canada). Boundary conditions east of Hudson Strait are prescribed by water levels with tidal constituents from Matsumoto et al. (2000) and monthly interpolated climatological temperature and salinity profiles from the Integrated Science Data Management group of Fisheries and Oceans Canada. Water levels at Fury and Hecla Strait are approximated from observations at Hall Beach Station (Canadian Hydrographic Service) for the tidal constituents with a mean relative sea level of 20 cm tuned to obtain realistic inflow transport (see Saucier et al. 2004 for details). Temperature and salinity conditions are

interpolated in time between simulated winter and summer mean values previously observed. The model computes fully prognostic solutions for turbulent kinetic energy, water level, currents, temperature and salinity fields, and sea ice thickness and coverage. The simulations used here to drive the ice algal ecosystem are the same as in Saucier et al. (2004) and cover a 2-year period from August 1996 to July 1998.

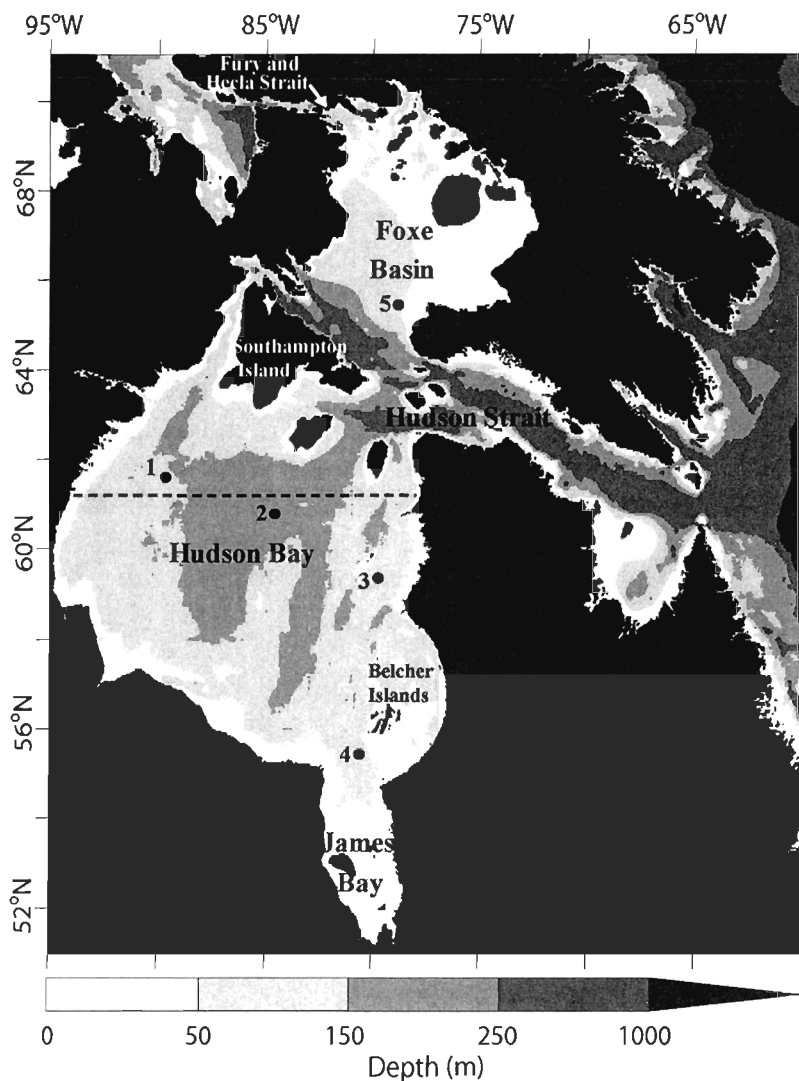


Figure 1. Polar stereographic projection of the Hudson Bay marine system. Stns 1 to 5 have been used to extract high frequency data for Figure 10. The dashed line longitudinal indicates the transect we used to present the monthly variations of particulate organic matter concentration (see Fig. 11).

Comparisons of the model outputs to recent and historical observations have shown that the model produces a realistic seasonal cycle of the sea ice–ocean environment in the Hudson Bay System (HBS) under the given hydrological and atmospheric forcing (e.g., Saucier et al. 2004)

1.2. Hudson Bay ice-alga model

Our bottom ice ecosystem model considers the colonization of the lower five centimetres of the sea ice by algae and associated fauna. The two biotic compartments (i.e. the ice algae and ice fauna) are incorporated into the ice while a dissolved inorganic nitrogen (DIN) compartment is included in the upper ocean layer. The dynamics of this process-based ecosystem model (using DIN for algal nutrient supply) is comparable to the dynamics of a nutrient–phytoplankton–zooplankton (NPZ) model. The ice algal growth model is similar to the one used in Lavoie et al. (2005) for the Canadian Archipelago, except that we include: i) an ice faunal compartment, ii) an incorporation function to simulate the inoculation of algae and fauna during ice formation, and iii) ice algal photoacclimation processes. In contrast to Lavoie et al. (2005), the molecular diffusion across the ice–water interface is not considered in the present model due to the one-layer ice structure of the sea ice model.

The parameters and functions used in the ice alga model are described in Tables 1 and 2. The rate of change in ice algal biomass is described by the following general equation:

$$\frac{dB}{dt} = (\text{Inc} \cdot B_0) + (\mu \cdot B) - (g \cdot Z) - (\text{melt_loss} \cdot B) \quad (1)$$

where Inc represents the incorporation rate of sea-surface algal biomass (B_0) into the sea ice, μ and B represent the ice algal growth rate and standing stock, respectively, g is the

grazing function with Z being the ice-faunal standing stock, and melt_loss is the sea ice melt loss rate into the water column through ice melting. B_0 represents a background of algal biomass in the upper ocean water and is considered to be constant ($0.05 \text{ mmolN m}^{-3}$, Table 1). The incorporation rate (Inc) of sea-surface algae into the sea ice is set to zero for an ice thickness below 20 cm (i.e., too thin to allow the formulation of a skeletal layer) and decreases exponentially as the ice grows (see Eq. 1 in Table 2). This expression limits this entrapment process to the first stage of ice growth (i.e., late autumn–early winter) and assumes it is negligible during the ice algal bloom period. The ice algae growth term of the general equation (μ) depends on sub-ice irradiance ($\text{PAR}_{\text{subice}}$) and nutrient (DIN) availability in the ocean surface layer through a classic formulation for light and nutrient limitation which assumes that they act in a multiplicative fashion (See Eq. 2 in Table 2, e.g., Droop 1983).

The light available for ice algal photosynthesis ($\text{PAR}_{\text{subice}}$) is defined in Eq. 3 of Table 2, using diffuse attenuation coefficients for ice and snow of 1.5 and 5 m^{-1} , respectively (Perovich 1996). We assume that most of light attenuation occurs above the thin (ca. 0–5 cm) ice algal layer and Chlorophyll a self shading is negligible in the bottom ice layer. The above-ice incident irradiance (PAR_0) is assumed to be 43 % of the total shortwave incoming radiation, this latter being calculated in the physical model since it is also used to drive sea–atmosphere and ice–atmosphere heat flux.

The photoacclimation of ice algae is formulated via an adaptative response through the chlorophyll a to carbon ratio (Chla/C) that varies in response to light, nutrient availability and temperature (e.g., Geider et al. 1997; MacIntyre et al. 2002). We used a modified version of the empirical relationship of Cloern (1995) which includes a nutrient limitation term, where the half saturation constant for DIN (KDIN) was set at 1 mmol m^{-3} , as in the ice algae model of Arrigo et Sullivan (1994). (see Eq. 4 in Table 2). In this equation, the half saturation parameter (KE) drives the curvature of the Chla/C vs light curve and was set at $10 \text{ } \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (same value as in Lavoie et al. 2005 for low snow sites). This value ensures no significant variations before late spring of either Chla/C

or the photoacclimation parameter (E_k), which is further related to the maximum growth rate (μ_{max}) and the initial slope of the P-E curve μ_{Chla} (namely the photosynthetic efficiency as defined in Platt et al. (1980)), through Eq. 5 in Table 2. This photoacclimation expression allows fourfold variations of the Chla/C ratio, from 0.1 to 0.025 g/g, assuming a maximum Chla/C ratio of 0.1 (Robinson et al. 1998). We assume a constant value of $0.06 \text{ gC}(\text{gChla})^{-1} \text{ h}^{-1} (\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1})^{-1}$ for α^{Chla} (Table 1), corresponding to the median value measured for bottom ice algae in first-year Arctic landfast ice during the vernal season (Kirst & Wiencke 1995). Using a α^{Chla} value of 0.06 restricts the variation of the E_k parameter to a range of 10 to 25 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

Melting of the ice bottom induces loss of ice algae into the water column. According to the thermodynamics of the sea ice model (Saucier et al. 2004), melting can reach ca. 0–1.2 cm d^{-1} . This rate is scaled to the thickness (5 cm) of the colonized layer of the bottom ice (see Eq. 6 in Table 2), leading to a loss term of ice algae of ca. 0–0.3 d^{-1} . It is assumed that as the ice algae are flushed in the water column, the remaining ice algal biomass is redistributed upward in a constant 5 cm layer.

In our model, the ice fauna controls the ice algal biomass accumulation (see equation 1 above). The fauna living at the bottom of the sea ice are composed of microfauna (e.g. heterotrophic ciliates and heterotrophic dinoflagellates; Michel et al. 2002) and meiofauna (e.g. nematodes, harpacticoides copepods; Nozais et al. 2001 and Wiktor & Szymelfenig 2002), which are all gathered in the same ice fauna compartment. The rate of change of the ice fauna is expressed by the following equation:

$$\frac{dZ}{dt} = (\text{Inc} \cdot Z_0) + (\text{Asm} \cdot g \cdot Z) - (\text{mort}_z \cdot Z^2) - (\text{melt_loss} \cdot Z) \quad (2)$$

The ice fauna equation considers growth through incorporation (Inc) and grazing (g) on ice algae and losses through melt process and mortality. Incorporation of ice fauna into sea ice uses the same equation as for ice algae (see Eq. 1 in Table 2) and a background faunal concentration (Z_0) in surface water considered as constant (0.05 mmol N m^{-3} ; Table

1). The growth is set with an assimilation efficiency (A_{sm}) of 30 % (Hansen et al. 1997) of the grazed biomass, the remaining being considered as feeding losses that are rapidly regenerated (see the dissolved inorganic nutrient “DIN” equation below). Little is known of the grazing ability of this fauna and therefore, the ingestion rate (g) is formulated with a modified Ivlev-type function (see Eq. 7 in Table 2) that is frequently used in NPZD models (e.g., Franks et al. 1986). The mortality term is defined by a quadratic-type function to limit the occurrence of oscillations generated in such non-linear predator–prey systems (e.g., Edwards & Bees 2001). The melting rate is expressed in the same way as for ice algae (see Eq. 8 in Table 2).

Using allometric equations, the maximum ingestion rates were estimated to range from 0.2 to 0.5 d^{-1} by microfauna (Michel et al. 2002) and from 0.25 d^{-1} to 1.1 d^{-1} for meiofauna (Nozais et al. 2001). To our knowledge there is no other published ingestion rates by microfauna in the sea ice. In addition, sensitivity tests (not shown) showed that the timing of ice algal accumulation is not significantly impacted by a maximum ingestion rate within this range of value. Subsequently, the maximum ingestion rate was fixed in the present study at 0.5 d^{-1} (Table 1).

The DIN equation represents the evolution of dissolved inorganic nitrogen concentration in the upper ocean layer ($\Delta z = 10$ m in the model). DIN concentration is driven by sea ice–ocean nitrogen fluxes related to uptake by ice algae and regeneration of non-assimilated grazed biomass as well as oceanic turbulent and advection fluxes from the underlying layers. For the setup simulations, the equation is as follows:

$$\frac{dDIN}{dt} = \frac{\delta z}{\Delta z} \left[(1 - A_{sm}) \cdot gZ - \mu B \right] + \frac{F_{DIN}}{\Delta z} \quad (3)$$

where the DIN fluxes between sea ice and the water column are scaled with the ratio $\delta z/\Delta z$ and the turbulent flux is defined with a simple diffusion equation (see Eq. 9 in Table 2) using a background nutrient concentration for the underlying water column (DIN_w) and a constant coefficient of vertical eddy diffusivity (K_z). To get an overview of the model’s

sensitivity to nutrient conditions that could occur in the HBS, we defined two extreme scenarios to be used in the setup simulations: a high nutrient availability (“HN”) and a low nutrient availability (“LN”) scenario. The HN scenario is considered to be a relatively turbulent system ($K_z = 10 \text{ m}^2 \text{ d}^{-1}$), such as can be observed in the northwestern part of the bay (Saucier et al. 2004), with high nutrient availability ($\text{DIN}_w = 10 \text{ mmol m}^{-3}$). The LN scenario is considered to be highly stratified ($K_z = 1 \text{ m}^2 \text{ d}^{-1}$), with low nutrient concentrations ($\text{DIN}_w = 1 \text{ mmol m}^{-3}$), i.e., the situation close to the mouths of major rivers in southern Hudson Bay (Ingram et al. 1989; Hudon et al. 1996).

Table 1. List of parameters and variables of the model.

Name	Description	Value	Unit
δz	Bottom ice-layer thickness	0.05	m
Δz	Upper water column layer thickness	10	m
B	Ice algae	simulated	mmol N m ⁻³
Z	Ice fauna	simulated	mmol N m ⁻³
DIN	Dissolved inorganic nitrogen in the water column	simulated	mmol N m ⁻³
DIN _w	Sub-ice DIN concentration for the 1–10 setup simulations		mmol N m ⁻³
POM	Particulate organic matter	simulated	mmol N m ⁻³
Dep	Accumulated POM at the seafloor (see Fig. 13)	simulated	mmol N m ⁻²
PP	Ice algal primary production	simulated	mg C m ⁻² d ⁻¹
LimN	Nutrient limitation parameter (see Fig. 4)	simulated	Dimensionless
LimE	Light limitation parameter (see Fig. 4)	simulated	Dimensionless
PAR ₀	Incident PAR	simulated	μmol photons m ⁻² s ⁻¹
PAR _{subice}	Sub-ice PAR	simulated	μmol photons m ⁻² s ⁻¹
H _{ice}	Sea ice thickness	simulated	m
K _{ice}	Light attenuation coefficient of sea ice	1.5	m ⁻¹
H _{snow}	Snow thickness	simulated	m
K _{snow}	Light attenuation coefficient of snow	5	m ⁻¹
I _{conc}	Sea ice coverage	simulated	dimensionless
Melt _{loss}	Sea ice melt loss rate	simulated	d ⁻¹

IML	Sea ice melt velocity (see Fig. 2)	simulated	cm d ⁻¹
Inc _{max}	Maximum colonization rate	0.24	d ⁻¹
B ₀	Background algal concentration in the surface layer	0.05	mmol N m ⁻³
Z ₀	Background fauna concentration in the surface layer	0.05	mmol N m ⁻³
μ	Ice algal growth rate	simulated	d ⁻¹
μ _{max}	Maximum growth rate	0.8	d ⁻¹
K _E	Half saturation parameter	10	μmol photons m ⁻² s ⁻¹
E _K	Photoacclimation parameter	simulated	μmol photons m ⁻² s ⁻¹
[Chla/C] _{max}	Maximum Chla/C ratio	0.1	g Chla (gC) ⁻¹
α ^{Chla}	P-E curve initial slope (photosynthetic efficiency)	0.06	g C(g Chla) ⁻¹ h ⁻¹ (μmol photons m ⁻² s ⁻¹) ⁻¹
K _{DIN}	Half-saturation constant for DIN	1	mmol N m ⁻³
G	Ingestion rate	simulated	d ⁻¹
g _{max}	Maximum ingestion rate	0.5	d ⁻¹
W	Ivlev constant for grazing function	0.05	(mmol N m ⁻³) ⁻¹
Asm	Ice-faunal growth efficiency	0.3	dimensionless
mort _z	Maximum ice-fauna mortality rate	0.2	d ⁻¹
K _Z	Coefficient of vertical eddy diffusivity for DIN in the setup simulations	1–10	m ² d ⁻¹
Agg	Aggregation coefficient for sinking POM	10	m d ⁻¹ (mmol N m ⁻³) ⁻¹

Table 2. Biological and geochemical functions used in the coupled ice alga model.

Function	Description	Equation	Unit
Inc	(1) Incorporation rate of sea-surface algae or fauna into sea ice	$H_i \leq 20\text{cm} \quad \text{Inc} = 0$ $H_i > 20\text{cm} \quad \text{Inc} = \text{Inc}_{\max} \cdot \exp(-20 \cdot H_{\text{ice}})$	d^{-1}
μ	(2) Ice algal growth rate	$= \mu_{\max} \cdot \left[1 - \exp\left(-\frac{\text{PAR}_{\text{subice}}}{E_k}\right) \right] \cdot \left(\frac{\text{DIN}}{\text{DIN} + K_{\text{DIN}}} \right)$	d^{-1}
$\text{PAR}_{\text{subice}}$	(3) Sub-ice PAR	$= \text{PAR}_0 \cdot \exp[-(K_{\text{ice}} \cdot H_{\text{ice}} + K_{\text{snow}} \cdot H_{\text{snow}})]$	$\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
Chla/C	(4) Chlorophyll <i>a</i> to carbon mass ratio	$= \left[\frac{\text{Chla}}{\text{C}} \right]_{\max} \cdot \left[0.25 + 0.75 \cdot \exp\left(-\frac{1}{2} \frac{\text{PAR}_{\text{subice}}}{K_E}\right) \cdot \left(\frac{\text{DIN}}{\text{DIN} + K_{\text{DIN}}} \right) \right]$	g Chla (g C)^{-1}
E_K	(5) Photoacclimation parameter	$= \frac{\text{C}}{\text{Chla}} \cdot \frac{\mu_{\max}}{\alpha^{\text{Chla}}}$	$\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
F_B	(6) Release flux of ice algae into water column	$= \text{melt_loss} \cdot B \cdot \delta z$	$\text{mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$
g	(7) Ice-faunal ingestion rate	$= g_{\max} \cdot w \cdot \text{Asm} \cdot (1 - \exp[-w \cdot (B - 0.05)])$	d^{-1}

F_Z	(8) Release flux of ice fauna into water column	$= (\text{melt_loss} \cdot Z + \text{mort}_z \cdot Z^2) \cdot \delta z$	$\text{mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$
F_{DIN}	(9) Turbulent DIN flux in the upper water column	$= -K_z \cdot \frac{(\text{DIN} - \text{DIN}_w)}{\Delta z}$ in the setup simulations, but driven by the physical model in coupled simulations	$\text{mmol N m}^{-4} \text{ d}^{-1}$
sed_{POM}	(10) POM sinking rate	$= A_{gg} \cdot (\text{POM})^2$	$\text{mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$
F_{Bcarb}	(11) F_B converted into carbon unit	$= F_B \cdot 79.5$	$\text{mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$
GL	(12) Ice algal loss by grazing (see Figs. 3 and 5)	$= -g \cdot Z \cdot 84 \cdot \delta z$	$\text{mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$

1.3. Setup forcing and coupling with the 3D sea-ice–ocean model

The setup of the sea ice ecosystem model was first made using time series of spatially averaged physical forcing extracted from the 1996–1998 simulation by Saucier et al. (2004) for the whole HBS. This forcing included 6-hourly ice thickness and coverage, ice bottom melting and short-wave surface radiation (i.e. radiant energy in the visible wavelengths). These data permitted us to test the robustness of the model and its sensitivity to biological parameters (grazing, photoacclimation, regeneration) and physical forcing (snow thickness, turbulent nutrient fluxes) before it was coupled to the 3D ice–ocean model.

The coupling of the sea ice ecosystem model with the 3D sea ice–ocean model requires knowledge on sea ice-derived forcing (thickness, coverage), the transport of ice algal and faunal biomass within the moving sea ice, and the scaling of sea ice–ocean biogeochemical fluxes. The sea ice ecosystem is not implemented per se in the multi-category two-layer dynamic sea ice model, but is rather defined on cell-averaged ice conditions (ice thickness and coverage). Ice algal and faunal transports are defined through a conservative advection scheme that uses the ice velocities driven by winds and ocean currents. We do not consider redistribution of ice algal and faunal biomasses due to ice ridging, whose impact is thus limited to its effect on light conditions through variability in ice thickness.

The DIN available for ice-alga production is now an oceanic variable, i.e., subject to advection and mixing in the 3D oceanic model. Ice–ocean nutrient fluxes are defined as those in the setup model except that they are further scaled by the sea-ice concentration of each cell, i.e., the fraction, between 0 and 1, of ocean covered by ice. The DIN concentration is initialized using a DIN/salinity relationship resulting from previous observations from Anderson et al. (1969) in eastern Hudson Strait and data taken in HBS during the MERICA 2003 cruise (MERICA for “étude des MERs Intérieures du Canada”, unpublished data from Starr M., Fisheries and Oceans Canada).

The release fluxes of ice algae and associated grazers by ice melt and mortality from the sea ice (see Eqs. 6 and 8 in Table 2) supply the particulate organic matter (POM) compartment in the upper water layer. POM is an oceanic variable, subject to transport, diffusion and sinking in the 3D oceanic model. The simulation, which assumes no POM at the start of the simulation and no regeneration of this variable, hence describes the potential fate of organic matter produced by the ice ecosystem. The release fluxes are scaled to the fraction of the oceanic cell covered by sea ice, as for DIN flux. The accumulated POM in the upper water layer is then subjected to sinking towards the seafloor, with sinking rates defined with a quadratic function of POM concentration (see Eq. 10 in Table 2) for each water layer distributed from the surface to the bottom of the ocean. The quadratic dependence on POM represents a non-linear increase of the effective sinking speed of POM with concentration due to the effect of aggregation of POM particles. Accumulating the sinking flux in the bottom layer of the water column at each gridpoint of the oceanic model allows us to estimate the quantity of POM reaching the seafloor on a yearly basis over the model domain.

RESULTS

1.4. Seasonal cycles of ice-algal production from the setup simulations

Spatially averaged physical forcing extracted from the HBS ice–ocean model and used to drive the setup simulations are shown in Figure 2. Mean simulated daily incident irradiance (upper panel) varies from high values (up to $600 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) in late June to very low values (less than $10 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) in December. The ice thickness starts to increase in early November and reaches a maximum in April–May with values close to 1.8 m. Significant ice melt starts in late May in our simulations, reaching a maximum of 1.2 cm d^{-1} in late June during the rapid decline in ice thickness.

Incident irradiance and ice thickness primarily drive the irradiance available for growth of the bottom-ice algae. In these setup simulations (Fig.2), we assume the absence of snow and we set subice irradiances to zero for ice thicknesses less than 0.2 m. This is to reflect the model's hypothesis of unfavourable conditions for the algal colonization of the bottom sea-ice layer when ice is too thin. Due to decreasing incident irradiance and growing ice thickness, the subice irradiance dramatically decreases in late autumn–early winter to a minimum of 1–2 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ in mid-January. Afterward, it increases slightly due to increasing incident irradiance but remains low ($< 5 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) because of continuously increasing ice thickness until the end of April. It is only in late spring-early summer that ice thinning due to melt leads to a major increase in the subice irradiance, increasing from 3–4 to 35 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ between the end of May and late July.

This seasonal cycle of mean physical forcing (ice thickness, incident and subice irradiance) compares well to those reported in other Arctic and sub-Arctic areas (e.g., Suzuki et al. 1997; Lavoie et al. 2005; Werner et al. 2007). Melting rates ($< 1.2 \text{ cm d}^{-1}$) are also in good agreement with previous observations, i.e., 1.5 cm d^{-1} in Lavoie et al. (2005) and up to 10 cm d^{-1} in Hall & Rothrock (1987) and Sirevaag (2009). It is important to remember that these values are averaged for the whole HBS (including James Bay, Foxe Basin and Hudson Strait) and do not reflect the strong spatial variability of ice conditions found over the whole system.

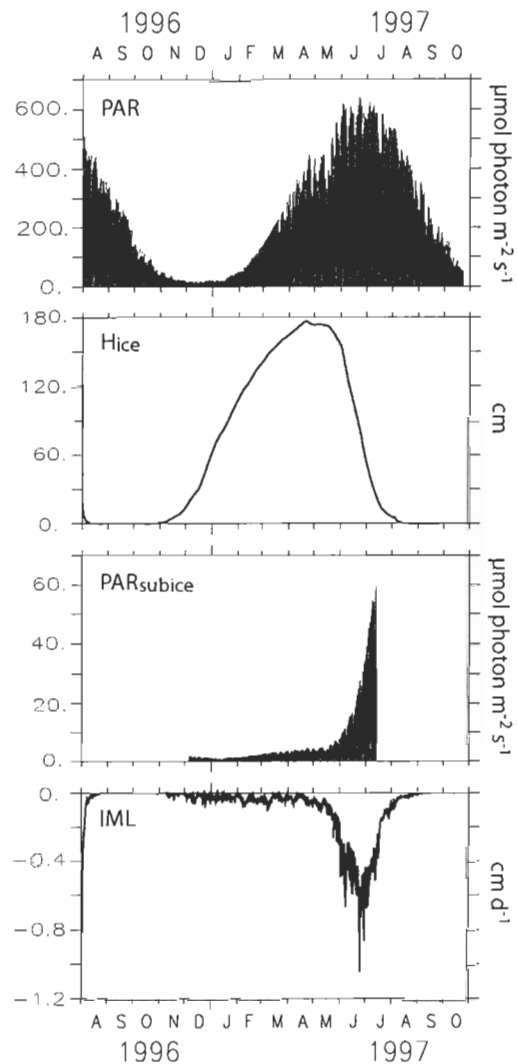


Figure 2. Spatially averaged physical forcing for the whole Hudson Bay System (including Hudson Bay, James Bay, Foxe Basin and Hudson Strait) extracted from the sea ice–ocean simulation of Saucier et al. (2004). From top to bottom: incident photosynthetically active radiations (PAR_0); sea ice thickness (H_{ice}); sub-ice photosynthetically available radiation ($\text{PAR}_{\text{subice}}$); bottom sea ice melting velocity (IML).

Figure 3 shows the general behaviour of the sea ice ecosystem model under the two distinct nutrient scenarios (see section 2.2). Under the high-nutrient (HN) scenario, the simulated ice algal production never becomes nutrient limited ($DIN > KDIN$). Ice algal production (PP) only depends on light availability and begins increasing in March, when PAR_{subice} reaches half of the photoacclimation parameter (E_k) (Fig. 4: $E_k = 6$; $PAR_{subice} = 3-4 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$). The ice algal production period continues until June, with maximal simulated biomass ($55 \text{ mg Chla m}^{-2}$) and primary production ($100-125 \text{ mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}$) occurring from mid-April to mid-May. Under this HN scenario, the ice algal biomass is successively controlled by grazing and melt losses, with ice melt being the main factor responsible for the bloom decline in late spring. The simulated ice-associated fauna reaches, in mid-April, a maximum biomass and production of 22 mg C m^{-2} and ca. $80 \text{ mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}$, respectively. Under this scenario, the maximum loss rate of ice algae due to ice melt ($125 \text{ mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}$) occurs in early June.

Compared to the HN scenario, the simulated ice algal bloom occurs one month later under the low nutrient scenario (LN) (Fig. 3). The bloom is significantly less intense (maximal biomass of ca. $15 \text{ mg Chla m}^{-2}$ and primary production of $37 \text{ mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}$) and of shorter duration (early April to mid-June) compared to the HN scenario. This is mainly due to the effect of nutrient limitation on the growth rate and of photoacclimation processes on ice algal photosynthetic activity under the LN scenario until April–May (Fig. 4). Changes in Chla/C ratios (which is used as an indicator of the physiological acclimation of the cells to change in irradiance and DIN conditions), E_k parameters, and limitation terms for light (LimE) and nutrients (LimN) under both LN and HN scenarios are shown in Figure 4. Chla/C ratios are higher under the HN scenario ($0.05-0.092 \text{ g/g}$) than under the LN scenario ($0.03-0.062 \text{ g/g}$). This indicates that ice algae respond to environmental constraints by changing their cellular chlorophyll a content. At equal light intensities (PAR_{subice}), the LN scenario shows a more elevated E_k , delaying the beginning of production by about 2–3 weeks (Fig. 3). In the HN scenario, light limitation (LimE) rapidly

decreases from mid-May and there is no nutrient limitation (LimN). In contrast, light limitation lasts longer and nutrient limitation becomes severe starting in May under the LN scenario. As both LimN and LimE act together in a multiplicative way in the growth rate equation (see Eq. 1 in Table 2), the effect is then stronger for the LN scenario. The lower ice algal biomass produced by the LN scenario lead to an ice faunal biomass of only 11 mg C m^{-2} , representing half of the faunal stock estimated for the HN scenario. The loss of ice algal biomass due to ice melt in the LN scenario is always higher than that due to grazing; it starts earlier and lasts longer but has a similar intensity (ca. $20 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$).

These setup simulations, although idealized, produce an ice algal biomass and bloom timing in agreement with previous observations under similar conditions (e.g., Gosselin et al. 1985; Runge et al. 1991; Kudoh 1995; Suzuki et al. 1997; Mock & Gradinger 1999; Fortier et al. 2002; Lavoie et al. 2005; Jin et al. 2006). Estimates of the ice-associated faunal biomass are far scarcer than those for ice algae, leading to some uncertainties in the model's results. Nevertheless, the simulated values under the HN scenario are consistent with faunal biomass estimates ranging from 0 to 20 mg C m^{-2} at the bottom of the sea ice of northern Baffin Bay (Nozais et al. 2001). Furthermore, under both scenarios, ice fauna can graze between 0.2 and 4.1 % of the bottom ice algal production and between 0.05 and 0.68 % of the ice algal standing stock. Similar values were reported for bottom ice meiofauna (0.55 to 5.7 % and 0.05 to 0.92 % of the production and standing stock, respectively) by Nozais et al. (2001) and for under-ice amphipods (1.1 to 2.6 % of the algal standing stock) by Werner (1997).

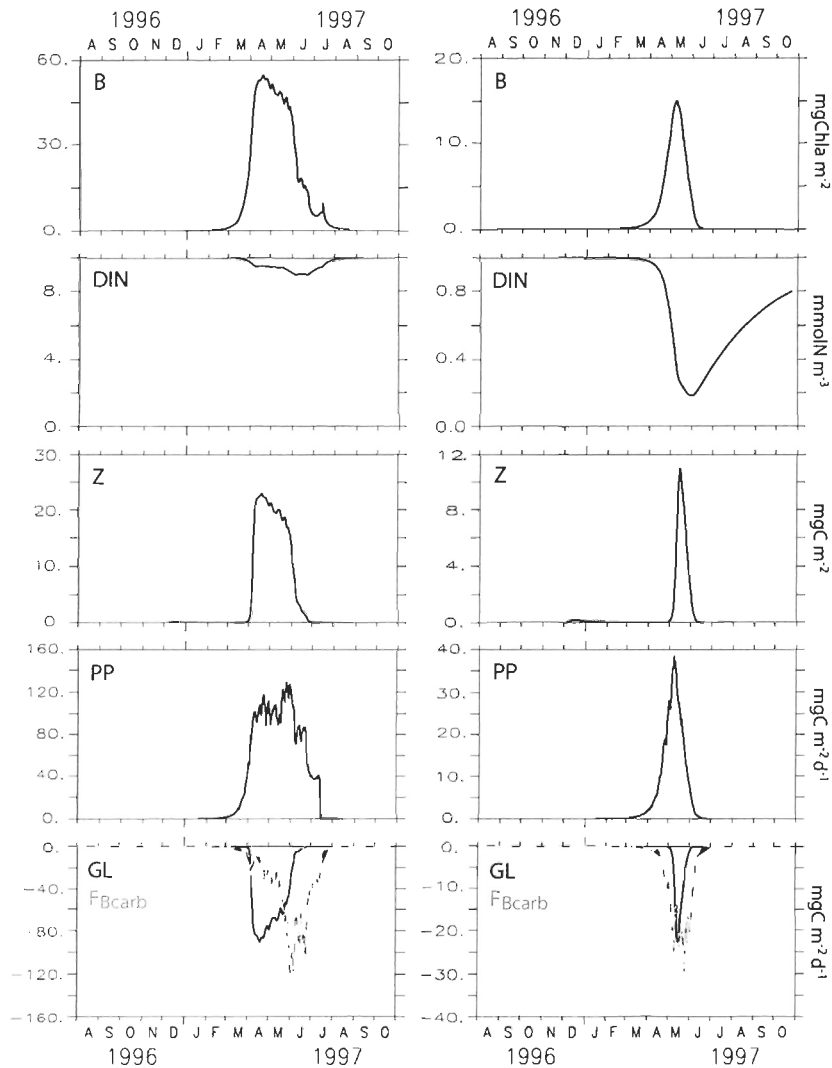


Figure 3. Results of the setup simulations for two scenarios of nutrient conditions: left panels: HN scenario (i.e., high nutrient availability and high turbulent mixing); right panels: LN scenario (i.e. low nutrients and low turbulent mixing). From top to bottom: ice algal biomass (B); dissolved inorganic nitrogen concentration in the upper water layer (DIN); ice-faunal biomass (Z); ice algal production (PP); losses rates due to grazing (GL; solid line) and sea ice melt (FBcarb; grey dashed line).

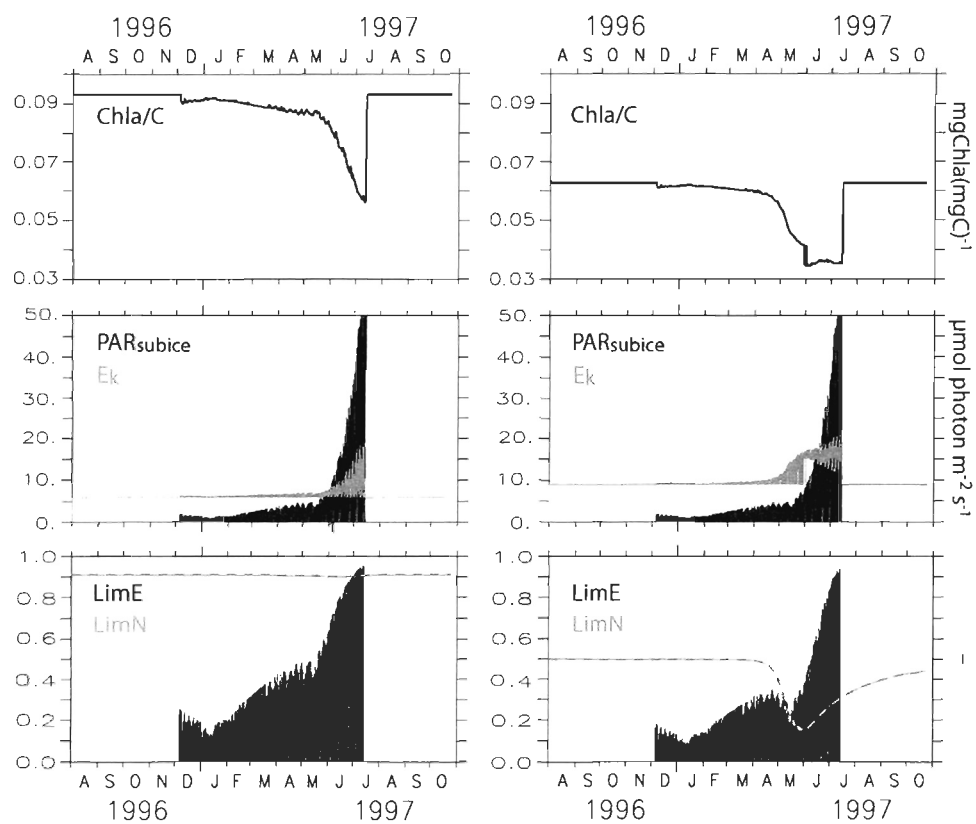


Figure 4. Results of the setup simulations for two scenarios of nutrient conditions: left panels: HN scenario (i.e. high nutrient availability and high turbulent mixing); right panels: LN scenario (i.e. low nutrients and low turbulent mixing). From top to bottom: Chla/C ratio; sub-ice Photosynthetically available radiation (PAR_{subice}) and photoacclimation parameter (Ek) superimposed; light (LimE) and nutrient (LimN) limitation terms.

We performed another set of sensitivity simulations on snow thickness (not shown), which is an important factor affecting light limitation of ice algae. Snow thickness is highly variable in the sea ice–ocean model, both in time and space, so that spatially averaged values are extremely low (less than 1 cm). Hence, we tested its effect with an idealized snow thickness forcing equivalent to 5 and 10 % of the sea ice thickness layer imposed over the whole simulation period. In response to increased albedo and light attenuation, even low snow thicknesses (< 10 cm) had a dramatic effect on the simulated ice algal biomass, which is reduced by more than 90 % in both scenarios, while the timing and extent of production are delayed and strongly reduced, respectively. Even though these simulations are not realistic, a strong decrease of ice algal biomass under significant snow thickness has already been observed by several authors (e.g., Gradinger et al. 1991; Arrigo & Sullivan 1994; Lavoie et al. 2005; Riedel et al. 2007). All our setup simulations described above indicate that light availability is the main factor affecting the timing and duration of the simulated ice algal dynamics.

The spatially averaged results of the coupled simulation (Fig. 5) give a situation intermediate to those of the two previous distinct scenarios, indicating that the general behaviour of the ice alga model is conserved in the 3D model. The simulated bloom period lasts from early March until the end of June, with a maximal chlorophyll concentration (ca. 20 mg Chl_a m⁻²) occurring during the third week of April. These lower chlorophyll concentrations compared to the HN scenario may result from the strong variability of the Chl_a/C ratio over the domain. Simulated DIN concentrations in their upper water layer reach the mean maximum in March–April (ca. 3.5 mmol N m⁻³) in response to autumn and winter mixing. Thereafter, DIN concentrations remain above 1 mmol N m⁻³ even during the ice algal bloom. Wind mixing in summer and early fall allows nutrient replenishment of the ice-free surface waters. Simulated faunal biomass follows the same pattern as ice algal biomass, with a mean maximum value (16 mg C m⁻²) occurring at the end of April. The increase in ice faunal biomass starts about two weeks later compared to that of the ice algae. This is consistent with results from the setup simulations (Fig. 3). Simulated mean primary and secondary productions reach ca. 120 mg C m⁻² d⁻¹ and 50 mg C m⁻² d⁻¹,

respectively. The simulated sinking of algae due to ice melt starts from mid-April, with a sharp increase from mid-May to early June. Overall, these ice algal and faunal biomasses, productions and timings correspond to the HN scenario and suggest a slight nutrient limitation and a regulation of the primary production by grazers until the late spring melting rate induces the release of ice algae into the water column.

Spatially averaged physical forcing extracted from the HBS ice–ocean model and used to drive the setup simulations are shown in Figure 2. Mean simulated daily incident irradiance (upper panel) varies from high values (up to $600 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) in late June to very low values (less than $10 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) in December. The ice thickness starts to increase in early November and reaches a maximum in April–May with values close to 1.8 m. Significant ice melt starts in late May in our simulations, reaching a maximum of 1.2 cm d^{-1} in late June during the rapid decline in ice thickness.

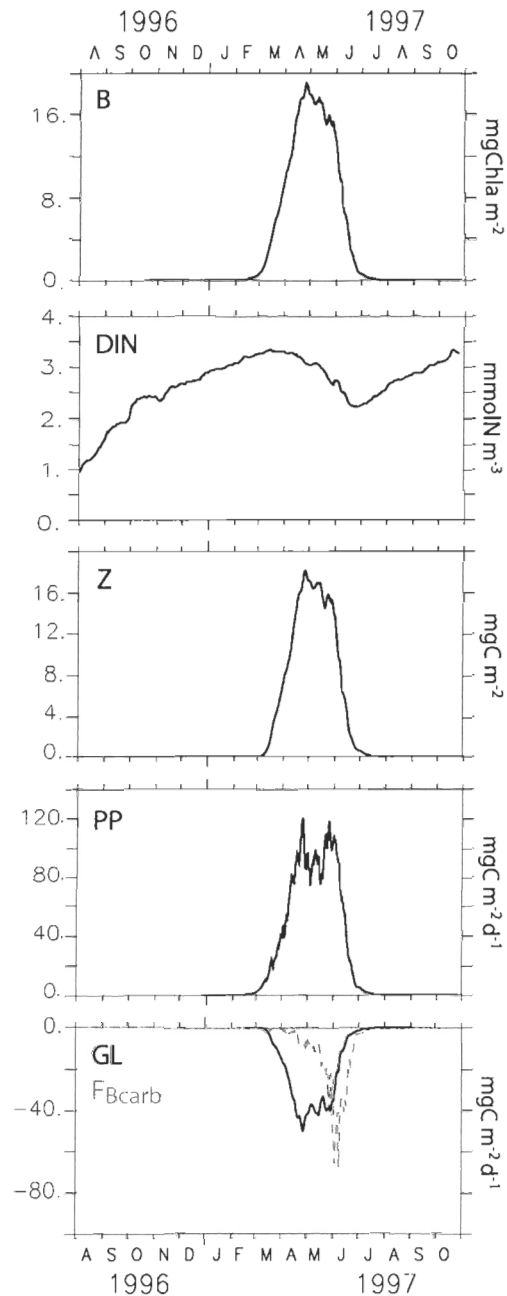


Figure 5. Spatially averaged results of the ice algal production model for the whole Hudson Bay System (including Hudson Bay, James Bay, Foxe Basin and Hudson Strait) for coupled simulations. From top to bottom: ice algal biomass (B); dissolved inorganic nitrogen concentration in the upper water layer (DIN); ice-faunal biomass (Z); ice algal production (PP); losses rates due to grazing (GL; solid line) and sea ice melt (FBcarb; grey dashed line).

1.5. Spatial variability of the simulated seasonal cycle over the Hudson Bay System

The large spatial variability of the ice algal production is mainly driven by the spatial heterogeneity of ice conditions (Fig. 6) since this is the major factor affecting light conditions in the HBS as a whole. A detailed description of the simulated ice-cover dynamics for this simulation is given in Saucier et al. (2004), and here we only summarize the main patterns. The ice cover increases rapidly in late autumn–early winter in the HBS, mainly due to thermodynamic growth, and is almost complete by the end of December. Later in the season, thermodynamic sea ice growth is confined to western Hudson Bay, western Foxe Basin, and along the south shore of Hudson Strait, while mechanical ridging dominates in southern Hudson Bay and eastern Foxe Basin, where the maximum sea ice thicknesses are found in late winter (see Fig. 13 in Saucier et al. 2004). This accumulation of ice in the eastern Hudson Bay is due to the general cyclonic circulation and eastward wind-driven circulation prevailing throughout wintertime. As a result, ice conditions in March (Fig. 6) reveal a large area of low ice thickness (< 1 m) in western Hudson Bay and eastern Hudson Strait, including Ungava Bay, that contrast with higher (2–4 m) ice thicknesses in the eastern Hudson Bay and Foxe Basin. This situation remains until spring when the maximum ice thickness area shift along the southwest shore of Hudson Bay (see Fig. 6 for April).

Ice melt begins in early May in nearshore areas of the northwest Hudson Bay and Hudson Strait and increases over the whole system in mid-June. At the end of July, sea ice covers less than 10 % of the HBS and is mainly confined to Foxe Basin and southern Hudson Bay, with thicknesses of 1.5–2.0 m and 0.5–1.0 m, respectively. A notable and important feature is the early opening of the ice cover near the northwest coast of Hudson Bay in February–March, which is due to the wind-driven transport of sea ice causing the formation of a quasi-permanent latent heat polynya in this region. In contrast, the early opening in eastern Hudson Strait in February is rather due to tidally induced mixing (LeBlond et al. 1981; Straneo & Saucier 2008), and is therefore a sensible heat polynya.

Saucier et al. (2004) showed that this simulated seasonal ice pattern and its spatial variability in HBS were able to reproduce observations from the sea ice charts produced by the Canadian Ice Service.

The effects of this spatial heterogeneity of ice conditions on ice algal dynamics (biomass and production) are shown in Figures 7–8. Significant ice algal accumulation first appears in the southwest part of Hudson Bay, close to the Nelson River, in early March (Fig. 7). The bloom then extends north into the bay, along the western marginal ice zone until May. At the end of this period, an ice algal bloom between 30 and 60 mg Chla m⁻² is occurring over most of the HBS where ice thickness does not exceed 2 m (Fig. 6). Simulated ice algal primary production rates (Fig. 8) in the higher biomass areas (i.e., western Hudson Bay, Foxe Basin, and southern Hudson Strait including Ungava Bay) are over 300 mg C m⁻² d⁻¹. Later in June, the ice algal biomass distribution follows the ice retreat from west to east, but with very low ice algal biomass and production (< 15 mg Chla m⁻² and < 40 mg C m⁻² d⁻¹, respectively) in most of the system, except for the northernmost part of Foxe Basin, where residual sea ice allows late ice algal growth (Figs. 7–8). Low DIN availability (0–1 mmol N m⁻³) in the upper water layer occurs in areas influenced by freshwater, especially in James Bay and eastern Hudson Bay (Fig. 9). The freshwater influence combines with high ice thickness to strongly limit ice algal production, which cannot occur at significant levels before the rapid ice melt in June–July in these areas. In all other areas, the ice algal bloom only partially depletes nutrients in the upper water layer. With minimum values of ca. 2–3 mmol N m⁻³ in June after uptake by ice algae in central and western Hudson Bay, nutrient limitation reduced ice algal production by 25 % to 40 % just before the release of ice algae into the water column due to ice melt.

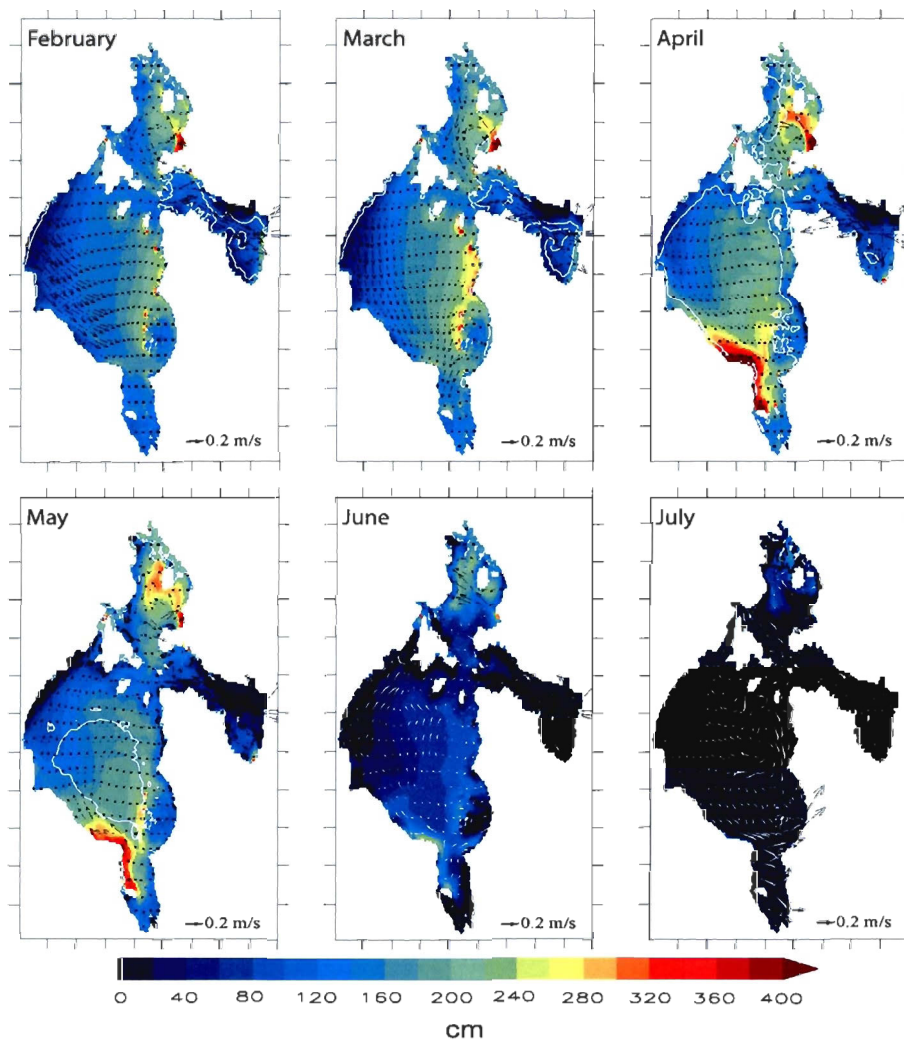


Figure 6. Monthly averaged sea ice thickness for the coupled simulation from February to July 1997. Sea ice horizontal transport velocity (m s^{-1}) and sea ice coverage (10%: black line; 50%: dashed black line; 90%: white line) are superimposed to each graph.

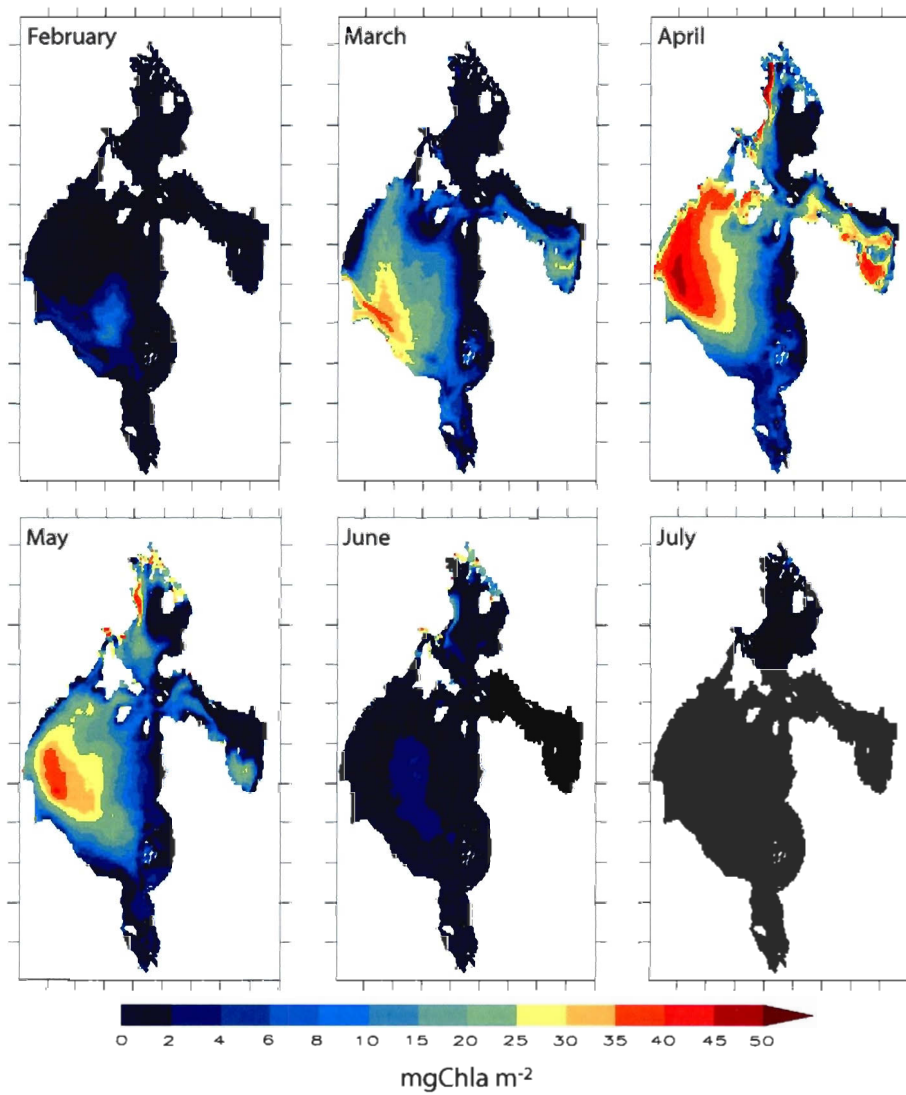


Figure 7. Monthly averaged ice algal biomass per square metre of sea ice for the coupled simulation from February to July 1997.

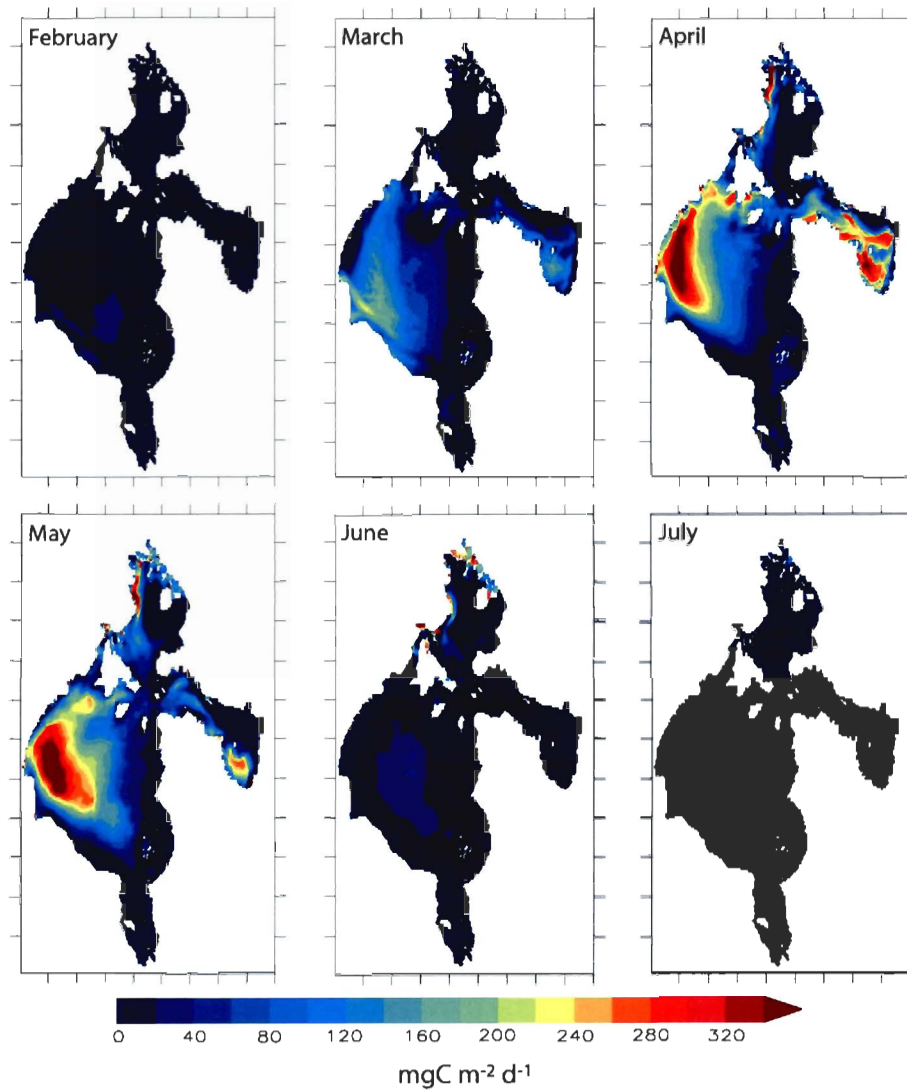


Figure 8. Monthly averaged ice algal production for the coupled simulation from February to July 1997.

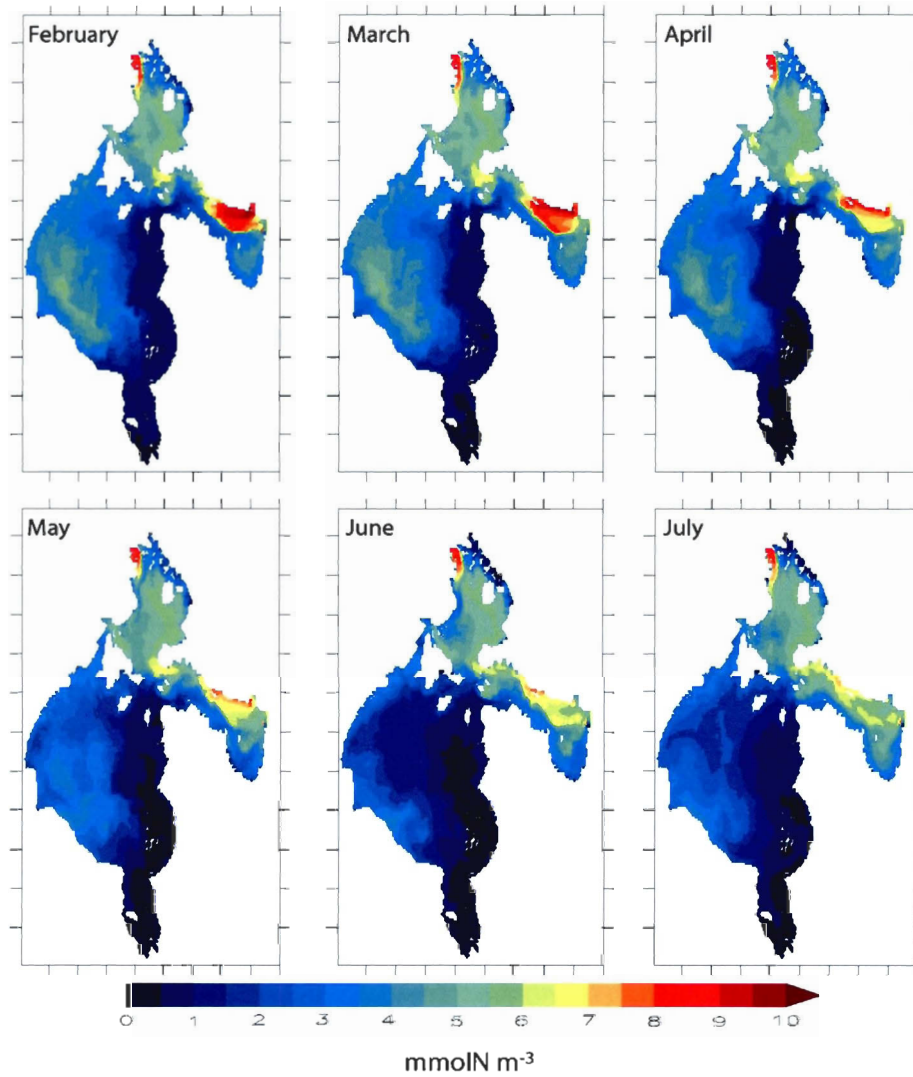


Figure 9. Monthly averaged dissolved inorganic nitrogen concentration in the upper water layer for the coupled simulation from February to July 1997.

We extracted high-frequency time series (Fig. 10) for selected stations along a northwest–southeast transect (left panel, Stns 1, 2 and 3) in Hudson Bay and along a south–north transect (right panel, Stns 4, 3 and 5) from James Bay to Foxe Basin to better examine the temporal trends (see Fig. 1 for the station locations). Stn 3 in eastern Hudson Bay is presented on both panels to highlight the strong bio-physical variability between both transects. Stations from Hudson Bay are characterized by maximal ice thicknesses ranging from 1 m (Stn 1 in western Hudson Bay) to 2.2 m (Stns 2 and 3 in central and eastern Hudson Bay, respectively). Stns 1 and 2 show high ice algal biomasses and production reaching 70–130 mg Chla m⁻² and 240–575 mg C m⁻² d⁻¹, respectively, between April and June. Nutrient depletion at Stns 1 and 2 occurs at the end of May and persists until ice breakup in June, when water column mixing replenishes the upper layer. The time series of Stn 3 illustrates the thicker ice cover and low nutrient availability (< 1.5 mmol N m⁻³) affecting the primary production (max. 30 mg C m⁻² d⁻¹) and biomass accumulation (< 20 mg Chla m⁻²) of ice algae. For stations along the south-north transect, the ice thicknesses varied between 1.5 and 2.8 m, which largely limits light availability at the ice-water interface. At Stn 5 in Foxe Basin, a significant ice algal biomass accumulation and production (up to 40 mg Chla m⁻² and to 100 mg C m⁻² d⁻¹, respectively) is not seen before early June, i.e. two months later than at Stn 1 and despite high nutrient availability (> 5 mmol N m⁻³). Stn 4 (James Bay) shows similar patterns to Stn 3, with low ice algal biomasses and daily integrated production (10 mg Chla m⁻² and 20 mg C m⁻² d⁻¹, respectively) associated with the very low nutrient concentrations (< 1 mmol N m⁻³) despite a moderate ice thickness (≤ 1.5 m). Grazing also affects the biomass of ice algae during the bloom period (Fig. 10: lower panel). This is the case for stations with higher ice algal production (Stns 1 and 2), whereas grazing has little effect on the less productive stations (mainly Stns 3 and 4). Ultimately, ice-melt process ended the production period in every case by inducing the release of ice algae into the water column. This is particularly evident in Foxe Basin (Stn 5), where ice melt occurs rapidly in early June, hence shortly after the start of the ice algal bloom which ends abruptly before July.

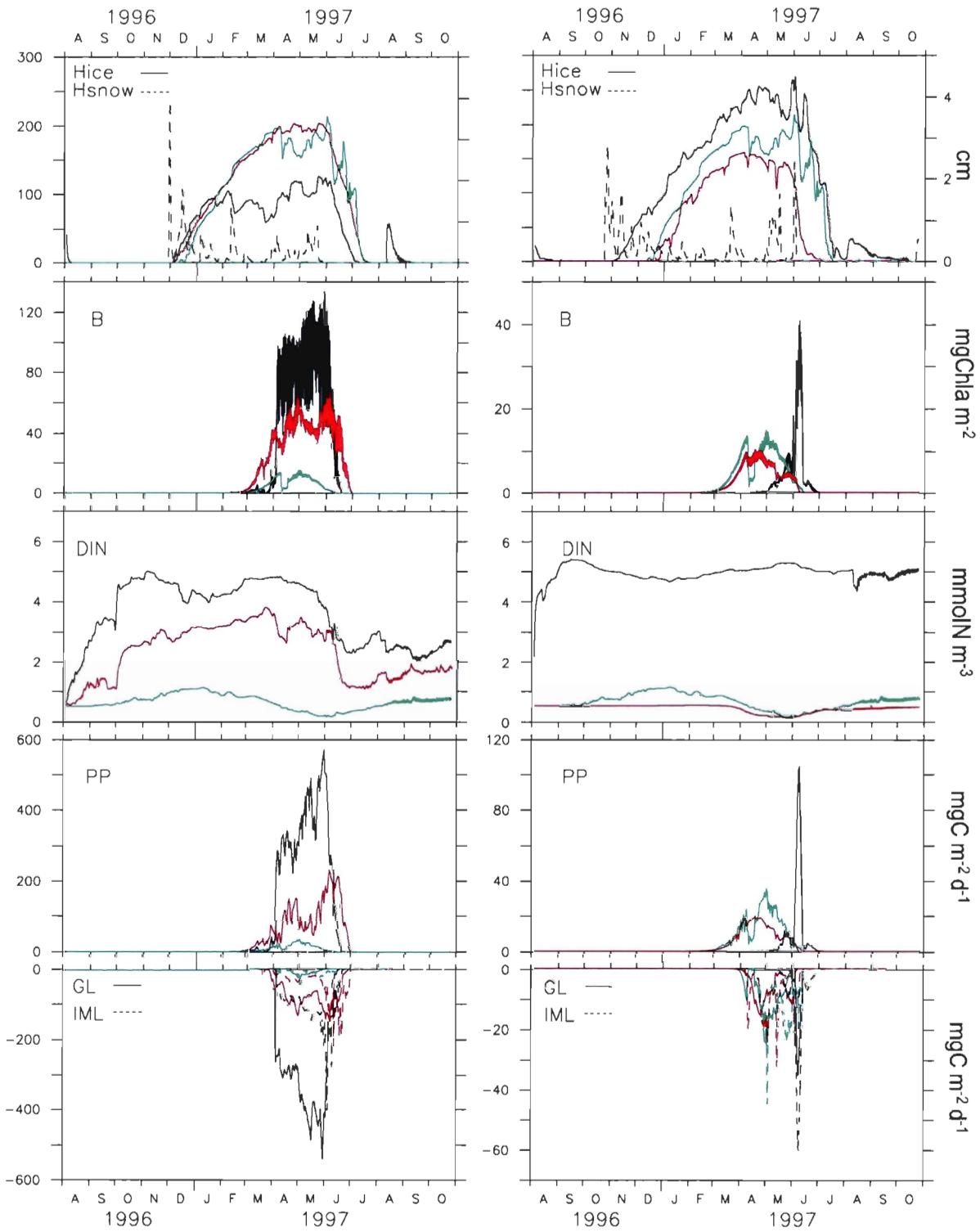


Figure 10. High-frequency (10 minutes) time series for stations located along a northwest–southeast transect in Hudson Bay [left panel; Stn 1 in western Hudson Bay (black curve), Stn 2 in central Hudson Bay (red curve) and Stn 3 in eastern Hudson Bay (green curve)] and along a south–north transect [right panel; Stn 4 in James Bay (red curve), Stn 3 in eastern Hudson Bay (green curve) and Stn 5 in Foxe Basin (black curve)] (see location of the stations in Fig. 1). Stn 3 is intentionally presented in both panels for comparisons. From top to bottom: sea ice and snow thicknesses (H_{ice} , H_{snow}); ice algal biomass (B); dissolved inorganic nitrogen concentration in the upper water layer (DIN); ice algal production (PP); losses due to grazing (GL ; solid line) and sea ice melt (FB_{carb} ; grey dashed line).

The model did not exhibit a significant response of ice algal production to changes in snow thickness. This is due to the rapid snow/ice compaction rate in the ice-snow model of Saucier et al. (2004), which prevents significant snow accumulation. Figure 10 shows that the simulated snow cover thickness is generally lower than 4-5 cm, even for high frequency time series. The effect of snow cover on ice algal production is thus spatially under-represented in our model. The sharp decrease in ice algal biomass and production that appears at Stn 3 in early April is likely associated with pack ice transport by currents, since there was no change in snow thickness nor in ice melt at this time of the year.

Our results from the five high time frequency stations confirm and strengthen the primary role of sea ice dynamics and nutrient availability on the high spatio-temporal variability of ice algal production and biomass in the HBS (Fig. 3).

1.6. Simulated release of the organic matter produced by the sea ice ecosystem and its potential fate in the ocean

Figure 11 shows the fate of POM produced by the sea ice ecosystem when released into the water column along a west-east transect across the Hudson Bay (see dashed line on the map of Fig. 1). POM in the water column results from losses of ice algae and fauna by ice melt and of fauna by mortality. Significant POM concentrations are first observed in the upper water column in the western part of the bay in April (Fig. 11), when the biomass of ice algae and fauna are maximum (Figs. 5 and 7). Maximum POM values in May–June logically correspond in time with sea ice melt and in space with the west-east gradient of ice algal productivity. In July, most of the POM has reached mid-depth (40–160 m) in the deeper part of the bay or the bottom in the shallower western area. Near-complete downward sinking of the POM to the deeper layers (> 150 m) is achieved in August. Maximum POM concentrations in the high ice algal productivity area are ca. $0.33 \text{ mmol N m}^{-3}$, which corresponds to 26 mg C m^{-3} , assuming freshly produced

organic matter and a Redfield C/N molar ratio of 6.65. Near-bottom values in August in the central and deeper part of the bay are ca. $0.16 \text{ mmol N m}^{-3}$, representing 12.8 mg C m^{-3} .

Figure 12 illustrates the seasonal fate of depth-integrated POM concentrations at the regional scale from March to August. The higher depth-integrated values are first found in May–June in the western more productive areas (i.e., in southern Hudson Strait and Ungava Bay as well as in Foxe Basin). This figure also shows POM spreading through the system, driven by the general cyclonic circulation. Simulated sedimentation rates vary non-linearly with POM concentration, so that POM residence time in the surface layers is shorter (by about a month) than at intermediate depths (2–3 months). The spreading of POM in low productivity areas is in part limited by the bathymetry of the basin, with the shallower areas east of Hudson Bay and Foxe Basin being less affected by POM transport. The formation of a cyclonic gyre between 80 and 150 m depth in the middle-western part of Hudson Bay in June–July (also observed by Saucier et al. 2004) implies a local retention of suspended material in this area with an increased POM concentration.

Figure 13 shows the ice algal production, the release flux of ice algae and fauna in the upper water layer, and the accumulated POM at the seafloor integrated over the year 1997. All these rates are expressed per unit of square metres of ocean. The simulated annual primary production ranges from less than $1 \text{ g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ (in the eastern part of the bay and Foxe Basin) to $20\text{--}25 \text{ g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ (in the western part of the bay, northwest Foxe Basin and Ungava Bay). The simulated sinking flux gives an estimate of the ice-produced POM which can reach the seafloor. Similar to ice algal production and POM release flux, the maximum fluxes at the seafloor (ca. $0.6 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) are observed in the western Hudson Bay, western Foxe Basin and Ungava Bay. The fraction of ice algal production that reaches the seafloor ranges from 1 to 10 %. At the end of the summer, in August 1997, more than 90 % of the POM release from the sea ice remains in the water column. This calculation assumes that the POM was not subject to transformation (no utilization nor regeneration) in the water column. This permitted to follow the detritic material after it release in the water column.

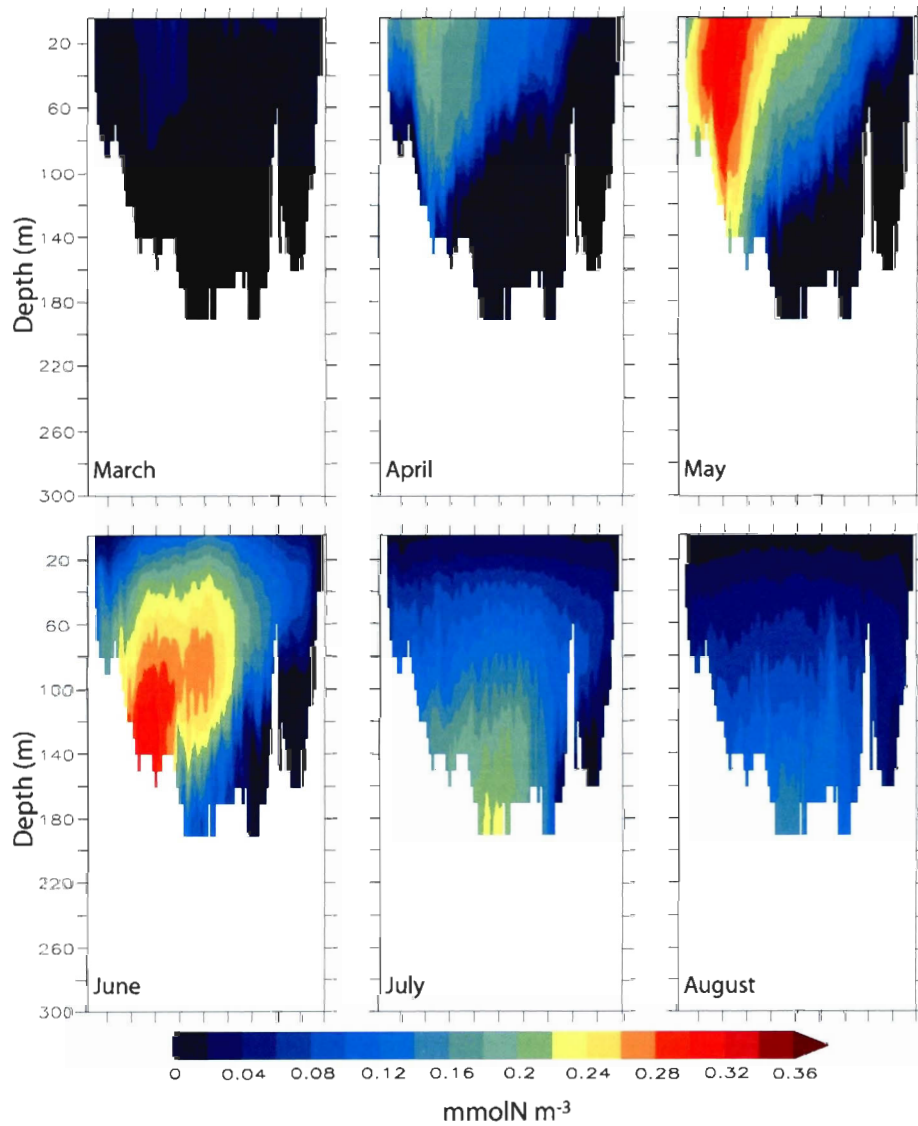


Figure 11. Monthly averaged vertical distributions of the particulate organic matter (POM) concentration along longitudinal transect across Hudson Bay (see dashed line in Fig. 1) for the coupled simulation from March to August 1997.

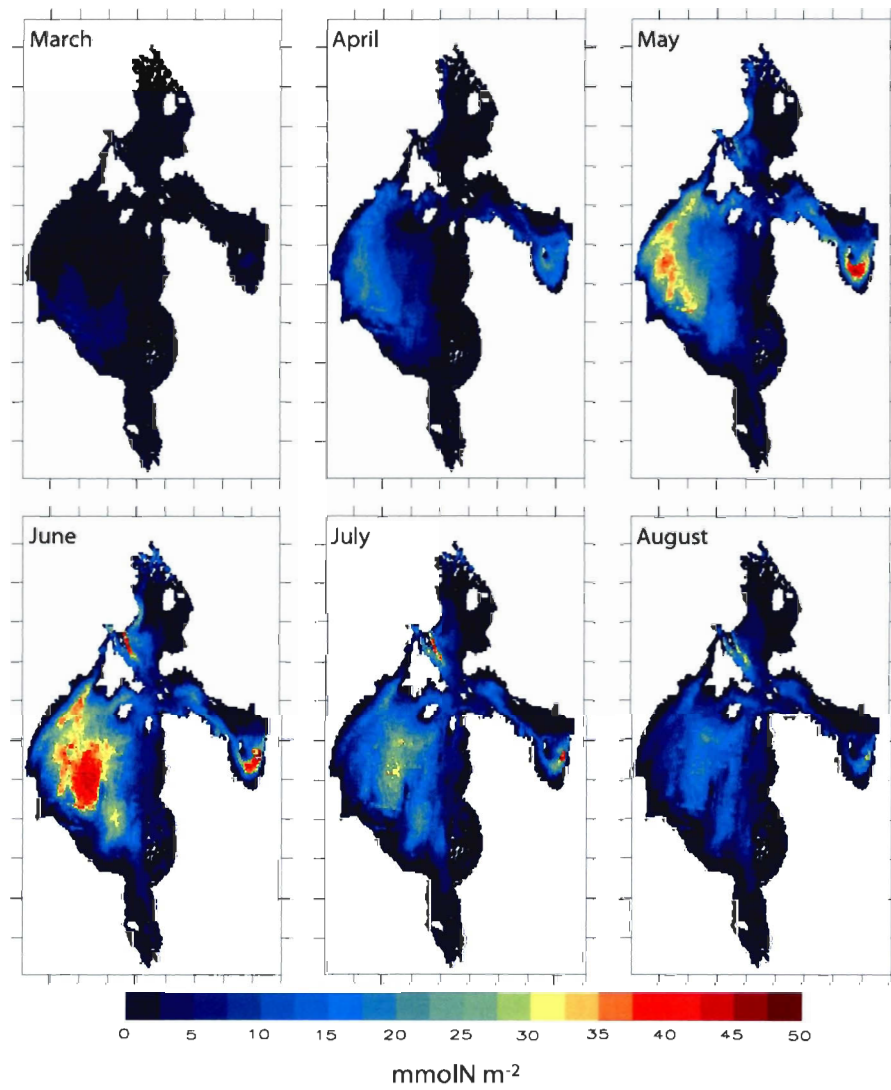


Figure 12. Monthly averaged depth-integrated particulate organic matter (POM) concentration in Hudson Bay System for the coupled simulation from March to August 1997.

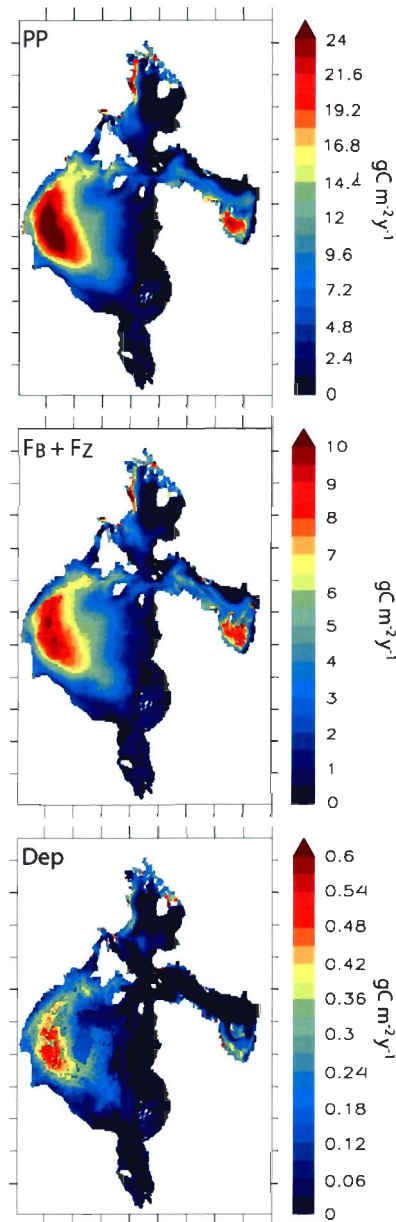


Figure 13. Annually integrated ice algal production (PP), total release flux of ice algae and ice fauna into the water column (FB+FZ) and accumulated particulate organic matter (POM) at the seafloor (Dep) in Hudson Bay System. The data were integrated for the period between January and October 1997.

DISCUSSION

Understanding the dynamics of ice algae and their fate in a warming Arctic is a pertinent issue given the rapidity of environmental changes (Carmack et al. 2006; Wassmann et al. 2008) that will strongly affect their habitat (e.g., Smetacek & Nicol 2005). One challenge, in addition to the harsh weather and remoteness that characterize polar regions, is the large range of spatial scales for physical and biological processes involved. On the one hand, the biology of ice algae strongly depends on ice dynamics, which involve small-scale (10^{-2} – 10^{-3} m) processes such as brine channel formation and distribution that influence the transmission of irradiance at the bottom ice (Le Fèvre et al. 1998; Mock & Gradinger 2000) as well as nutrient (Cota et al. 1987; Mock & Gradinger 2000) and space (Krembs et al. 2000; Mundy et al. 2007) availability. On the other hand, ice algal productivity and distribution are greatly affected by ice and snow thicknesses (through their effect on light availability within and at the bottom of the sea ice), which are influenced by meso- to synoptic-scale processes such as meteorological conditions (e.g., precipitation), wind-driven current transport and ridging (Arrigo 2003; Eicken 2003). Numerical modelling tools such as we present here can help to increase our understanding of ice algal dynamics at meso- to synoptic scales, but cannot fully capture all processes given the large spatial scales involved. It was necessary to simplify the small-scale physical processes driving the ice algal habitat in the present study.

The sea ice ecosystem model uses the cell-averaged ice conditions (snow and ice thicknesses and ice coverage) and is not implemented *per se* in the multi-category, two-layer ice model. The transport of sea ice is made with a conservative advection scheme using cell-averaged sea ice velocities independently of mechanical redistribution of sea ice due to ridging, which would imply some ice algal mixing from the bottom ice layer inside the ice (Hegseth & Von Quillfeldt 2002). The present ice alga model does not take into account the ice algal stock within the entire ice column, which would require a fine-scale

depth resolution of the sea ice (e.g., Arrigo et al. 1993; Lavoie et al. 2005) not allowed with the present sea ice model. Previous observations in the Arctic suggest that the within-ice algal stock may be of limited importance in first-year sea ice (Booth 1984; Gradinger et al. 1991; Arrigo 2003). Similarly, since dynamics of the surface melt ponds are generally not well understood, this component was not included in the present 3D ice alga model. The contribution of these surface meltwater ponds to the global ice productivity is likely low compared to layers at the base of the sea ice (Gradinger 1996). Both accretion and ridging are nevertheless included in the multi-category sea ice model, affecting ice thickness and bottom ice light availability, and thus the simulated ice algal dynamics. This effect is particularly important in eastern Foxe Basin and southeastern Hudson Bay, where mechanical sea ice growth may be of the same order of magnitude or greater than the thermodynamic one in spring (see Fig. 13 in Saucier et al. 2004).

Moreover, the model does not consider the thermodynamics of the bottom ice layer colonized by algae. The structure of this layer, i.e., the geometry and distribution of brine channels at the near-bottom ice interface, determines the surface and volume available for biomass development and accumulation. The initial colonization by algae and the associated heterotrophic organisms of the semi-solid ice matrix are thought to be mainly due to the entrapment of open-water organisms during early sea ice growth (Gradinger & Ikävalko 1998; Krembs et al. 2002; Von Quillfeldt et al. 2003; Rozanska et al. 2008). The subsequent survival of organisms and species selection may depend on the evolution of the ice structure (Lizotte 2001). Sea ice colonization was formulated here with a simple settlement rate used for a well-settled ice sheet (> 20 cm) but decreases as the ice thickens in winter. This was primarily designed as a way to limit colonization to the early winter season since colonization processes for increasing sea ice thickness during winter are considered minor (Lizotte 2001). The assumption of a well-settled ice sheet can be debatable given the dominant role of very early ice formation processes for the colonization of sea ice, mainly suspension freezing that may “sample” the upper water column (Gradinger & Ikävalko 1998; Krembs et al. 2002) for both inorganic and living particles.

Nevertheless, the duration of early ice formation is short enough compared to the seasonal ice cycle that these processes may be assumed as implicit in our model.

The thermodynamics and structure of the bottom ice layer also affect nutrient availability for ice algae (Lytle & Ackley 1996). The within-ice nutrient content first depends on the nutrient concentration of the frozen sea water and later on brine exclusion, this latter processes being driven by the thermodynamics of the sea ice. This internal source is often limited in the Arctic, and the underlying upper-ocean mixed layer is the main source of nutrients during the late spring ice algal bloom in this region (e.g., Horner & Schrader 1982; Maestrini et al. 1986; Cota et al. 1987). It has been shown in several locations that the nutrient flux toward the ice–ocean interface depends on the hydrodynamics of the underlying seawater, with tidally induced mixing being a major forcing on arctic shelves (Gosselin et al. 1985; Demers et al. 1989; Lavoie et al. 2005). The combined effect of processes related to ice thermodynamics and ocean hydrodynamics on nutrient fluxes between sea ice and the ocean is not straightforward to formulate given the different spatial scales involved. A simpler formulation, used in Lavoie et al. (2005), assumes molecular diffusion through a molecular sublayer that varies with the kinematic viscosity of seawater and friction velocity, the latter varying with tidal currents. Nishi & Tabeta (2005, 2007) developed a more sophisticated boundary layer formulation forced by the thermodynamics of ice growth/melting rates and empirical formulations for brine volume outflow. Arrigo et al. (1993) used a similar approach that also included the platelet ice layer that is characteristic of Antarctic ice by applying a bulk material transport coefficient. While any of these formulations could have been used in our model, it can be argued that the high tidal forcing in the HBS (Saucier et al. 2004) would ensure high sea ice–ocean nutrient fluxes. These fluxes are then assumed to instantaneously supply the ice algal nutrient demand. Moreover, such semi-empirical formulations may need a sensitivity analysis for the parameters used; this is a time-consuming task in a 3D modelling experiment. Indeed, the present coupled simulation shows a marked effect of nutrient limitation in the eastern Hudson Bay affected by freshwater runoff with low DIN concentrations (e.g., Hudon et al. 1996), leading to very low simulated biomasses and

productions of ice algae. A more refined formulation of the ice–ocean nutrient flux would only strengthen this feature.

The only exception concerning these small-scale related simplifications is the effect of bottom ice melt on the sloughing (release) of ice algae, which is a major process leading to the decline and termination of ice algal blooms (Granskog 1999). The melt-driven sloughing rates for ice algae and the associated grazers are forced by the thermodynamics of bottom-ice melting calculated by the sea ice model. While formulated with a bulk representation, this allows the model to keep melt-driven loss rates consistent with the simulated ice dynamics, particularly during the bloom decline. Lateral melting is generally far lower than bottom-ice melting in our simulation (not shown) and was thus not considered in the sea ice ecosystem melting loss term. The same assumption was made for bottom melting due to conversion of solar radiation into heat by ice algae; this process can induce a loss of the algal habitat as well as ice algal release into the water column (Zeebe et al. 1996). Since this results in only a small fraction of the total bottom melting loss, it was not included in our model.

Some ecological assumptions have also been made to keep the model simple and efficient, with the intention of coupling this model with a water column planktonic ecosystem model in the future. The first assumption was to ignore the biodiversity of the sea ice ecosystem. The ice algal compartment is generally occupied by diatoms, dinoflagellates and other eukaryote taxa as well as cyanobacteria (e.g., Lizotte 2003). As soon as algae from the water column are trapped into the ice, a natural selection occurs, favouring better-adapted species and then limiting their number (Horner & Schrader 1982). Among these adapted species, diatoms are good competitors and are of major importance during ice algal blooms in polar environments (Poulin & Cardinal 1982, 1983; Ikävalko & Thomsen 1997; Rozanska et al. 2009). We acknowledge that our model does not take into account photophysiological differences between ice algal species (Hegseth 1992; Cota et Smith 1991b; McMinn et al. 2007) but it reflects the response of the total community during their growth season (Kirst & Wiencke 1995). The situation is also quite complex for

the ice faunal compartment in Arctic regions because of a relatively high biodiversity. Turbellarians, young stages of harparcticoid copepods, nematodes and rotifers are all found in the ice (Schnack-Schiel 2003). Among these taxa, late stages of the calanoid copepods *Pseudocalanus* sp. and *Calanus glacialis* inhabiting the upper water column are known to graze actively on ice algae (Conover et al. 1986; Runge & Ingram 1988). At this stage of the model's development, we took under consideration the grazing compartment present at the bottom of the sea ice which is composed of different taxa belonging to microfauna and meiofauna (Schnack-Schiel 2003). An improvement of the model would then be to take into account grazing of ice algae by ice macrofauna (e.g. ice amphipods, Schnack-Schiel 2003) and under-ice zooplankton (e.g. copepods and other zooplankton grazers, Runge et Ingram 1988; Conover & Huntley 1991).

Bacterial communities are plentiful in the sea ice ecosystem, making up the most abundant heterotroph in the ice (e.g., Lizotte 2003; Kaartokallio 2004) and allowing nutrient regeneration through an active microbial loop (e.g., Laurion et al. 1995; Kaartokallio 2001; Riedel et al. 2007). No bacterial compartment has been included in this model, but the regeneration process is implicit in the way the non-assimilated part of grazed ice algae is instantaneously regenerated in the model. The last ecological assumption concerns the choice of limiting nutrients for ice algal growth in the bottom-ice layer. Many studies indicate that ice algal growth is limited by dissolved nitrogen (Grainger et al. 1977; Maestrini et al. 1986; Smith et al. 1997) or by dissolved silicon (Cota & Sullivan 1990; Gosselin et al. 1990; Smith et al. 1990). The strong spatial variability and the abrupt change of local chemical conditions in HBS (coastal–offshore gradients) in part due to the strong influence of freshwater runoff could strongly influence which nutrient is the most limiting. In the present model, we focus on the regulation and supply of dissolved inorganic nitrogen and its effects on ice algal growth. Again, this part of the model is simplified with the idea that it will later be coupled with a planktonic ecosystem model.

These ecological assumptions are similar to those often made in simple NPZD models and hence may imply similar limitations. Franks et al. (1986) showed that such

simplified ecosystem models nevertheless allow the realistic simulation of the first-order response of primary producers to main environmental conditions. The present ice alga model responds primarily to light availability (driven by incident irradiance and sea ice and snow thicknesses) as well as to nutrient availability (driven by the ocean hydrodynamics), leading to a seasonal evolution and ice algal and faunal biomass levels that compare well with previous observations on the HBS, although those observations are limited to nearshore area (i.e., James Bay, Manitousuk Sound, and Chesterfield Inlet). The first important result highlighted by the coupled simulation is the marked west–east gradient in ice algae production in Hudson Bay. Low ice algal production ($< 1 \text{ g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$) in the eastern part of the Hudson Bay results from greater ice thickness a result of drifting ice accumulation, and low nutrient concentrations in this area due to a strong freshwater influence. The low simulated ice algal biomass ($5\text{--}15 \text{ mg Chl a m}^{-2}$) in the east agrees with previous observations made in the Manitousuk Sound region near the mouth of the Great Whale River, where the ice algal biomass never exceeded $20\text{--}40 \text{ mg Chl a m}^{-2}$ (Gosselin et al. 1986; Tremblay et al. 1989; Michel et al. 1993; Legendre et al. 1996; Monti et al. 1996) or in the James Bay (Messier D., Hydro-Québec, personal communication). At a smaller scale than the simulated one, a marked cross-shore gradient of ice algal productivity was previously observed in the region of the Great Whale River (Ingram & Larouche 1987; Larouche & Galbraith 1989; Legendre et al. 1996) that is associated with the salinity gradient of the river plume. On the contrary, western Hudson Bay is subject to wind-driven export of sea ice that causes the formation of a latent heat polynya. In the marginal zone of this nearshore polynya, the thin ice cover and associated high nutrient concentrations (due to water mixing by wind action) are ideal conditions for ice algal growth, explaining the high ice algal productions simulated in this area. These high productivity and biomass accumulations agree with previous observations by Welch et al. (1991) of ice algal biomass greater than $100 \text{ mg Chl a m}^{-2}$ offshore of Chesterfield Inlet in March–May.

The same pattern at a smaller scale is also simulated in Foxe Basin, with a decreasing gradient of ice algal productivity from west to east. Environmental conditions of the more productive western Foxe Basin can be first compared to those encountered in the northern

Canadian Archipelago, such as Barrow Strait or Resolute Passage, where high ice algal biomasses ($> 100 \text{ mg Chla m}^{-2}$) have been observed (Michel et al. 1996). The Foxe Basin area is also subject to some wind-driven transport of sea ice, causing the formation of a latent heat polynya like although to a smaller extent than in the western Hudson Bay. Eastern Foxe Basin is known as an ice accumulation area, with ice thicknesses frequently greater than 3 m and melting that occurs late in summer. Relatively high nutrient concentrations in this area indicate that ice algal productivity is primarily light-limited in spring. The rapid ice melt in summer limits biomass accumulation by sloughing later in the season, i.e., when light is no longer limiting, leading to a shortened ice algal bloom and, consequently, a moderate mean productivity (Fig. 10). This suggests that, in addition to favorable light (i.e., moderate ice cover) and nutrient conditions, there exists an “optimal window” for ice algal production driven by a sufficient time lag between the enlightened and ice-melt periods. Nutrient limitation affects the photoacclimation capacity of the ice algae, leading to a delayed bloom and, consequently, a shortened optimal window. This indirect effect of nutrient limitation may also be of importance for the low productivity of eastern Hudson Bay. Similarly, Jin et al. (2006) describe a three-stage scenario of the ice algal bloom for landfast ice offshore of Barrow (Alaska) and relate inter-annual variations of the ice ecosystem production to match/mismatch of the last two stages—the bloom and the ice melt sloughing of ice algae. By shortening this “optimal window”, the earlier ice melt observed in Hudson Bay since the 1980s (Gagnon & Gough 2005a,b; Stirling & Parkinson 2006) and in other Arctic regions would be more damaging for ice algal production than a later freezing, which would affect the productive season to a lesser extent.

To our knowledge, no observations are available for the winter–spring ice algal production in the Hudson Strait and Ungava Bay region. Hudson Strait is a very dynamic area, with high nutrient concentrations and a moderate and variable ice cover that would favour ice algal production. Ungava Bay represents another favourable location, with moderate ice thickness and a constant replenishment of nutrients in the upper water column to sustain high levels of ice algal primary production. In our simulation, the continuous

nutrient input is driven by strong tidal mixing and nutrient-rich water entering Hudson Strait from the Labrador Sea and Frobisher Bay before transiting through Ungava Bay. The lowest values of ice algal annual primary production, in nearshore and freshwater-influenced areas east of Hudson Bay, are similar to estimates made in the Baltic Sea (Haecky & Andersson 1999) or in northern fjords with long-lasting and thick ice and snow cover (e.g., Mikkelsen et al. 2008). The higher values observed in the nutrient rich region of the HBS (up to $300 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ or $20\text{--}25 \text{ g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$) are in the range of daily estimates (see Table 2 in Mock & Gradinger 1999) or annual estimates from the Canadian Archipelago (Smith et al. 1988; Michel et al. 2006).

Therefore, the high spatial variability seen in the simulation could be realistic considering the variety of conditions found in the HBS. Indeed, ice algae and associated grazers are known to be highly patchy, with spatial scales of variability ranging from tens of metres, due to uneven snow cover or to the thermal and optical properties of ice (e.g., Gosselin et al. 1986; Mundy et al. 2005), to a few kilometres or more, depending on underlying oceanic variability (Gosselin et al. 1986; Granskog et al. 2005). Moreover, the poor response of the ice alga model to snow cover, which does not show marked sub-regional variability due to a rapid snow/ice compaction in the sea ice model, suggests that the spatial variability is certainly still under-represented. This variability makes difficult to reasonably forecast the ice algal production at the regional scale from observations only (e.g., McMinn & Hegseth 2007). This study is the first to give an estimate of the ice algal primary production over the whole HBS with respect to the local to mesoscale spatio-temporal variability of environmental conditions encountered in the system. Averaged over the whole HBS, the yearly integrated ice algal primary production is $3.7 \text{ g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$, close to previous estimates for Hudson Bay (Legendre et al. 1992) or other Arctic regions (e.g., Gosselin et al. 1997; Hegseth 1998; Sakshaug 2004; Jin et al. 2006; Lee et al. 2008). This estimate of sea ice primary production would represent 10 to 15 % of the total primary production of the system that was previously estimated to be between 24 (Roff & Legendre 1986) and $50\text{--}70 \text{ g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ (Sakshaug 2004). It is also in the range of previous

observations in other areas where ice algal production can reach up to 25 % of the total primary production (Legendre et al. 1992; Hegseth 1998; Arrigo & Thomas 2004).

The release of POM from the ice ecosystem represents, on average, nearly half of the primary production on an annual basis, since part of the primary production results from regeneration of nutrients in the model through the fraction (70 %) of ingested but not assimilated algal biomass by grazers. Assuming that this POM represents new primary production (in the classical sense), this would be a reasonable value considering the non-linearity between primary production and nutrient regeneration in the model. This point was verified with the setup model by estimating the fraction of the total ice algal production due to regenerated production. Our simulation indicates that regenerated production contributes to 40 % of the total annual ice algal production. After its release into the water column, the simulation shows a large redistribution of POM (Fig. 12) by the general circulation while < 5 %, on average, reaches the seafloor (Fig. 13) where it can be used by benthic organisms or sequestered in the sediment. Local phenomenon such as gyres or the local topography (deeper areas) greatly increase depth-integrated POM concentrations (e.g., in the center of Hudson Bay in June-July, Fig. 12) and the residence time of POM in the water column before its deposition on the seafloor. This leads to some uncoupling between the spatial distribution of the yearly integrated primary production and sediment accumulation in deeper areas (Fig. 13), i.e., the center of the bay and Hudson Strait, while shallow areas show more coherent patterns (except Ungava Bay, which is subject to strong tidal mixing). This long residence time of the released POM in the water column is due to the quadratic sinking rates used in the model. The enhancement of the vertical stratification of the water column just after sea ice melt, through changes in buoyancy (not included in the model) or tidal and vertical mixing (included in the model), can also contribute to change the residence time of POM in the water column.

These results are nevertheless consistent with previous studies in the Canadian Archipelago, where Michel et al. (1996) observed that about 70 % of the ice-produced POM was still suspended in the water column one month after the bloom, or in the Beaufort Sea, where Carey (1987) observed that less than 10 % of the ice algal production reached the benthos during the production period. More direct coupling between ice algal production and the benthos compartment is generally observed in shallower marine systems, such as the Baltic Sea (e.g., Haecky et al. 1998). The fate of this POM ultimately depends on the pelagic ecosystem and how it would react to this flow of available organic matter or living ice diatoms just prior to the summer plankton bloom. We note that the modelled ice algal production and biomass in our study agreed for the most part with observations in the HBS and in nearby Arctic region. The present model will be coupled in a near future to a planktonic model in order to obtain a more complete view of the HBS ecosystem functioning and to foresee its response to climate warming.

ACKNOWLEDGEMENTS

This work was supported by grants from Fisheries and Oceans Canada (B. Zakardjian, Academic Grant), the Natural Sciences and Engineering Research Council (F.J. Saucier, Discovery Grant), ISMER Scholarship Program, ArcticNet and Québec Ocean through a travel award and complementary scholarship to V. Sibert. The authors gratefully acknowledge the technical contribution of J. Caveen, who helped with model development and associated numerical and graphical tools. We thank the MERICA research team from Fisheries and Oceans Canada and D. Messier from Hydro-Québec for providing data and for fruitful discussions on the results. We also thank Laure Devine for linguistic revision of the manuscript and A. McMinn and K. Denman for their constructive comments and suggestions that improved the manuscript. Last, we hope this paper will honour the

memory of our colleague and friend François J. Saucier, who died in 2008 and who always loved so to see a little life colonizing his ice–ocean model.

CHAPITRE III

ARTICLE 2

3D BIO-PHYSICAL MODEL OF THE SYMPAGIC AND PLANKTONIC PRODUCTION IN THE HUDSON BAY SYSTEM

Sibert Virginie ¹

Zakardjian Bruno ²

Gosselin Michel ¹

Starr Michel ³

Senneville Simon ¹

Yvonnick LeClainche ¹

1. Institut des Sciences de la Mer (ISMER) - Université du Québec à Rimouski (UQAR). 310 Allée des Ursulines, Rimouski – QC – G5L-3A1.
2. Université Toulon Sud. LSEET
3. Institut Maurice Lamontagne (IML) - Pêches et Océans Canada. 845 Route de la Mer, Mont-Joli – QC – G.

Soumis à Journal of Marine Systems : reference: MARSYS-D-10-00029

Résumé

Nous présentons ici les résultats d'un modèle 3D couplé bio-physique du système marin de la baie d'Hudson, pour les cycles de production glacielle et pélagique. La durée du couvert de glace et l'hydrodynamisme local agissent sur les écosystèmes de glace et planctonique, permettant de distinguer plusieurs sous-systèmes de production marine. Parmi ceux-là, le sous-système du détroit d'Hudson avec «peu de glace – fort mélange» est caractérisé par des fortes productions planctoniques (et de faibles productions d'algues de glace) avec une production primaire annuelle pouvant atteindre $150 \text{ g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$. Au contraire, les conditions «beaucoup de glace – faible mélange» qui prédominent dans le sous-système de la baie d'Hudson induisent une production primaire annuelle d'environ $10\text{-}40 \text{ g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$, dominée par un important bloom d'algues de glace au début du printemps. La production nouvelle domine généralement le système, surtout en plein été, avec l'établissement d'un maximum profond de chlorophylle *a* et de biomasse sur une grande partie du système, se maintenant proche de la nitracline. En revanche, le long des côtes influencées par les eaux douces du sud est de la baie d'Hudson et dans l'environnement peu profond du bassin de Foxe, c'est la production régénérée qui prédomine. Finalement, le temps de résidence de la matière organique particulaire (POM) dans la colonne d'eau et son export vers le benthos semblent couplés aux effets advectifs et bathymétriques, avec des ratios « POM piégée dans la trappe à sédiment sur production primaire » variant localement de moins de 10 % à plus de 60 %.

Abstract

We present the results of a 3D bio-physical model of the Hudson Bay marine System for sympagic and planktonic production cycles. Ice cover duration and local hydrodynamics are observed to act on sympagic and planktonic ecosystems, individualizing several sub-systems of marine production. Among these, the “low ice-high mixing” Hudson Strait sub-system is characterized by high planktonic (and low ice algal) production, with annual primary production reaching up to $150 \text{ g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$. In contrast, the “high ice-low mixing” conditions prevailing over the Hudson Bay induces an annual primary production of ca. $10\text{-}40 \text{ g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ dominated in early spring by a strong ice algae bloom. New production generally prevails over the system except along the coastal freshwater influenced southeastern Hudson Bay and shallow Foxe Basin, and even in summer due to the prominence over the system of a deep chlorophyll and biomass maximum (up to 60 meters depth in the Hudson Bay) standing near the nutricline. Finally, the residence time of the particulate organic matter and further export to the benthos appears driven by coupled advective and bathymetric effects, hence ratios of POM sediment trapping vs. primary production ranging from $< 10 \%$ to $> 60 \%$ locally.

Keywords: 3D coupled ecosystem model; ice algae; phytoplankton; primary production; Canada; Hudson Bay (51-71°N, 95-65°W).

INTRODUCTION

The Hudson Bay marine System (HBS, including Hudson Strait and Foxe Basin) is the largest Canadian sub-Arctic inland sea, connected to both the Labrador Sea, through Hudson Strait, and the Canadian Archipelago, through Fury and Hecla Straits. It is also one of the largest drainage basins on the North American continent. This makes the HBS a unique oceanographic context where circulation and water mass characteristics are driven conjointly by fluvial input, sea ice dynamics, and inflows of Pacific-origin and Atlantic waters (e.g., Ingram and Prinsenber, 1998; Saucier et al., 2004). In addition, marked tidal and synoptic atmospheric forcing leads to the formation of eddies, upwelling and density fronts that superimpose and/or modulate at the sub-mesoscale level the regional estuarine-like cyclonic circulation induced by large freshwater runoffs (e.g., Griffiths et al., 1981; Wang et al., 1994, Saucier et al., 2004). The oceanographic and biological conditions in Hudson Bay were first described by Hunstman (1931, 1954). Since this pioneering work, the Hudson Bay has been characterized as a highly diversified system in terms of water masses (i.e. from Arctic, Atlantic and estuarine origins) (e.g., Jones and Anderson, 1994), but with a weak biological production (annual primary production of ca. $24\text{-}35 \text{ g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$), due to a short ice-free season and an overall strong haline stratification (e.g., Anderson and Roff, 1980a; Roff and Legendre, 1986, Rochet and Grainger, 1988; Legendre et al., 1996). Contrasting with the overall low productivity of Hudson Bay, some studies have shown higher production in surface nearshore waters (Roff and Legendre, 1986) where tidal fronts (Griffiths et al., 1981), internal waves (Ingram et al., 1989) or freshwater plume dynamics (e.g., Monti et al., 1996) may favour the nutrient replenishment of the upper productive layer. With a seasonal ice cover lasting 8-9 months, ice algae are an important component of the HBS primary productivity (e.g., Gosselin et al., 1985, 1986, 1990; Legendre et al., 1987, 1992, 1996; Demers et al., 1989; Welch et al., 1991; Michel et al., 1993) affecting higher trophic levels as well as carbon fluxes (e.g., Tremblay et al., 1989; Drolet et al., 1991; Runge et al., 1991). More recently, Harvey et al. (1997, 2001) have shown that the

general circulation exerts a strong control on distribution and abundance of both phyto- and zooplankton during summer in Hudson Bay, with unexpected relatively high biomasses in the central-east part of the Bay.

Most of this knowledge is however restricted to a short time window (late winter-early spring or late summer-early autumn) and to local-scale field experiments in river plumes and coastal areas, rarely in open waters, making it hazardous to generalize these results to the entire HBS and to have a complete view of the system productivity. This is particularly worrisome in the context of climate change, as the HBS is pointed out as one of the most impacted polar regions (Gagnon and Gough, 2005a, 2006; Markus et al., 2009). The impacts of the resulting environmental changes on key biogeochemical cycles and marine food webs are potentially drastic as many species, and even the structure of trophic webs, are specifically adapted to these harsh environmental conditions (sea ice cover, freshwater stratification, light and associated seasonal variability) that prevail in these areas (e.g., Smetacek and Nicol, 2005). This has motivated the emergence of new observation programs in recent years, namely the MERICA-Nord Program, specifically focused on Hudson Bay, and a part of the ArcticNet research program which addresses most of the Canadian Arctic. This new observation effort allows new physical and biological knowledge on the system regarding freshwater fate (St-Laurent et al., 2008; 2010; Straneo and Saucier 2008), deep water formation (Defossez et al., 2008), the spatial variability of primary production (Ferland et al., 2010) and carbon fluxes (Lapoussière et al., 2009; 2010; Mundy et al., 2010).

Given the complexity of the marine ecosystem, which includes multiple food webs associated with heterogeneous physical regimes, and the cost of sampling in remote northern regions, numerical models are essential tools to integrate the incoming biogeochemical knowledge to a coherent and more complete physical framework. Taking advantage of recent progress in physical modelling of the HBS (Saucier et al., 2004) and following the previous works of Sibert et al. (2010) on ice alga dynamics in this system and Le Fouest et al. (2005, 2006, 2009) on planktonic production in the Gulf of St. Lawrence,

this work presents the coupling of production by ice alga and plankton productions embedded in the 3D sea-ice–ocean model of the HBS. More specifically, the objectives of the present study are to elucidate the spatio-temporal variability of sea ice and planktonic primary production in the HBS and derived processes such as organic matter export to depth. The paper is organized as follows: Section 2 describes the physical and biological (ice-alga and plankton) models; Section 3 presents and discusses the results of the coupled simulation by reference to our general knowledge of the system and available field data; implications of this study are finally summarized in section 4.

MODEL DESCRIPTION AND SETUP

2.1. 3D sea-ice-ocean model

The 3D physical sea-ice-ocean model of the HBS is briefly introduced in the present section (see Saucier et al., 2004 for a complete description). The Hudson Bay model domain covers $1.24 \cdot 10^6 \text{ km}^2$ and includes James Bay in its southern part, the Hudson Strait (up to the Labrador Sea) in the east and the Foxe Basin (up to Fury and Hecla Strait) in the north (Fig. 1). The ocean model is governed by the shallow water equations solved by a finite difference scheme and incorporates a 2.5 level turbulent kinetic energy equation (Mellor and Yamada, 1982) and diagnostic master length scales. The spatial resolution of the model is 10 km on the horizontal (polar stereographic projection) and 10 to 50 m in the vertical, with the surface and bottom layer thicknesses adjusted to local sea level and topography, respectively. It is coupled with a multi-category dynamic elasto-visco-plastic sea-ice model (Hunke and Dukowicz, 1997) with a two ice-layer and one snow-layer thermodynamics (Semtner, 1976). Bulk aerodynamic exchange formulae govern the heat and momentum fluxes between the ocean, sea ice and atmosphere. Realistic atmospheric (three-hourly atmospheric fields provided by the Canadian Operational Weather Forecast

Model) and runoff data (interpolated in time from daily runoff data in the 29 most important tributaries; HYDAT database, Environment Canada) are used to force the sea-ice–ocean model. Boundary conditions east of Hudson Strait are prescribed by water levels with tidal constituents from Matsumoto et al. (2000) and monthly interpolated climatological temperature and salinity profiles from the Integrated Science Data Management group of Fisheries and Oceans Canada. Water levels at Fury and Hecla Straits are approximated from observations at Hall Beach Station (Canadian Hydrographic Service) for the tidal constituents with a mean relative sea level of 20 cm tuned to obtain realistic inflow transport (see Saucier et al. 2004 for details). Temperature and salinity conditions are interpolated in time between simulated winter and summer mean values previously observed. All forcing fields are calculated or interpolated at time resolutions of 5 and 10 min for the ocean and ice models, respectively.

The simulation performed in the present study covers an 18 months period from August 2002 to December 2003, i.e. 6 months spin-up followed by a complete year covering all the biological production period. Only results for the complete 2003 year are considered in the analysis.

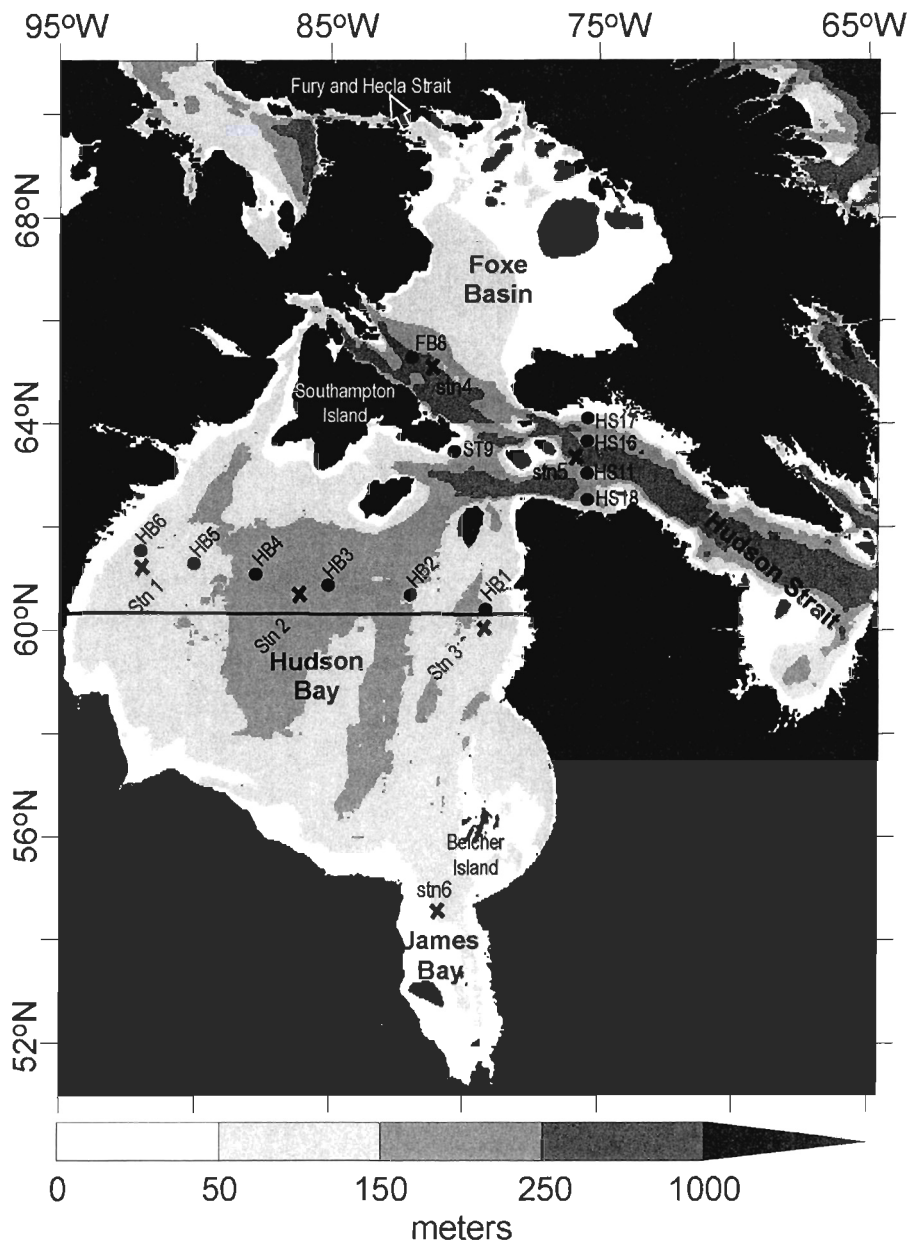


Figure 1 : Polar stereographic projection of the Hudson Bay marine system. Stns. 1 to 6 are used from the model results to present temporal series in Figure 6. Stations HB1-HB6, HS11-HS18, FB8 and ST9 represents position of MERICA cruise stations used for validation process. The black line indicates the position of the transect used to show changes in the spatial distribution of particulate organic matter from March to October (see Fig. 12).

2.2. Biological model

The biological model (Fig. 2) is divided into sea-ice and pelagic ecosystem sub-models that are only briefly presented here. For greater detail, we refer to Sibert et al. (chap 2) for the sea ice ecosystem model and to Le Fouest et al. (2005) for the pelagic ecosystem. All biological variables (for sea ice and planktonic ecosystems) are computed in nitrogen units and described in Table 1.

2.2.1 *Sea-ice ecosystem model*

The sea–ice ecosystem is divided into ice algae (IA) and ice fauna (IF) compartments (Fig. 2). For both compartments, growth rate and other biological processes (e.g., grazing, mortality) are interpreted as integrative processes of the whole algal or faunal community without any species distinction. Ice algae and ice fauna are incorporated in the sea ice during its formation (autumn) and are later released into the water column during the period of vernal melt. This sub-model is coupled to the underlying ocean model through nutrient uptake from the water column by ice algae and biological release from the sea ice into the water column during sea ice melting. The partial differential equations governing the state variables in the sea ice are as follow (each equation is further detailed in Table 2 and in Sibert et al., chap 2):

$$\frac{\delta X_i}{\delta t} + u_{ice} \frac{\delta X_i}{\delta x} + v_{ice} \frac{\delta X_i}{\delta y} = G_i \cdot X_i + L_i \cdot X_i \quad (1)$$

Where X_i represents the sea ice biological variable (i.e., ice algae or ice fauna, Eqs. 1-2 in Table 2), G_i represents for gain terms (i.e., incorporation, growth), L_i for loss terms (i.e., grazing, mortality, melt_loss) and u_{ice} and v_{ice} represent the ice velocity, i.e., transport of ice alga and fauna through sea-ice motion.

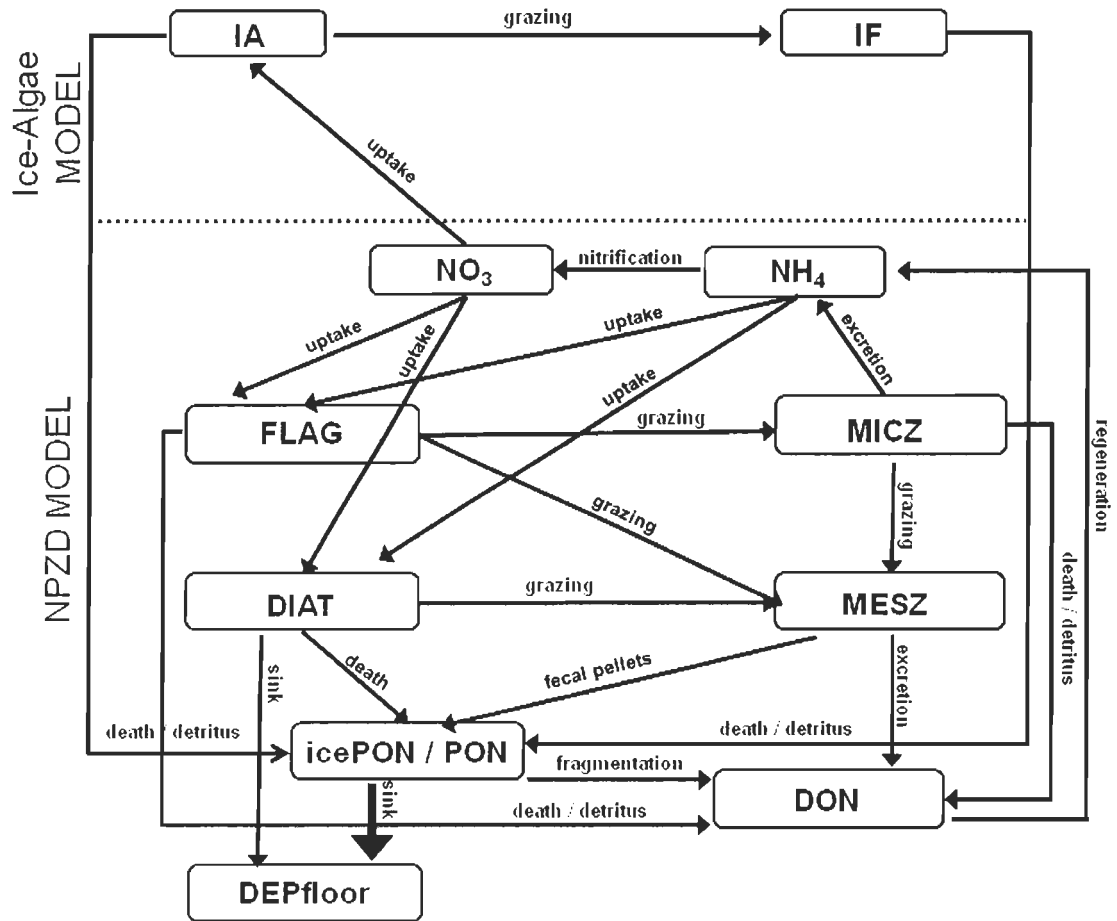


Figure 2 : Conceptual model of sea ice (upper part) and planktonic (lower part) ecosystems separated by small dashed line. Abbreviations are defined in Table 1.

Table 1 : List of parameters and variables of the coupled bio-physical model.

Symbol	Description	Value	Units
Physic			
δz	Bottom ice-layer thickness	0.05	m
Δz	Upper water column layer thickness	10	m
lastlayer	Last bottom layer of the water column	simulated	m
H_{ice}	Sea ice thickness	simulated	m
K_{ice}	Light attenuation coefficient of sea ice	1.5	m^{-1}
H_{snow}	Snow thickness	simulated	m
K_{snow}	Light attenuation coefficient of snow	5	m^{-1}
PAR_{surf}	Incident PAR	simulated	$\mu\text{mol photons } m^{-2} s^{-1}$
PAR_{subice}	Sub-ice PAR	simulated	$\mu\text{mol photons } m^{-2} s^{-1}$
ice _{con}	Fraction of sea ice coverage	simulated	dimensionless
melt_loss	Sea ice melt loss rate	simulated	d^{-1}
Sea ice			
IA	Ice algae	simulated	$\text{mmol N } m^{-3}$
Chla	Ice algae Chlorophyll <i>a</i> biomass	simulated	$\text{mg Chla } m^{-3}$
IF	Ice fauna	simulated	$\text{mmol N } m^{-3}$
IA ₀	Background algal concentration in the surface layer	0.05	$\text{mmol N } m^{-3}$
IF ₀	Background faunal concentration in the surface layer	0.05	$\text{mmol N } m^{-3}$
Inc	Ice algae incorporation rate into sea ice	simulated	d^{-1}
μ_{IA}	IA specific growth rate	simulated	d^{-1}
$[Chla:C]_{max}$	Maximum Chla:C ratio for IA	0.1	$\text{g Chla } (gC)^{-1}$
g_{IF}	Ingestion rate	simulated	d^{-1}
asm _{IF}	Ice-faunal growth efficiency	0.3	dimensionless
m _{IF}	Maximum ice-fauna mortality rate	0.2	d^{-1}
Pelagic			
NO ₃	Nitrate	simulated	$\text{mmol N } m^{-3}$

NH ₄	Ammonium	simulated	mmol N m ⁻³
DIAT	Diatoms	simulated	mmol N m ⁻³
FLAG	Flagellates (i.e. phytoflagellates)	simulated	mmol N m ⁻³
Chla _{diat}	Diatoms Chlorophyll <i>a</i> biomass	simulated	mg Chla m ⁻³
Chla _{flag}	Flagellates Chlorophyll <i>a</i> biomass	simulated	mg Chla m ⁻³
Chla _{d-f}	Total (DIAT + FLAG) Chla biomass	simulated	mg Chla m ⁻³
MESZ	Mesozooplankton	simulated	mmol N m ⁻³
MICZ	Microzooplankton	simulated	mmol N m ⁻³
PON	Particulate organic nitrogen	simulated	mmol N m ⁻³
icePON	Particulate organic nitrogen from sea ice	simulated	mmol N m ⁻³
DON	Dissolved organic nitrogen	simulated	mmol N m ⁻³
DEP _{floor}	Particulate material reaching the seafloor	simulated	mmol N m ⁻²
kw	Light attenuation coefficient due to water	0.04	m ⁻¹
kp	Light attenuation coefficient due to CDOM	simulated	m ⁻¹
kchla	Light attenuation coefficient due to Chla	simulated	m ⁻¹
tdmin _{d-f}	Minimum doubling time for DIAT - FLAG	0.5	d
limN _{d-f}	Nutrient limitation parameter	simulated	dimensionless
limE _{d-f}	Light limitation parameter	simulated	dimensionless
μ _{diat}	DIAT growth rate	simulated	d ⁻¹
μ _{flag}	FLAG growth rate	simulated	d ⁻¹
m _{diat}	DIAT mortality rate	0.02	d ⁻¹
m _{flag}	FLAG mortality rate	0.02	d ⁻¹
kn _{o3dat}	DIAT half saturation constant for NO ₃	1	mmol N m ⁻³
kn _{h4diat}	DIAT half saturation constant for NH ₄	0.5	mmol N m ⁻³
kn _{o3flag}	FLAG half saturation constant for NO ₃	1	mmol N m ⁻³
kn _{h4flag}	FLAG half saturation constant for NH ₄	0.1	mmol N m ⁻³
fn _{o3d-f}	NO ₃ uptake fraction for DIAT or FLAG	simulated	dimensionless
ke _{diat}	Half light saturation constant for DIAT	10	μmol photon m ⁻² s ⁻¹
ke _{flag}	Half light saturation constant for FLAG	10	μmol photon m ⁻² s ⁻¹
Ek _{diat}	Photoacclimation parameter of DIAT	simulated	μmol photon m ⁻² s ⁻¹

$E_{k_{\text{flag}}}$	Photoacclimation parameter of FLAG	simulated	$\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$
$[\text{Chl}a:\text{C}]_{\text{diatmax}}$	Maximum Chl <i>a</i> to carbon ratio for DIAT	0.05	$\text{g Chl}a (\text{g C})^{-1}$
$[\text{Chl}a:\text{C}]_{\text{flagmax}}$	Maximum Chl <i>a</i> to carbon ratio for FLAG	0.025	$\text{g Chl}a (\text{g C})^{-1}$
$\alpha_{\text{diat}}^{\text{Chl}a}$	DIAT photosynthetic efficiency	0.02	$\text{g C} (\text{g Chl}a)^{-1} \text{h}^{-1}$
$\alpha_{\text{flag}}^{\text{Chl}a}$	FLAG photosynthetic efficiency	0.027	$\text{g C} (\text{g Chl}a)^{-1} \text{h}^{-1}$
			$(\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1})^{-1}$
$mezg$	MESZ grazing rate	simulated	d^{-1}
g_{maxMESZ}	MESZ maximum grazing rate	0.4	d^{-1}
$hmez$	Ivlev constant for MESZ	0.3	$(\text{mmol N m}^{-3})^{-1}$
asm_{mesz}	MESZ growth efficiency	70	%
m_{mesz}	MESZ mortality	0.05	$(\text{mmol N m}^{-3} \text{d}^{-1})^{-1}$
$mizg$	MICZ grazing rate	simulated	d^{-1}
g_{maxMICZ}	MICZ maximum grazing rate	2	d^{-1}
$hmiz$	Food saturation rate of MICZ	0.8	mmol N m^{-3}
asm_{micz}	MICZ growth efficiency	40	%
eg	DON excretion by MICZ	30	%
m_{micz}	MICZ mortality	0.02	d^{-1}
k_{enitr}	Light limitation coefficient for nitrification	simulated	$\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$
k_{bnitr}	Affinity coefficient for ammonium	0.07	mmol N m^{-3}
$\text{nitrif}_{\text{max}}$	Maximum nitrification rate	0.05	$\text{mmol N m}^{-3} \text{d}^{-1}$
rem	DON mineralization	0.4	d^{-1}
fg	Fragmentation rate of PON into DON	0.05	d^{-1}
fg_{ice}	Fragmentation rate of icePON into DON	0.05	d^{-1}
agg_{PON}	PON maximum aggregation rate	10	$\text{m d}^{-1} (\text{mmol N m}^{-3})^{-1}$
agg_{icePON}	Ice PON maximum aggregation rate	10	$\text{m d}^{-1} (\text{mmol N m}^{-3})^{-1}$
sed_{diatmax}	DIAT maximum sinking velocity	1	m d^{-1}
sed_{diat}	DIAT sinking rate	simulated	$\text{mmol N m}^{-2} \text{d}^{-1}$
sed_{PONmax}	PON maximum sinking rate	10	
sed_{PON}	Sinking rate for PON	simulated	$\text{mmol N m}^{-2} \text{d}^{-1}$
sed_{icePON}	Sinking rate for icePON	simulated	$\text{mmol N m}^{-2} \text{d}^{-1}$

Table 2: Differential equations for sea ice and pelagic ecosystems. Functions are detailed in Table 3.

Name	Differential Equation
Ice algae (1)	$\frac{dIA}{dt} = Inc \cdot IA_0 + \mu_{IA} \cdot IA - g_{IF} \cdot IF - melt_loss \cdot IA$
Ice fauna (2)	$\frac{dIF}{dt} = Inc \cdot IF_0 + asm_{IF} \cdot g_{IF} \cdot IF - m_{IF} \cdot IF^2 - melt_loss \cdot IF$
Ice derived particulate organic nitrogen (3)	$\frac{dicePON}{dt} = (fluxIA + fluxIF)/\Delta z - fg \cdot icePON - sed_{icePON} \cdot \frac{\delta icePON}{\delta t}$
Nitrates (4)	$\frac{dNO_3}{dt} = -\mu_{IA} \cdot IA - \mu_{diat} \cdot fno_{3d} \cdot DIAT - \mu_{flag} \cdot fno_{3f} \cdot FLAG + nitrif$
Ammonium (5)	$\begin{aligned} \frac{dNH_4}{dt} = & -\mu_{diat} \cdot (1 - fno_{3d}) \cdot DIAT - \mu_{flag} \cdot (1 - fno_{3f}) \cdot FLAG \\ & + mizg \cdot (1 - eg) \cdot (1 - ass_{micz}) \cdot MICZ + rem \cdot DON - nitrif \end{aligned}$
Diatoms (large phytoplankton) (6)	$\frac{dDIAT}{dt} = (\mu_{diat} - m_{diat}) \cdot DIAT - mezg \cdot \left(\frac{DIAT}{DIAT + MICZ} \right) \cdot MESZ - sed_{diat} \cdot \frac{\delta DIAT}{\delta t}$
Flagellates (small phytoplankton) (7)	$\frac{dFLAG}{dt} = (\mu_{flag} - m_{flag}) \cdot FLAG - mizg \cdot MICZ$
Mesozooplankton (8)	$\frac{dMESZ}{dt} = (mezg \cdot asm_{mesz}) \cdot MESZ - m_{mesz} \cdot MESZ^2$
Microzooplankton (9)	$\frac{dMICZ}{dt} = (mizg \cdot asm_{micz} - m_{micz}) \cdot MICZ - mezg \cdot \left(\frac{MICZ}{DIAT + MICZ} \right) \cdot MESZ$
Particulate organic nitrogen (10)	$\frac{dPON}{dt} = mezg \cdot (1 - asm_{mesz}) \cdot MESZ + m_{diat} \cdot DIAT - fg \cdot PON - sed_{PON} \cdot \frac{\delta PON}{\delta t}$
Dissolved organic nitrogen (11)	$\begin{aligned} \frac{dDON}{dt} = & mizg \cdot eg \cdot (1 - ass_{micz}) \cdot MICZ + m_{flag} \cdot FLAG \\ & + m_{micz} \cdot MICZ + fg \cdot PON - rem \cdot DON \end{aligned}$
Particulate material reaching seafloor (12)	$\frac{dDEP_{floor}}{dt} = sed_{PON(lastlayer)} + sed_{icePON(lastlayer)} + sed_{DIAT(lastlayer)}$

Both ice algae and ice fauna incorporation (I_{nc} , Table 1) into the bottom sea ice are linked to the sea ice growth. The entrapment process is dependent on a background algal or faunal concentration (I_{A0} and IF_0) in the upper water column and is limited to the first stage of the ice growth (i.e., late autumn–early winter) while it is assumed to be negligible during the ice algal bloom period (i.e., spring). The ice algal growth rate (μ_{IA} , Table 1) depends on light availability in the bottom 5 cm of the sea ice (in which we considered the biological events to occur) and on the nitrate concentration in the upper water column. Ice algal photosynthetic characteristics are driven by their photoacclimation ability (expressed with a variable Chl a :C ratio; Cloern, 1995) (see Sibert et al., chap 2). The increase in ice algal biomass is limited by ice fauna grazing (gIF , Table 1). The grazing rate is derived from an Ivlev type function and ice faunal growth rate is set with an assimilation efficiency of 30% of the grazed biomass (the remaining being regenerated into dissolved inorganic nitrogen, DIN). The ice faunal mortality term is a quadratic function designed to limit oscillation in such a non linear predator-prey system. The release of both ice algae and ice grazers into the water column ($melt_loss$, Table 1) is driven by the bottom melting thermodynamics of the sea-ice model. This melting rate is scaled to the thickness (5 cm) of the colonized layer of the bottom ice. During ice melt period, algae and fauna released from the sea ice into the upper water column (see Eqs. 1-2 in Table 3) are transferred to a particulate organic matter compartment ($icePON$, see Eq. 3 in Table 2) designed to sink toward the seafloor jointly with the planktonic food web produced POM (Eq. 16 in Table 3 and section 2.2.2).

Table 3: Planktonic ecosystem functions; subscript d-f stand for diatoms and flagellates.

Symbol	Description	Function	Units
Growth of phytoplankton related functions			
fluxIA (1)	Release flux of IA from sea-ice to the upper water column	$= mel_loss \cdot IA \cdot I_{conc} \cdot \delta z$	$mmol\ N\ m^{-2}\ d^{-1}$
fluxIF (2)	Release flux of IA from sea-ice to the upper water column	$= mel_losst \cdot IF \cdot I_{conc} \cdot \delta z$	$mmol\ N\ m^{-2}\ d^{-1}$
k_{chla} (3)	Light attenuation coefficient by chla	$= 0.0518 \cdot chla_{d-f}^{(-0.572)}$	m^{-1}
kp (4)	Light attenuation coefficient by CDOM	$= 0.2492 \cdot f(\text{river runoff})$	m^{-1}
PAR_z (5)	Light in the upper 10 m of the water column	$= (1 - ice_{con}) \cdot PAR_{surf} \cdot \exp(-(k_w + kp + k_{chla} \cdot chla_{d-f})) \cdot \Delta z$	$\mu mol\ photons\ m^{-2}\ d^{-1}$
$[Chla:C]_{d-f}$ (6)	Chlorophyll <i>a</i> : Carbon ratio for DIAT or FLAG	$= \left[\frac{Chla}{C} \right]_{d-f\ max} \cdot \left[0.125 + 0.375 \cdot \exp\left(\frac{-0.5 \cdot PAR_z}{ke_{d-f}} \right) \right] \cdot limN_{d-f}$	$g\ Chla\ (g\ C)^{-1}$
$limN_{d-f}$ (7)	Nitrogen limitation function for DIAT or FLAG	$= \frac{NO_3 \cdot knh4_{d-f} + NH_4 \cdot kno3_{d-f}}{knh4_{d-f} \cdot kno3_{d-f} + NO_3 \cdot knh4_{d-f} + NH_4 \cdot kno3_{d-f}}$	Dimensionless
$limE_{d-f}$ (8)	Light limitation function for DIAT or FLAG	$= \frac{\mu_{max\ d-f}}{\alpha^{d-f} \cdot Chla : C_{d-f}}$	$\mu mol\ photons\ m^{-2}\ d^{-1}$

μ_{d-f}	(9)	Growth rate for DIAT or FLAG	$= \frac{\log_2}{\max\left[\text{td min}_{d-f} / \text{lim } N_{d-f}\right] \text{ OR } \left[\text{td min}_{d-f} \cdot \left(\text{lim } E_{d-f} / \text{PAR}_z\right)\right]}$	d^{-1}
Grazing related functions				
mezg	(10)	Mesozooplankton grazing rate	$= g_{mez} \cdot h_{mez} \cdot (\text{DIAT} + \text{MICZ}) \cdot (1 - \exp(-h_{mez} \cdot (\text{DIAT} + \text{MICZ})))$	d^{-1}
mizg	(11)	Microzooplankton grazing rate	$= g_{miz} \cdot \text{FLAG}^2 / (h_{miz}^2 + \text{FLAG}^2)$	d^{-1}
Nitrification related functions				
$k_{e_{nitr}}$	(12)	Nitrification limitation by light	$= 0.005 * \text{PAR}_{surf}$	$\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{d}^{-1}$
nitrif	(13)	Nitrification rate	$= \text{nitrif}_{max} \cdot \left(\frac{\text{NH}_4}{\text{NH}_4 \cdot K_{b_{nitr}}}\right) \cdot \left(1 - \left(\frac{\text{PAR}_z}{\text{PAR}_z + K_{e_{nitr}}}\right)\right)$	$\text{mmol N m}^{-3} \text{d}^{-1}$
Sedimentation related functions				
sed_{diat}	(14)	Sinking rate for DIAT	$= \text{sed}_{diat_{max}} \cdot (1 - \text{lim } N_{d-f}) \cdot \text{DIAT}$	$\text{mmol N m}^{-2} \text{d}^{-1}$
sed_{PON}	(15)	Sinking rate for PON	$= \text{agg}_{PON} \cdot (\text{PON} + \text{icePON}) \cdot \text{PON}$	$\text{mmol N m}^{-2} \text{d}^{-1}$
sed_{icePON}	(16)	sinking rate for Ice PON	$= \text{agg}_{icePON} \cdot (\text{PON} + \text{icePON}) \cdot \text{icePON}$	$\text{mmol N m}^{-2} \text{d}^{-1}$

2.2.2 Pelagic ecosystem model

As detailed in Le Fouest et al. (2005), the NPZD model includes eight compartments (plus a compartment on at the seafloor, designed to collect sinking material from above; DEPfloor; Table 1) (Fig. 2). The phytoplankton compartment is composed of flagellates (FLAG, $< 5 \mu\text{m}$) and diatoms (DIAT, $> 5 \mu\text{m}$). The zooplankton compartment is also subdivided into microzooplankton (MICZ, 20-200 μm) and mesozooplankton (MESZ, 200-2000 μm). The available nutrients for algal growth are nitrates (NO_3) and ammonium (NH_4). Two detritals components (i.e., the particulate organic nitrogen, PON and the dissolved organic nitrogen, DON) allow the closing of the nitrogen cycle. This set of biological variables is designed to represent the coexistence and ecological succession of the microbial and herbivorous food webs. Sinking particulate material (i.e. DIAT, icePON and PON) from the lowest layer is further accumulated in a trap compartment (DEPfloor) so as to follow the nitrogen cycle from top to bottom all along the simulation.

The evolution of each of the eight oceanic state variables (X_w), coupled to the 3D regional circulation model, is computed with the following general partial differential equation (details in Eqs. 4-12, Table 2):

$$\frac{\partial X_w}{\partial t} + u_{wat} \frac{\partial X_w}{\partial x} + v_{wat} \frac{\partial X_w}{\partial y} + w_{wat} \frac{\partial X_w}{\partial z} = \frac{\partial}{\partial x} \left(K_x \frac{\partial X_w}{\partial x} \right) + \frac{\partial}{\partial y} \left(K_y \frac{\partial X_w}{\partial y} \right) + \frac{\partial}{\partial z} \left(K_z \frac{\partial X_w}{\partial z} \right) + G_w X_w + L_w X_w \quad (2)$$

It considers evolution in time (t) and space (with current 3D velocity component u_{wat} , v_{wat} and w_{wat}) of the state variable, in turn controlled by the horizontal and vertical eddy diffusivity (with coefficients K_x , K_y and K_z) as well as the gain (G_w) and loss (L_w) terms for water column biogeochemical variables (X_w).

At each time step, the physical model computes the advection-diffusion transport of all variables, whereas the gain and loss terms are calculated afterward.

The phytoplankton growth rate (Eq. 9 in Table 3) is a function of light and nutrient availability (Eqs. 7-8 in Table 3), following the Liebig's law of the minimum doubling time of the biomass based on light and nutrient limitations (see Le Fouest et al., 2005 for complete details). As for ice algae, we also consider here the photoacclimation process for each phytoplankton group. The Chla:C ratio is variable, ranging from 0.006 to 0.025 g:g and 0.013 to 0.050 g:g for diatoms and flagellates, respectively (see Eq. 6 in Table 3). These values are in agreement with the variations of Chla:C ratio reported for the Barents Sea (Wassmann et al., 2006) in response to light, nutrient availability and temperature (Zonneveld, 1998). Hence, the photoacclimation parameter (Ek_{diat} and Ek_{flag} for diatoms and flagellates respectively) follows the variations of the Chla:C ratio and influences the light-based doubling time of the phytoplankton biomass.

The available light for phytoplankton growth follows Beer's law. The surface photosynthetically active radiation (PAR_{surf}, 400-700 nm) is attenuated by sea-ice and snow cover, Chla, water molecules and colored dissolved organic matter (i.e., CDOM, mainly derived from terrigenous material imported from river into the system) (Eq. 5 in Table 3). As a simple way to express the CDOM-derived attenuation coefficient (k_p , Eq. 4 in Table 3), we represent it as a function of the freshwater runoff. The equation assumes that k_p varies independently of sea-ice melt waters, even if they make up a large part of the freshwater budget during the melt period (summer). This assumption is supported by the observation that in Hudson Bay, sea ice melt waters have far lower CDOM concentrations than river waters (Granskog et al., 2007). The k_p value is maximal at the mouth of the river (i.e., 0.25 m^{-1}) then decreases linearly with the dilution of river waters along the coastal areas.

DIN concentrations (i.e., NO_3 and NH_4) depend on their uptake by planktonic diatoms and flagellates in addition to the uptake by ice algae. Each of these algae compartments acts differently depending on its specific affinity to both of these nutrients.

The half-saturation constant for NH_4 uptake of flagellates is lower than the one of diatoms (0.1 and 0.5 mmol N m^{-3} , respectively; Table 1). This implies a higher contribution of flagellates to regenerated production. Local changes in NH_4 concentration can result from the release of NH_4 due to microzooplankton excretion or from DON mineralization into NH_4 (Fig. 2). Finally, the NO_3 pool is sustained by the nitrification process (i.e. NH_4 oxidation into NO_3 , see Eq. 13 in Table 3), mainly occurring at depth because of photoinhibition of nitrifying bacteria (Guerrero and Jones, 1996).

Mesozooplankton graze on both diatoms and microzooplankton with a grazing rate that is represented by a modified Ivlev function, whereas microzooplankton graze on flagellates only, with a grazing rate that follows a sigmoidal “Holling-type-III” function (see Eqs. 10-11 in Table 3). The diatom sinking flux (Eq.14 in Table 3) depends on their nutrient stress (Bienfang et al., 1983) using the same nutrient limitation term than for growth rate. The PON compartment receives dead cells (mainly diatoms and zooplankton) as well as mesozooplankton fecal pellets. PON sinking flux is formulated through a quadratic function (Eq. 15 in Table 3) allowing implicit aggregation effects for increased total PON concentrations. The DON compartment is made of non-assimilated nitrogen from mesozooplankton grazing, microzooplankton dead organisms, flagellates dead cells and PON (and icePON) disaggregation, fragmentation and solubilization.

The coupling and transfer of biological variables at the ice-water interface follow the same numerical scheme as in Sibert et al. (chap 2). At each time step, nutrients used for the ice algal growth (or regenerated in the ice compartment) are subtracted from (added to) the remaining pool of the upper water layer, scaled by the ice covered fraction of each grid cell (i.e. ice concentration). Likewise, the ice algae and ice fauna released into the water column due to ice melting are scaled by the fraction of grid cell covered by ice. The concentration of NO_3 is initialized using a NO_3 /salinity relationship resulting from previous observations from Anderson et al. (1969) in eastern Hudson Strait as well as data taken in HBS during the MERICA 2003 cruise (MERICA for “MER Intérieures du CANada”, unpublished data from Starr M., Fisheries and Oceans Canada). Phytoplankton variables were initialized with

Chlorophyll a data from MERICA 2003, dividing the pool by half (for diatoms and flagellates respectively), thus converting the value in nitrogen units by using a fixed Chla:C ratio (0.02) and a Redfield C:N ratio of 6.62. Other variables are arbitrary initialized with fixed nitrogen (mmol m^{-3}) values (1 for NH_4 ; 0.005 for PON; 0.05 for DON and 0.4 for meso- and microzooplankton).

RESULTS AND DISCUSSION

3.1. Spatially-averaged ice and planktonic ecosystems annual cycle

The spatially averaged results of the simulation (Fig. 3) are first used to illustrate the general behavior of the coupled ice-alga/planktonic model over the whole system. Regarding ice alga production and cycling, the simulation is globally similar to that in Sibert et al. (chap 2), except that the present simulation is for 2002-3003 instead of 1997-1998, due to a very similar seasonal cycle of ice cover and thickness between both simulations. The ice alga bloom starts in April, as soon as under-ice irradiance reaches 3-4 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 3a), hence more than half the E_k of fully adapted low-light ice algae (ca. 6 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, e.g. Sibert et al., chap 2). The bloom culminates in late April-early May, with mean maximum biomass value of ca. 16 mg Chla m^{-2} and finally ends in June due to the early summer ice melting. Maximum primary production reaches 120 $\text{mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ and the ice ecosystem supports mean maximum sympagic grazer biomass of ca. 15-16 mg C m^{-2} , corresponding to a secondary production of ca. 50-60 $\text{mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}$. This general behavior of the ice alga model, as well as the biomass and production values, is consistent with field data from the Hudson Bay (e.g. Sibert et al., chap 2).

The planktonic production (Fig. 3c) starts in late spring (May-June), as the ice cover starts to decrease, culminates in summer (August) during the ice-free season and steadily

decreases afterward due to the rapid decrease of incident PAR in autumn. The maximum concentration of mean phytoplankton biomass is ca. $160 \text{ mg Chla m}^{-2}$ supporting a mean primary production rate of $360 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. The simulated ecosystem is, on average, clearly dominated by diatoms and new production (f -ratio > 0.5 on average even in summer over the euphotic zone). The high ratio of diatoms-related chlorophyll a (Chla) to total Chla of ca. 0.9 (calculated for the euphotic zone) is partly due to higher Chla to Carbon (Chla:C) ratios for diatoms (0.05–0.0125 g:g) than for flagellates (0.025–0.00625 g:g) and is lower (ca. 0.7) when biomass is expressed in the original nitrogen units, but still in favor of diatoms. Another important point to consider is that we didn't consider in the present study the inhibition of nitrates uptake due to ammonium concentrations. However, even at low ammonium concentrations (L'Helguen et al., 2008) ammonium can inhibit the nitrate uptake for small or larger phytoplankton size classes. Thus, the proportion of new versus regenerated production (i.e. the f -ratio) could be overestimated.

The depth-integrated (over 80 m) zooplankton production cycle (Fig. 3c) closely follows the phytoplankton one with time lags of one to two weeks for micro- and mesozooplankton, respectively. The ratio of zooplankton functional types is less unbalanced than for the phytoplankton. Mesozooplankton biomass reaches 2 g C m^{-2} in summer, in the range of values ($0.3\text{--}3 \text{ g C m}^{-2}$) from Harvey et al. (2001) when using a carbon to dry weight ratio of ca. 0.3 (Schram and Schmitz, 1983). No observations are available for microzooplankton biomass that is, on average, between a half and a third of the mesozooplankton biomass in the simulation. The proportion of microzooplankton in relation to mesozooplankton strongly decreases in winter when low mesozooplankton mortality rates allow the survival of a significant mesozooplankton stock. Winter survival, at species specific stages showing a dormancy or diapause state, is a well known feature of the copepod life-cycle at high to moderate latitudes (e.g., Conover, 1988) supporting this simulated winter pattern. The simulated secondary production is one fifth the primary production, reaching $80 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ in summer with a ratio of ca. 1:2 for micro- to mesozooplankton.

3.2. Deep chlorophyll a maximum and vertical stratification of planktonic production

While the depth-integrated (over 80 m) f -ratio is almost always exceeds 0.5, panel d of figure 3 shows that nutrient limitation occurs in summer (from June), when concentrations fall below 1 mmol N m^{-3} (i.e., the half saturation constant for NO_3 uptake of phytoplankton cells), due to an overall marked haline stratification that strongly limits the nutrient replenishment of the upper euphotic layer. This leads to a progressive deepening of the nitracline and the formation of a deep Chla maximum (DCM, ca. 3 mg Chla m^{-3}) that finally exists at the base of the euphotic layer (40-45 m depth on average). The DCM is associated with a marked vertical stratification of both biomass and production, with small phytoplankton and regenerated production dominating near the surface due to a quasi complete nitrate exhaustion (with local f -ratio of ca. 0.2-0.4) while diatoms and new production dominate in the vicinity of the DCM (local f -ratio > 0.7).

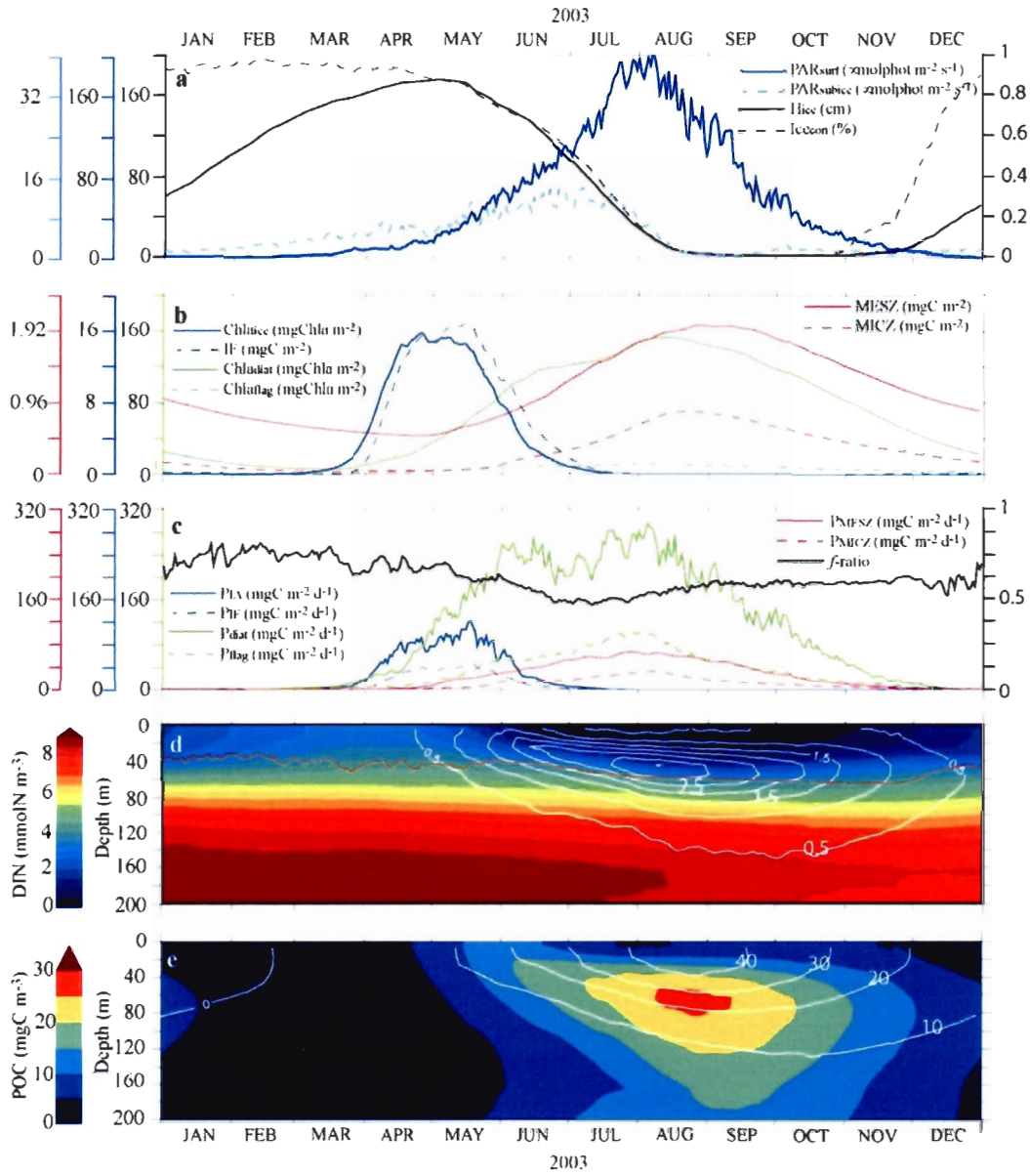


Figure 3 : Annual spatially averaged biological cycles (in 2003). From top to bottom: (a) sea ice thickness (H_{ice} , full black line), sea ice coverage ($Icecon$, dashed black line), daily mean incident irradiance and bottom ice irradiance (PAR_{surf} , full blue line) and sub ice irradiance (PAR_{subice} , dashed blue line); (b) ice algal Chla biomass ($Chl_{a_{ice}}$, full blue line), ice faunal carbon biomass (IF , dashed blue line), diatom Chla biomass (Chl_{diat} , full green line) and flagellates Chla biomass (Chl_{flag} , dashed green line), mesozooplankton carbon biomass ($MESZ$, full red line) and microzooplankton carbon biomass ($MICZ$, dashed red line) ; (c) daily integrated productions of ice algae (PIA , full blue line), ice fauna (P_{IF} , dashed blue line), planktonic diatom (P_{diat} , full green line), planktonic flagellates (P_{flag} , dashed green line), mesozooplankton (P_{MESZ} , full red line) and microzooplankton (P_{MICZ} , dashed red line), the black line presents the f -ratio (i.e. the ratio of new production to total primary production); (d) vertical distribution of dissolved inorganic nitrogen ($DIN = \text{nitrate} + \text{ammonium}$) with chlorophyll a contour (in $mg\ m^{-3}$, white lines) and the depth of the euphotic zone (1% of surface irradiance; red line) overlaid; (e) vertical distribution of particulate organic carbon (POC) with total zooplankton carbon biomass contour (in $mg\ C\ m^{-3}$, white lines). For panel b and c, pelagic variables are integrated (or mean) values over the first 80 m of the water column.

Such a summer feature has been regularly observed in Hudson Bay waters (Anderson and Roff, 1980b; Mundy et al., 2010; Ferland et al., 2010) as well as in other Arctic and sub-Arctic environments (e.g., Carmack et al., 2004) with chlorophyll *a* values ranging from 0.5 to 5 and up to 10 mg Chl *a* m⁻³. The establishment of a DCM has been related to three different, but not fully independent, factors. The first one is the balance between upward diffusive nutrient flux and downward light availability in a stratified water column (e.g. Prieur and Legendre, 1988; Zakardjian and Prieur, 1994) that generates deep biomass and new production maxima. The second one is related to photoacclimation generating a higher Chl *a*:C ratio at depth (e.g., Cullen et al., 1982, Lewis et al., 1983) and the third is related to diatoms sedimentation in relation to nutrient stress (e.g. Bienfang et al., 1983). Indeed, no one of these alone lead to the formation of the DCM, which generally results from a combination of all three (e.g. Fennel and Boss, 2003).

Figures 4 and 5 present a set of comparisons between simulated and observed vertical distributions of Chl *a* for stations sampled during the MERICA-2003 expedition in the Hudson Bay from 1-14 August 2003, aboard the CCGS Des Groseilliers (see Harvey et al., 2006; Mundy et al., 2010). Fifteen stations were sampled: 7 in Hudson Strait, 2 in the south of Foxe Basin and 6 in Hudson Bay (Fig. 1). Water temperature and salinity were obtained via a SBE 19 plus CTD probe (SeaBird Electronics), mounted to a rosette equipped with 10 L Niskin bottles, which were used to collect water samples for nutrients and Chl *a* at discrete depths (see Mundy et al., 2010 for more details).

Except for one station north of the Hudson Strait (HS17), all observed Chl *a* profiles confirm the occurrence of DCM within the main nitracline as a characteristic pattern of late summer in the HBS, generally in agreement with the simulated profiles. Also plotted on the same panels as Chl *a*, are also plotted the corresponding vertical distributions of phytoplankton biomass (in nitrogen units) that consistently show a slightly shallower (ca. 10 m) maximum at the upper limit of the nitracline. This shallower position of the biomass maximum confirms the growth hypothesis while the deeper position of the DCM clearly

results from increased Chla:C ratio due to the photoacclimation process (e.g., Fennel and Boss, 2003). In addition, diatom sinking due to nutrient stress (i.e. nutrient limitation in surface layers) favors a downward migration of the depth of maximum biomass to the upper nitracline where optimal nutrient conditions occur, accelerating the settlement of the DCM (Smetacek, 1985).

The range of simulated Chla concentration is consistent with that observed, with sometimes a very good accordance (Stns. HB1, HB3, HB5, HS11 and HS18) while other stations appear under- or over-estimated. In all cases, special care must be taken when looking at these discrepancies, as the extraction of a simulated profile is made as close as possible to the geographic position of field stations, but with the limitation of the model's horizontal resolution (10 km). In addition, this intermediate horizontal resolution does not allow the model to resolve small-scale physical processes that can affect the position of the nitracline and the associated DCM, such as sub-mesoscale vertical motions and/or mixing (e.g., Zakardjian and Prieur, 1998). Comparisons of simulated temperature and salinity profiles illustrate this "physical" limitation. All stations show a relatively good agreement, overall at depth, with consistent regional variability (Hudson Bay versus the Hudson Strait and Foxe Basin) for both temperature and salinity, while more discrepancies are detectable in surface waters (Stns. HS11, HS16, HS17, HB2-6), sometimes affecting the intermediate water column (the halocline and/or the thermocline for stations HS11, 16 and 17, HB2-5), hence likely to affect local baroclinicity and the related circulation. A similar limitation can be ascribed to the low vertical resolution (10 m) of the model itself, as these vertical structures (DCM and nitracline) are defined here from a limited set of grid points (no more than 5-6 for the deepest euphotic layer). Hence 10 m discrepancies between simulated and observed depth of nitracline or DCM should not be considered a serious drawback.

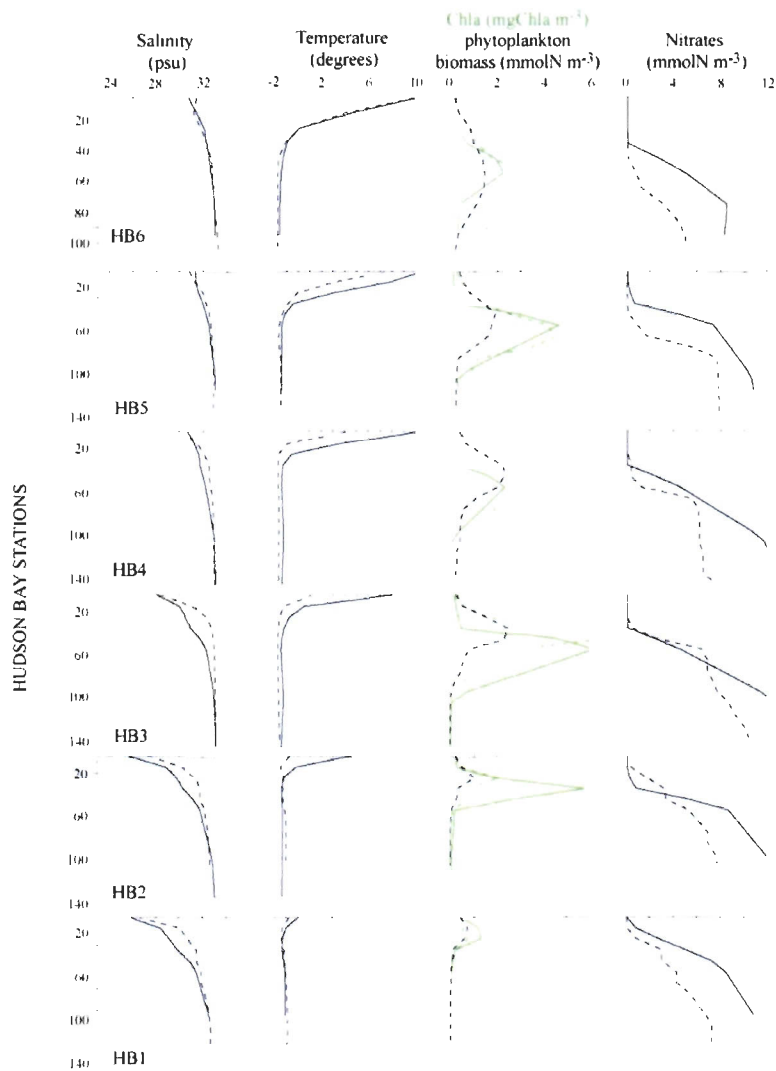


Figure 4 : Comparison between observed (full lines) and simulated (dashed lines) salinity, temperature, chlorophyll a and nitrates for stations situated in Hudson Bay (HB6 – HB1). For the chlorophyll a panel, the green lines represent observed and simulated chlorophyll a concentrations whereas the black dashed line is for phytoplankton nitrogen biomass. Comparisons are made for the same dates between field and numerical experiments (i.e., 1st to 14 of August 2003).

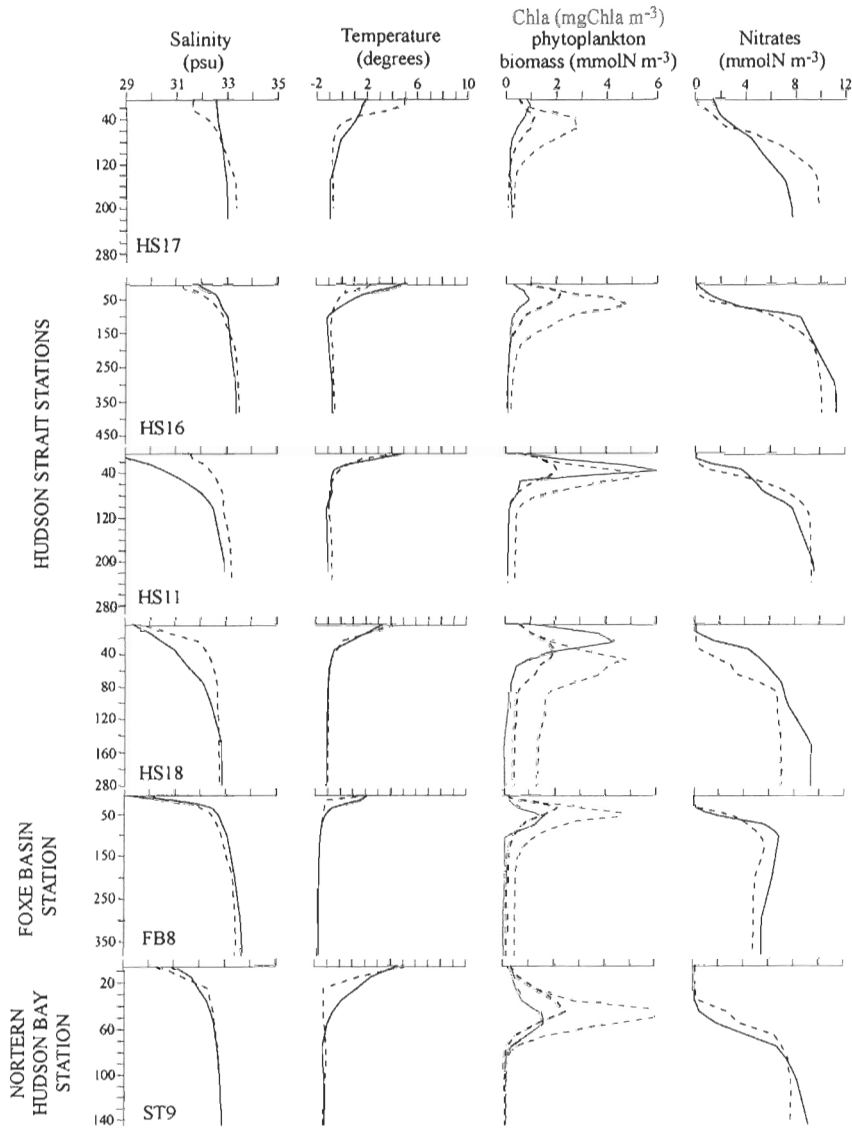


Figure 5: Comparison between observed (full lines) and simulated (dashed lines) salinity, temperature, chlorophyll a and nitrates for stations situated in Hudson Strait (HS16 – HS18), Foxe Basin (FB8) and at the intersection of Hudson Bay, Hudson Strait and Foxe Basin (ST9). For the chlorophyll a panel, the green lines represent observed and simulated chlorophyll a concentrations whereas the black dashed line is for phytoplankton nitrogen biomass. Comparisons are made for the same dates between field and numerical experiments (i.e., 1st to 14 of August 2003).

Likewise, photoacclimation in the model is defined from instantaneous environmental conditions (light and nutrient) and does not allow for the time scale of photoacclimation that is of order hours (Cullen and Lewis, 1988). Similarly, the model considers only two functional phytoplankton groups and therefore cannot address the usually observed succession of different species with their own photophysiological capacity. The ranges of Chla:C ratio used here for the two functional phytoplankton groups come from Wassmann et al. (2006) for the Barents Sea region, but other estimates for arctic regions (Sakshaug, 2004) give lower or higher ranges. These differences may be of importance during the photoacclimation process, possibly inducing some uncertainties of the Chla biomass.

More critical are the large discrepancies between simulated nutrient profiles at depth in the Hudson Bay that suggest a tendency of the model to underestimate the deep nutrient pool (Fig. 4). By contrast, nitrate profiles are better simulated at the Hudson Strait and Foxe Basin stations (Fig. 5), even when non-regular gradients are observed (Stn. FB8). This bias in the deep nutrient is related to an excess of sedimentation of particulate organic nitrogen in shallow areas that will be discussed later (section 3.5). Nevertheless, simulated and observed profiles show the same trends regarding the regional variability of the DCM with lower values at coastal stations (HB1 and HB6 for Hudson Bay, HS 17 in Hudson Strait) than in offshore waters and similar rising of the DCM from West to East in Hudson Bay (HB6 to HB1) and from north to south in the Hudson Strait (HS17 to HS11). It can thus be assumed that the model realistically simulates the summer DCM, hence primary production and its links with simulated environmental conditions.

3.3. Ice dynamics and the timing of primary production events

Section 3.1 has shown that the model follows on average the general rules of production cycles at high latitudes, i.e., a spring ice-alga bloom followed, one to two

months later, by a late spring to summer phytoplankton bloom during the ice free season (e.g., Hsiao, 1992; Michel et al., 2006). Nevertheless, spatial and temporal variability of environmental factors, i.e., ice cover and thickness, nutrient availability and freshwater induced stratification, leads to a large variability of ice algal and planktonic production that can deviate considerably from this mean (spatially-averaged) annual cycle. Figure 6 shows time series of ice conditions, ice-alga and depth-integrated (on the upper 80 m of the water column) phytoplankton Chl_a to illustrate the simulated strong local variability of the ice-driven primary productions events. First, by controlling light availability in spring, the sea ice thickness and concentration greatly influence the timing and amplitude of primary production in the HBS (e.g., Sibert et al., chap 2). Timing of the ice-alga bloom varies from April-May in the western Hudson Bay and Hudson Strait (Fig. 6, Stns. 1 and 5), characterized by moderate ice thickness (1.2 to 1.8 m) and earlier melting, to May-June in eastern Hudson Bay (Fig. 6, Stn. 3) where ice thickness reaches ca. 3 m whereas ice cover remains near 0.5 in July.

Ice dynamics (i.e. growth and melt) are the main factor driving the ice algal bloom intensity (e.g., Sibert et al., chap 2), followed by nutrient availability, even if uptake by ice algae is generally insufficient to reduce the nutrient concentration in the upper water column. With ice-alga biomasses up to 40-50 mg Chl_a m⁻², western and central Hudson Bay and western Foxe Basin (Fig.6, Stns 1, 2 and 4) are the most productive ice algae areas. This is due to the conjunction of moderate ice thickness that allows sufficient light to initiate the ice algal growth in early spring (end of March), followed at least two months of still significant ice cover to allow the complete development of the bloom before ice melting. While ice and light conditions are similar in the Hudson Strait in early spring, the rapid ice melt in late April prevents a complete establishment of the ice-alga bloom, not allowing the bloom to exceed 15 mg Chl_a m⁻². The bloom abruptly declines in early May (Fig. 6, Stn. 5). This shortening of the ice alga bloom due to an insufficient time lag between the increase in available light and subsequent ice melting also limits ice alga production in the northern and eastern Foxe Basin later in the season (e.g., Sibert et al., chap 2). Eastern Hudson Bay and James Bay are extreme cases of low and late ice alga

biomasses ($< 10 \text{ mg Chla m}^{-2}$, May-June). This low sea ice productivity is due to the conjunction of thick (up to 2.8 m), long lasting (until July) ice cover and low nutrient availability in these highly stratified areas influenced by freshwater runoff. Nutrient limitation affects the photoacclimation capacity of the ice algae, leading to a delayed bloom and, consequently, a shortened optimal window for ice alga growth. Following Sibert et al. (2010), the “optimal window”, expressed as the elapsed time between increasing bottom ice irradiance (with increasing surface irradiance, early spring) and the length of the ice-cover before ice melt (necessary to maintain ice alga into the bottom ice layer), is thus a useful tool to understand the strong spatio-temporal variability in ice alga production over the HBS.

At each location, the ice melting marks the end of the ice-alga bloom and is followed by the phytoplankton bloom, with a highly variable time lag between Chla maxima of two weeks to three months, depending on melting rates. For example, the abrupt ice decline in Foxe Basin and Hudson Strait (Fig. 6, Stns. 4 and 5) leads to a rapid phytoplankton bloom development (two weeks after the ice-alga bloom) whereas areas with long lasting ice cover such as the eastern Hudson Bay or James Bay (Fig. 6, Stns 3 and 6) show a three month time lag between blooms. The timing of the phytoplankton bloom hence varies from early May in the Hudson Strait, to August-September in eastern Hudson Bay.

The Foxe Basin time series show a short episodic ice cover decrease (representing a “hole”) that is responsible for a rapid start of the phytoplankton production and increasing biomass reaching up to $480 \text{ mg Chla m}^{-2}$. As sea ice thickness increases again afterward, the phytoplankton biomass decreases and a second minor bloom is simulated during the main ice melt period that remains near $150\text{-}180 \text{ mg Chla m}^{-2}$ until September. A similar strong sensitivity of the timing of the phytoplankton bloom to ice cover has already been shown in the Gulf of St. Lawrence (Le Fouest et al., 2005).

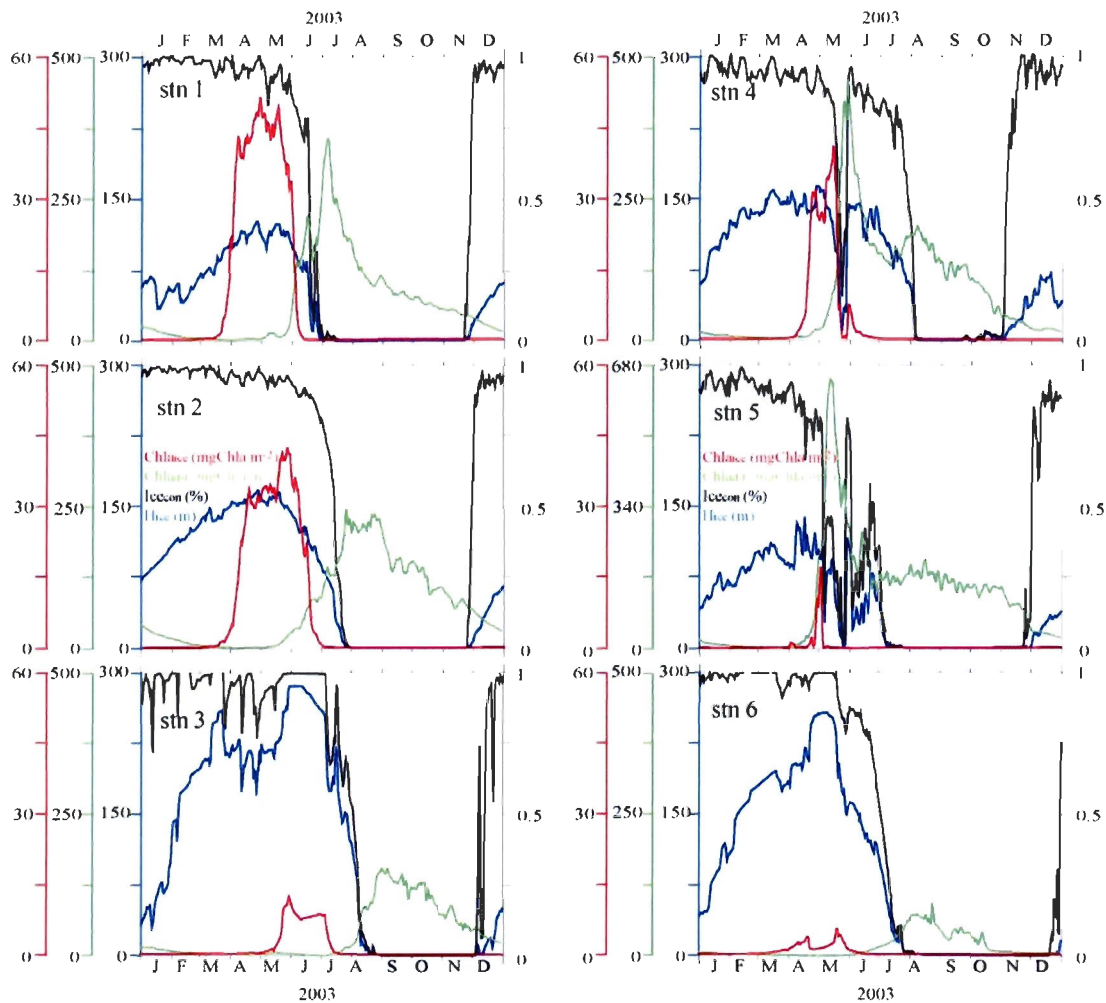


Figure 6: Annual cycle (in 2003) for sea ice coverage (Icecon, black line), sea ice thickness (Hice, blue line), ice algal Chla biomass (Chla, red line) and planktonic Chla biomass (Chlad-f, green line, integrated over the first 80 m of the water column) for: western Hudson Bay (Stn 1); central Hudson Bay (Stn 2); eastern Hudson Bay (stn 3); southern Foxe Basin (Stn 4); western Hudson Strait (Stn 5) and James Bay (stn 6).

3.4. Sub-regional variability of the regime of planktonic primary production

Unlike the ice-algal bloom, the phytoplankton bloom intensity is more dependent on local hydrodynamics, freshwater associated turbidity and nutrient conditions. Synoptic views of the time evolution (March to October) for depth integrated (0-80 m) phytoplankton (Chla, Fig. 7) and resulting primary production rates (0-80 m depth integrated, Fig. 8) allow identification of several planktonic production regimes at the sub-regional scale. The plots first show an early and long lasting bloom over the whole Hudson Strait and Ungava Bay. These areas are characterized by strong tidal mixing (e.g., Drinkwater and Jones, 1987; Saucier et al., 2004), and hence high nutrient availability even in summer. Depth-integrated Chla concentrations reach over 400 mg m^{-2} (and locally 600 mg m^{-2}) during the main bloom and remain near or over $200 \text{ mg Chla m}^{-2}$ until late summer/early autumn in a large part of the Strait. Phytoplankton production then progressively extends to western Foxe Basin and to a lesser extent to western Hudson Bay in June. At that time, the Chla biomass ranges from ca. $200\text{-}300 \text{ mg m}^{-2}$ in western most Hudson Bay and Foxe Basin to very low value (less than $20 \text{ mg Chla m}^{-2}$) in the eastern still ice-covered areas. Afterward, the production progresses easterly, following the ice retreat, with bloom like values ($> 100 \text{ mg Chla m}^{-2}$) appearing only in September in eastern Hudson Bay. The importance of the ice retreat on the early phytoplankton bloom in the Arctic region was also previously investigated by Heide-Jørgensen et al. (2007), showing how freshwater release from sea ice melt increases the stratification of the water column at the ice edge, allowing the phytoplanktonic cells to remain in the upper water column where light is available and nutrient sufficient (at least at this time) to increase their growth rates. Simulated primary production ranges from ca. $1000\text{-}1500 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ in Hudson Strait to ca. $300\text{-}600 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ over most parts of the Bay during the bloom.

In summer (July-September), the maxima in phytoplankton biomass and production ($> 400 \text{ mg Chla m}^{-2}$, $1.2 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) are observed in southeastern Foxe Basin and Hudson Strait.

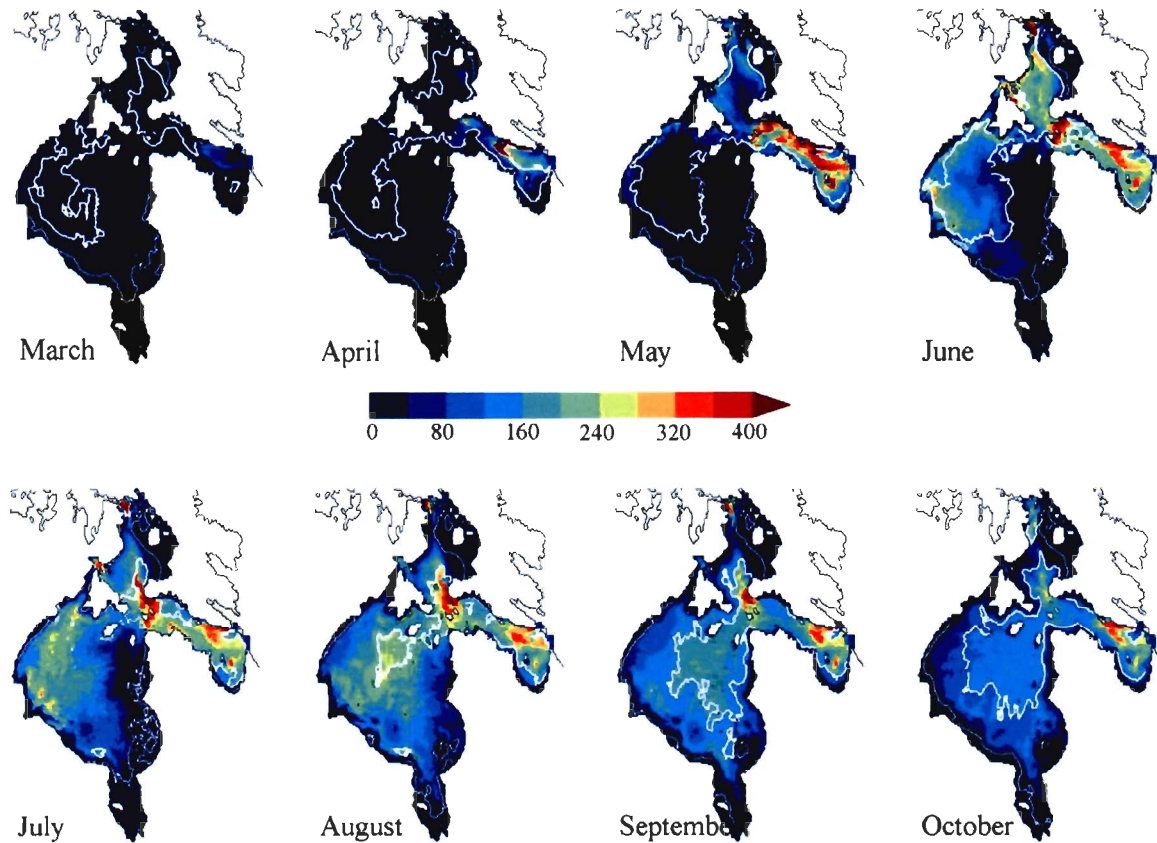


Figure 7: Monthly averaged total chlorophyll a concentration integrated over the upper 80 m of the water column (mg m^{-2}) from March to October 2003. The relative contribution of diatoms to total chlorophyll a biomass averaged over the upper 80 m of the water column overlaid each graph (value of 0.9, thick white line; value of 0.5 thin white line).

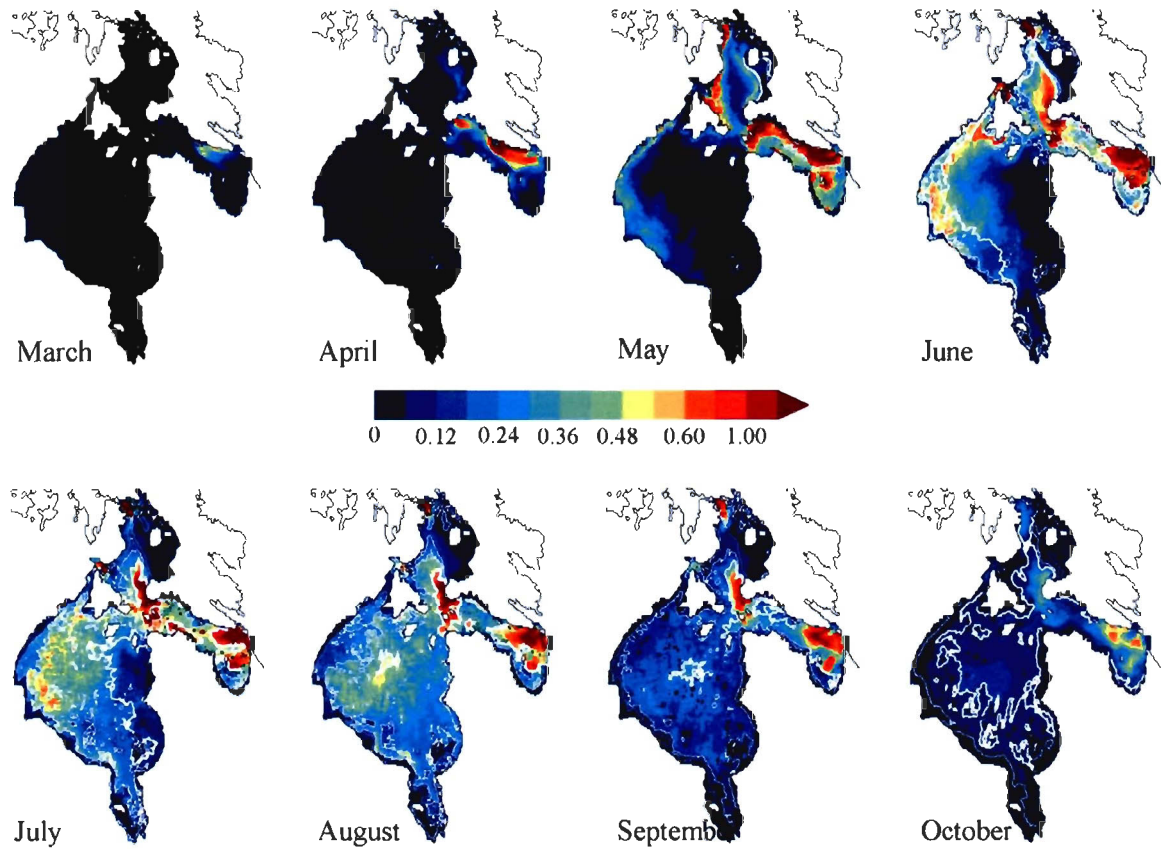


Figure 8: Monthly averaged phytoplankton production (integrated over the upper 80 m of the water column, $\text{g C m}^{-2} \text{d}^{-1}$) from March to October 2003. The f-ratio (i.e. the ratio of new production to total primary production) overlaid each graph (value of 0.1, thin white line; value of 0.5 medium white line; value of 0.9 thick white line).

Sustained primary production at the eastern end of Hudson Strait is due mainly to a continuous nutrient inflow at the boundary south of Frobisher Bay and should be accepted with caution, i.e., as a possibly biased boundary effect and will be discussed later (section 3.5). A similar doubtful boundary effect can be seen near Hecla and Fury Strait, north of Foxe Basin. Both are nevertheless of limited spatial range; the sustained high summer production at the western end of Hudson Strait and southeast end of Foxe Basin is more likely due to the local hydrodynamics mainly driven by tidal mixing. Western and central Hudson Bay show lower but sustained productivity, with biomass and production up to $280 \text{ mg Chla m}^{-2}$ and $600 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, respectively, rapidly decreasing in September. Figure 9 shows the influence of local hydrodynamics on primary production and phytoplankton biomass in the central Hudson Bay (left panel) and the western Hudson Strait. The strong summer haline stratification (upper panel) in Hudson Bay induces a rapid deepening of the nitracline and associated deep chlorophyll maximum (DCM) in July (following a weak surface bloom), reaching about 60 m in August. The associated primary production also occurs at depth (below 30 m) during most of the summer but remains low (between $6\text{-}16 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$). On the contrary, in the Hudson Strait (right panel), the strong mixing allows a continuous nutrient replenishment in upper water layers. The Chla biomass is then mostly distributed in the first 20 to 30 m of the water column, with highest values reaching $8\text{-}9 \text{ mg Chla m}^{-3}$. Both physical and biological variables show marked oscillations and, particularly for Chla, up to twenty meters variations in the depth of the DCM (between 20 and 40 m) and increased mixing at depth (down to 200 m), following the neap to spring tidal cycle. Primary production is far greater (up to $100 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$) and occurs closer to the surface (above 30 m), a pattern that is consistent with a regular supply of nutrient in the upper sunlit water column.

The lowest summer primary production is simulated in eastern Hudson Bay and James Bay (not exceeding $100 \text{ to } 200 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, Fig. 8) due to an even greater stratification of the upper layer, following late ice melting and, for the most eastern part, freshwater runoff from numerous major rivers (e.g., St.-Laurent et al., 2010). River waters from these areas are known to contain high concentrations of CDOM (Granskog et al.,

2007) resulting in increased turbidity (Fig. 10a) that directly influences the light attenuation coefficient with a consequent decrease in euphotic depth (varying from 5 to 40 meters, data not shown). In addition low nutrient concentrations in the rivers surrounding Hudson Bay ($< 2 \text{ mmol m}^{-3}$, e.g., Ingram et al. 1989; Hudon et al. 1996) further limit nutrient availability in these areas that rarely exceed $0.8 \text{ mmol N m}^{-3}$ on average over the top 50 meters of the water column in April (Fig. 10b), hence providing a small early nutrient pool available for the spring bloom. This range of simulated summer primary production is consistent with recent observations made in 2004-2006 as part of the MERICA program (Ferland et al., 2010) that show depth-integrated values of ca. $1\text{-}3 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ in the Hudson Strait and $50\text{-}400 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ in Hudson Bay.

The northeastern Foxe Basin is another particular area where very low production and biomass values are simulated while it is poorly influenced (or not at all) by freshwater runoff. In this case, the limiting factor is the very shallow (less than 50 m) extended shelf (see Fig. 1) on which surface waters cannot benefit from mixing with deep, nutrient-rich waters. These waters are in contact with the benthic compartment supplying remineralized material, contributing to this benthic-pelagic coupling (Renaud et al., 2007). Lateral nutrient transport is also limited, as the global cyclonic surface circulation only little flows slightly on the shelf and carries still nutrient impoverished surface water in summer. In addition, this area shows the longest lasting ice cover with significant ice thickness (1 m and more) and concentration (frequently exceeding 50 %) in July.

These lowest productive areas (i.e. southeastern Hudson Bay and northeastern Foxe Basin) also show the lowest ratio of diatom's related Chla to total Chla (40 to 10%, Fig. 7) and lowest f -ratio (< 0.5 , Fig. 8), indicating that the primary production regime is dominated by regeneration processes. By contrast, in the largest part of the Bay, the Hudson Strait and the western Foxe Basin, most of the phytoplankton biomass is composed of large cells ($> 80 \%$), i.e. diatoms, even if small phytoplankton cells dominate the upper impoverished surface waters.

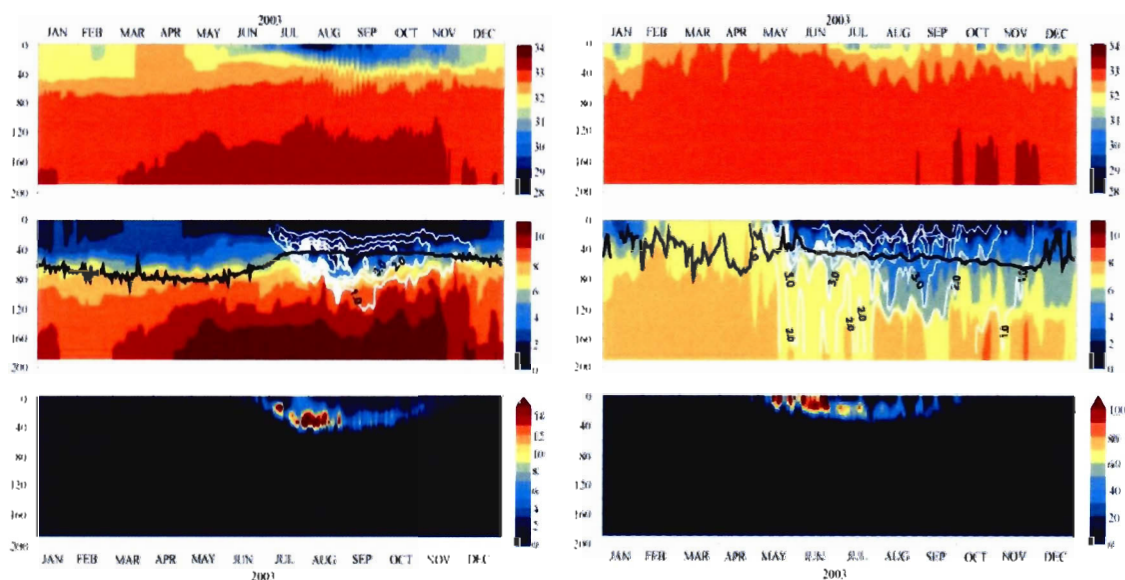


Figure 9: Annual cycle at Stns 2 in central Hudson Bay (left panel) and 5 in western Hudson Strait (right panel) during 2003 (see Fig. 1 for the location of the stations). From top to bottom: salinity (psu); dissolved inorganic nitrogen (DIN = nitrate + ammonium, color shade, mmol N m^{-3}) with total chlorophyll a biomass (white contour overlaid, mg m^{-3}) and the depth of the euphotic zone (black line); and total phytoplankton production ($\text{mg C m}^{-3} \text{d}^{-1}$).

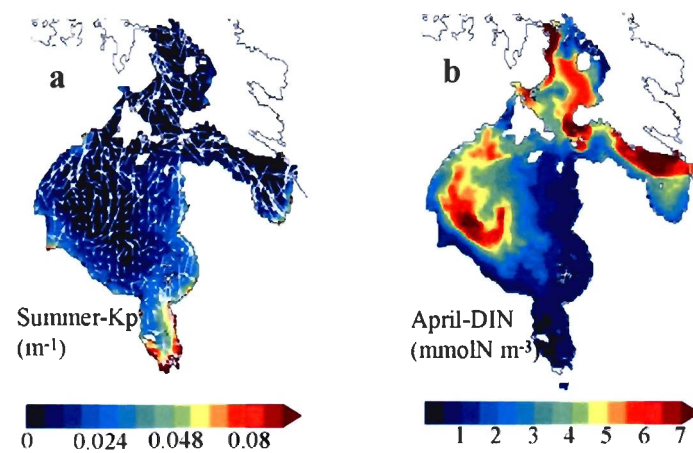


Figure 10: a) Averaged light attenuation coefficient due to CDOM absorption (k_p) during April-July (with overlaid mean surface currents; $m s^{-1}$) and b) averaged dissolved inorganic nitrogen (DIN = nitrate + ammonium) concentration in the upper 50 m of the water column during April.

3.5. Associated secondary production and carbon fluxes

Figure 11 shows total zooplankton biomass, overlaid (white 0.9 and black 0.5 lines) with the ratio of mesozooplankton to total zooplankton biomass. The depth-integrated (over the first 80 m of the water column) mesozooplankton biomass generally follows that of diatoms. However, the early biomass accumulation is delayed by a month compared with phytoplankton. Maximum biomass occurs in Hudson Strait as early as June ($> 4 \text{ g C m}^{-2}$), then persists until September. Zooplankton production and biomass accumulation continue to progress from west to central Hudson Bay between July and September. A west-east gradient is clearly outlined with zooplankton biomass ranging from 1 to 3-4 g C m^{-2} in western Hudson Bay, whereas it does not exceed 2 g C m^{-2} in the eastern part of the Bay in August-September, lower values being found at the eastern end of Hudson Bay and James Bay. Maximum biomass in Foxe Basin is found during the same period ($> 3.5 \text{ g C m}^{-2}$). The same range of values was observed by Harvey et al. (2001), varying from 0.3 to 1.5 g C m^{-2} in the southeast to northeast Hudson Bay, and sometimes exceeding 3 g C m^{-2} in Hudson Strait. The ratio of mesozooplankton to total zooplankton biomass (contour on Fig. 11) shows lower values in the coastal zone, hence a prominence of microzooplankton, mainly following the small phytoplankton distribution and associated regenerated production regime, except in August and September where microzooplankton biomass reached 20 to 40 % of the zooplankton biomass in central Hudson Bay (corresponding to 1-2 g C m^{-2}). The weak biomass observed in James Bay is mainly comprised (80-100 %) of microzooplankton.

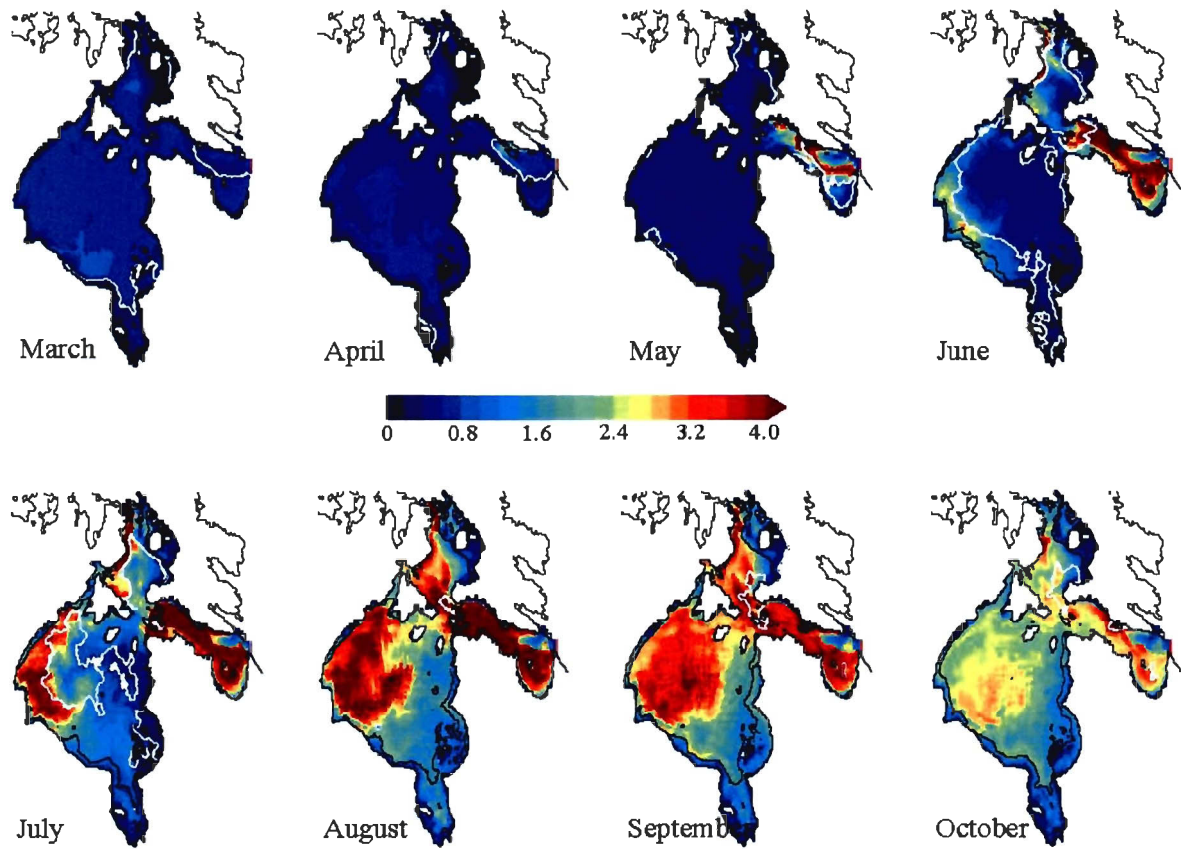


Figure 11: Monthly averaged total zooplankton biomass (integrated over the upper 80 m of the water column, mg C m^{-2}) from March to October 2003. The relative mesozooplankton biomass to total zooplankton biomass overlaid each graph (value of 0.9, white line; value of 0.5, black line).

The trophic food web functioning (e.g., mortality, production of fecal pellets) produces particulate organic matter (POM) that then passes through the system, in part regenerated (through PON fragmentation toward DON and further ammonification), in part exported to depth and down to the bottom through sedimentation. The exported material (from both sea ice and the planktonic food web) provides a critical food source for the Arctic benthic meiofauna (Renaud et al., 2007; Sun et al., 2009), with a slight preference for ice algal food supply when available. Figure 12 shows the POM vertical dynamics throughout the production season, for a transect situated across the middle of Hudson Bay (see Fig. 1). This transect was chosen with reference to short-term-drifting vertical fluxes measurements made recently in Hudson Bay (Lapoussière et al., 2009). The early concentrations of POM observed in the western Hudson Bay in April result mainly from the release of ice algae and associated fauna subsequent to ice melting (see Sibert et al., chap 2). From May, the water column derived POM increased in the upper water column, following the early spring planktonic bloom, first in the western part of the bay then covering the central and the eastern part of the bay from July to September. Maximum POM concentrations are observed in July (up to 40 mg C m^{-3}), which are subsequently exported to depth, until the end of the year. Nevertheless, Fig. 12 shows that POM reaches the sediment from June in the shallower western Hudson Bay but only in September-October in eastern Hudson Bay. Recalling Eq. 15 in Table 3, carbon fluxes associated to these concentrations vary strongly, ranging from less than 1 to over $170 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$.

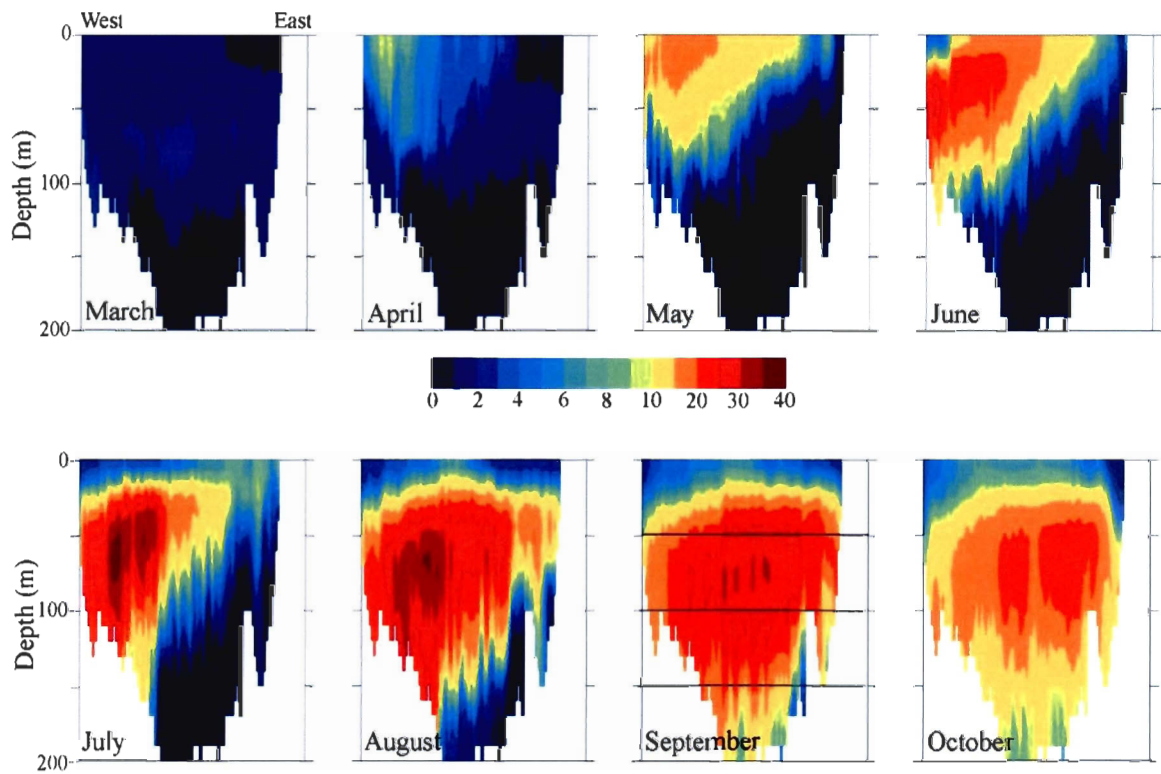


Figure 12: Monthly averaged total particulate organic matter (sea ice + pelagic POC, mg C m^{-3}), along a longitudinal transect in northern Hudson Bay from March to October 2003 (see black line in Fig. 1). In September, black lines indicate depths of 50, 100 and 150 m (see Results-discussion section).

Lapoussière et al. (2009) measured carbon fluxes in September at 50, 100 and 150 m ranging from 37.7 to 71 mg C m⁻² d⁻¹ in Hudson Bay and up to 76.8 mg C m⁻² d⁻¹ in Hudson Strait, without any significant regional gradient between eastern and western Hudson Bay, except for the composition of the sedimenting material. Simulated POM concentrations in September are relatively homogeneous at depths between 50 and 100 m, ranging from ca. 20 to 25 mg C m⁻³, giving a POC flux between 50 and 80 mg C m⁻² d⁻¹, which fits well the range of values given by Lapoussière et al. (2009). POM concentrations are slightly lower at 150 m, ca. 15-20 mg C m⁻³ implying slightly lower POC fluxes (28-50 mg C m⁻² d⁻¹), a tendency also pointed out in Lapoussière et al. (2009).

The annual budget of primary and secondary production and sediment deposition of POM (expressed in carbon units) are summarized in Fig. 13. The simulated yearly-integrated primary production (including ice alga production) are ca. 80-160 g C m⁻² y⁻¹ over Hudson Strait (excluding the highest eastern values that may be affected by some boundary bias) and two times lower in the western part of Hudson Bay (50-80 g C m⁻² y⁻¹). The lowest yearly-integrated primary production rates (10 to 40 g C m⁻² y⁻¹) are simulated close to the shore, in the southeastern Hudson Bay and northeast Foxe Basin. While probably resulting from the nitrate boundary conditions, the very high yearly-integrated primary production simulated at the eastern end of Hudson Strait (250-300 g C m⁻² y⁻¹) and, to a lesser extent, in the northwestern Foxe Basin (up to 200 g C m⁻² y⁻¹) are still in the range of highest regional estimates for the whole Arctic compiled by Sakshaug (2004). Previous studies (Sutcliffe et al. 1983; Irwin et al., 1988; Drinkwater and Harding, 2001) showed high nutrient output from Hudson Strait (up to 6 μM averaged over the first 50 meters of the water column) over the Labrador shelf, supporting the hypothesis of high nutrient availability in this area. Likewise, water inputs from Hecla and Fury Strait should carry relatively high nutrient concentrations (5-10 mmol m⁻³, Tremblay J. E., U. Laval, pers. comm.) in the northwestern Foxe Basin. Both areas are characterized by moderate ice cover and, above all, early opening of the ice, due to local circulation and/or wind driven transport of sea ice (e.g., Saucier et al., 2004; Sibert et al., 2010), hence optimal conditions for planktonic production such as those encountered in polynya (e.g., Sakshaug, 2004).

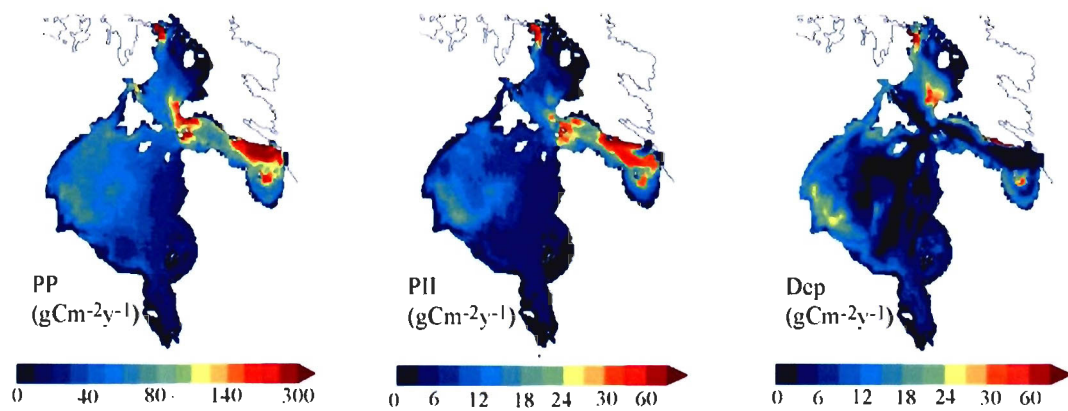


Figure 13: Simulated 2003 annual total primary production (PP; left panel, integrated over the upper 80 m of the water column) and secondary production (PII; middle panel, integrated over the depth of the water column) and deposition rate of particulate organic carbon (POC) to the seafloor (Dep; right panel) at the end of the simulation in December 2003.

The yearly-integrated secondary production closely follows primary production, with values that are on average four to five times lower, with maximum values ranging from 5-20 g C m⁻² y⁻¹ in Hudson Bay to 30-60 g C m⁻² y⁻¹ in Hudson Strait. Estimates of measured secondary production pose several difficulties (e.g., Runge et al., 2005) and are scarce, particularly in polar environments. Taking into account that mesozooplankton makes up two third of the secondary production on the mean (see section 3.1), the values for Hudson Bay fall in the range of the few estimates of yearly secondary production given in Sakshaug (2004) for Arctic seas. Simulated values for Hudson Strait are out of this range but not too far and in accordance (as for other areas) with the generally observed 20-30 % ratio of secondary vs primary production (Legendre et al., 1999), giving some confidence to these estimates.

By contrast, sediment deposition of POM is markedly uncoupled with primary production, particularly in Hudson Strait where POM accumulation in sediment is, on average, less than 14 % relative to the mean primary production (14 g C m⁻² y⁻¹ vs. ca. 100-160 g C m⁻² y⁻¹ when excluding the eastern Hudson Strait) and even less than 5 % over its deeper part. In contrast, the annual deposition in Hudson Bay represents on average 30 % of the total primary production, but still showing some spatial decoupling with the area of higher primary production. Sediment trapping of POM in Hudson Bay ranges from less than 3 to ca. 27 g C m⁻² y⁻¹ with higher values associated with shallow (< 150 m) areas and not always with high primary production ones. This preferential sediment deposition in shallow areas results from coupled advective and bathymetric effects affecting the residence time of POM in the water column, i.e., the ratio of total depth to sedimentation rate, which in turn depends on POM concentration (through an aggregation like quadratic formulation). Dilution of the subsurface produced POM over the whole water column in deeper areas increases its residence time while less productive shallow areas are preferentially fuelled via advective transport from neighboring higher production areas. Similarly, a high patch of sediment trapping is simulated in Foxe Basin, north of the high primary production area linking Hudson Strait and Foxe Basin, signating an active northward transport of POM from the deep Hudson Strait to the shallower Foxe Basin,

substantially reducing residence time and thus favoring sediment deposition. This coupled advective/bathymetric effect explains the great local variability of the sedimentation to production ratio ranging then from 5 to 80 % in extreme cases, southwestern Hudson Strait, east of Belcher Islands and northern Foxe basin, the two latter being however low production areas.

While the simulated sediment deposition rates seem realistic in terms of carbon, high values in shallow areas poses a problem in term of nitrogen cycling. Indeed, it has been noted previously (section 3.2) that the simulation tends to progressively impoverish the nitrate stock at depth in the shallower eastern and western Hudson Strait (see Fig. 4). Recalling here that all variables are first simulated in nitrogen units, then converted to Chla or carbon units when necessary, a close examination of the nitrogen budget showed that 92% of the dissolved inorganic nitrogen deficiency in Hudson Strait at the end of the simulation is explained by sediment deposit of POM (also expressed in nitrogen units). The deep Hudson Strait is less affected due to longer residence times allowing more nitrogen regeneration from PON and regular DIN inputs from the Labrador Sea. This finding points out a need to better resolve nitrogen regeneration at depth in the model, a task that would require sensitivity simulations regarding the PON fragmentation, DON remineralization and nitrification parameters. Unfortunately, we do not have field data for evaluation (PON, DON and NH_4 concentrations) or experimental data (parameters of regeneration processes) to constrain such a sensitivity analysis. In addition, this would imply dissociating POC and PON in order to keep carbon flux estimates as close to the present, likely realistic values. Except for nitrification, which was added in the present version, the regeneration-related parameters have been taken from Le Fouest et al. (2005, references therein) which seem to work well in the Gulf of St. Lawrence. The Gulf of St. Lawrence bathymetry is characterized by the deep (300 m) Laurentian Channel that extends over most of the region, hence creating favorable conditions for long residence time of POM and subsequent nitrogen remineralization. This suggests that, in addition to water column biogeochemical processes, sediment remineralization of PON may also be a significant component of nitrogen cycling in the shallow Hudson Bay.

CONCLUSIONS

With the help of advanced 3D coupled physical/biological modelling, this study is the first attempt to present and understand the timing and magnitudes of the sea ice and pelagic annual primary and secondary production as well as carbon export fluxes at depth in the whole Hudson Bay marine System forced by realistic atmospheric, hydrologic and oceanic variability. The simulation demonstrated the strong spatio-temporal variability of biogeochemical processes over the system in accordance, at least for the late summer period, with most recent observations (e.g. Harvey et al., 2006; Lapoussière et al., 2009; Ferland et al., 2010). This strong variability is shown to result from concomitant physical control of the sea ice cover duration and local hydrodynamics, leading to four different sub-systems of ice-alga and planktonic productions.

A first sub-system would be the western Hudson Bay, where the simulation identifies an unexpected region of relatively high production, as well for ice algae and for planktonic primary and secondary producers. This region is characterized by continuous thermodynamic sea-ice growth in winter and, at the same time wind-driven export of sea-ice that causes the formation of a latent heat polynya (e.g., Saucier et al., 2004). Close to this nearshore polynya-like situation, the thin to moderate ice cover combined with increased vertical mixing (due to wind- and increased surface density by continuous brine rejection) and, consequently relatively high nutrient availability, are ideal conditions for ice algal growth, explaining the high ice-algal production simulated in this area (Sibert et al., 2010). These specific environmental conditions act in the same way to favour planktonic production leading to a situation similar to other polynya and surrounding areas in the Arctic ocean, e.g. the NOW and NEW polynyas, potentially sustaining high ice alga biomass-production (e.g., Michel et al., 2002; Ducklow and Yager, 2007; Sakshaug, 2004). The mean annual primary production is estimated there as ca. $80 \text{ g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$, to which ice alga contribute 20-25 % on average and locally up to 30-40 %.

In contrast, Hudson Strait is characterized by low ice-alga production (less than 5 % of the total yearly primary production) contrasting with the highest planktonic production (100 to > 200 g C m⁻² y⁻¹). Low ice alga production in Hudson Strait results from a shorter duration of ice cover (later freezing and earlier melting), hence a reduced “optimal window” as defined in Sibert et al. (2010), impeding a complete development of the late spring ice alga bloom. The annual ice alga primary production in the Hudson Strait is then most comparable with those encountered in the Arctic Norwegian fjords (Dobrzyn and Tatur, 2003) or at lower latitudes such as in the St. Lawrence Gulf (Dunbar, 1973), where the ice alga standing crops are generally lower than those found in arctic and sub-arctic areas, due to a much shorter period of ice coverage and an early melt of a thin ice cover. By contrast, this earlier and more rapid ice melting favors an early emergence of phytoplankton production (as of May) that is continuously sustained by tidal mixing all along an extended ice-free season (until November). Similar to that simulated for the Hudson Strait, higher primary production in the Arctic is observed in areas combining a long ice-free season and dynamic nutrient replenishment of the euphotic layer (Sakshaug, 2004, and references therein).

The third sub-system is found in the southeastern part of Hudson Bay, the area most influenced by river runoff resulting from low nutrient concentrations in rivers flows (e.g., Hudon et al., 1996) combined with higher stratification (low mixing), increased turbidity due to the high load of chromophoric dissolved organic carbon (e.g., Granskog et al., 2007) and long-lasting ice cover due to the continuous accumulation of ice due to the general cyclonic circulation and eastward wind-driven circulation prevailing throughout wintertime (e.g., Saucier et al., 2004). Low ice alga production has been suggested by Sibert et al. (2010) in southeastern Hudson Bay and is confirmed here concomitantly with a low planktonic production. The behavior of this sub-system also suggest changes in the simulated trophic food web, shifting from an herbivorous dominated food web in Hudson Strait and western Hudson Bay to a microbial dominated food web in nearshore areas of Hudson Bay and James Bay. Low productivity and microbial dominated communities are

typical of other estuarine sub-Arctic systems such as the Baltic Sea (Schiewer and Jost, 1991; Uitto et al., 1997).

Foxe Basin is perhaps the most complex area showing : 1) a very localized latent polynya like situation (e.g., Sibert et al., 2010), sustained by rich nutrient waters of Pacific-origin flowing through Fury and Hecla Strait, hence potentially high production; 2) an extended shallow shelf, low nutrient and longer-lasting ice cover in the northeast, a dramatically unproductive part; and 3) a southern area with marked vertical mixing (due to tides and deep water formation, e.g., Desfossez et al., 2008), but a longer-lasting ice cover than in Hudson Strait, hence low to moderate production that tends to increase eastward when approaching the Hudson Strait. In this latter case, environmental conditions and the simulated production are likely most similar to northern Arctic situations as found in the Beaufort Sea (Lavoie et al., 2008). No observations are available to validate these various situations but the general consistency of the whole simulation (i.e., over other areas) makes Foxe Basin an area that should merit more attention in the future.

A last important point that emerges from the simulation is the coupling/uncoupling between planktonic production and sediment deposition of the associated POM (and to a lesser extent between sea ice production and ice associated POM deposition). Because simulated sinking carbon fluxes are close to recent observations made in the Hudson Bay (Lapoussière et al., 2009; C. Lalande, U. Laval pers. comm.), the continuous patterns of bottom accumulation of POM computed by the model allows the realistic integration of the effects of various processes affecting carbon export on an annual basis. The resulting yearly sediment accumulation ranges from less than $5 \text{ g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ to over $60 \text{ g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$, varying over small spatial scales, with higher accumulation on the shallow westernmost shelf of Hudson bay, south of Southampton Island, southeastern Foxe Basin and Ungava Bay, and not always closely associated with high production areas (Hudson Strait, northwestern Hudson Bay). A close coupling between pelagic and sympagic production and increasing food availability for benthic populations has been shown previously for many shallow Arctic regions (Ambrose and Renaud, 1995, 1997; Dunton et al., 2005). Preferential

sediment deposition on shallow shelves modulated by advective transport and leading to marked spatial uncoupling between planktonic production and sediment deposition, has been similarly suggested for other Arctic regions (Feder et al. 1994; Grebmeier and Barry, 1991; Dunton et al., 2005).

While probably realistic when expressed in terms of carbon, the sediment deposition of POM seems less realistic in terms of nitrogen, leading to a progressive impoverishment of nitrogen in deep waters of the shallow Hudson Bay. This stresses the need for the continuous refinement of the model, mainly regarding nutrient regeneration, but also regarding the Chl_a:C ratio, which is a critical parameter affecting both the simulated phytoplankton growth rate capacity and validation of results. Another direction would be to increase the ecosystem functional diversity which is over simplified in the NPZD model used here. In the case of Hudson Bay, the presence of the chaetognath (*Sagitta elegans*) mainly in the southeastern part (Harvey et al., 2001; Harvey et al., 2006; Lapoussiere et al., 2009), is potentially important, contributing as much as 7 % of the total zooplankton abundance. As a carnivorous species, it can play an important role in the trophic food web (Søreide et al., 2006), grazing on mesozooplankton (mainly copepods) and being then able to modify local biological dynamics. This model provides a basis to address these outstanding issues in the future as new knowledge emerges from the MERICA and ArcticNet programs.

ACKNOWLEDGEMENTS

This study has benefited from Fisheries and Oceans Canada (B. Zakardjian, Academic Grant), the Natural Sciences and Engineering Research Council (F.J. Saucier, Discovery Grant) and ISMER Scholarship Program grants. ArcticNet and Québec Ocean also provided travel awards and a complementary scholarship to V. Sibert, which helped to

complete this study. We thank the MERICA research team from Fisheries and Oceans Canada for providing data, and Deirdre Brero for linguistic revisions of the manuscript. Finally, we hope this study will honour the memory of F.J. Saucier, who died in 2008. He was one of the pioneers in numerical investigation of the Hudson Bay System, and was also scientifically and personally involved in the present study as supervisor.

CHAPITRE IV

ARTICLE 3

**ÉTUDE DE SENSIBILITÉ DES PRODUCTIONS GLACIELLE ET PÉLAGIQUE
DU SYSTÈME DE LA BAIE D'HUDSON À L'AUGMENTATION DES
TEMPÉRATURES DE L'AIR AU MOYEN D'UN MODÈLE COUPLÉ 3D BIO-
PHYSIQUE**

Résumé

Les récents changements du climat et les signes de diminution du couvert de glace, ainsi qu'un retard (en automne) dans la prise et une avance (au printemps) dans la fonte du couvert de glace, dans le système de la baie d'Hudson (HBS) ont conduit à une intensification des recherches au cours de la dernière décennie. Les conséquences de ces effets du réchauffement sur le cycle du carbone dans ces environnements sensibles restent toutefois encore peu connues. Un modèle de production glacielle et pélagique couplé à un modèle 3D physique glace de mer – océan récemment développé pour le système de la baie d'Hudson (incluant la baie James, le détroit d'Hudson et le bassin de Foxe) est utilisé ici dans une étude de sensibilité à l'augmentation des températures de l'air, afin de comprendre les principaux effets des changements du climat (en particulier le couvert de glace) sur la dynamique de la production biologique et l'export de matière vers les sédiments dans le HBS. À moyen terme (un demi siècle selon les données de températures utilisées), le modèle indique une augmentation des productions primaires glacielle et pélagique moyennées à l'échelle du système (respectivement 20 et 8 % de plus pour la simulation avec un réchauffement des températures comparativement à une année « moyenne »). Toutefois, la forte variabilité du système met en évidence des zones sensibles à la perte des habitats de glace (dont le détroit d'Hudson) pour lesquelles les épaisseurs de glace déjà faibles pourraient ne plus soutenir la croissance des algues de glace avant la fonte printanière accélérée par les conditions atmosphériques plus chaudes.

La production secondaire est également amplifiée de façon générale sur l'ensemble du système, et suit les anomalies de production primaire tout en étant d'autant plus (moins) importante dans les zones de forte augmentation (diminution) de la production primaire. Cette intensification de la production biologique du système agit directement sur les flux de carbone vers le compartiment benthique. Ces derniers, plus intenses, répondent spatialement mais aussi temporellement à la dynamique de la production biologique du système et sont influencés par les processus de mélange.

INTRODUCTION

Les environnements polaires subissent actuellement des modifications importantes liées aux changements du climat. Parmi les conséquences les plus évidentes, on note une diminution de l'épaisseur du couvert de glace, une prise plus tardive et une fonte plus précoce de la glace (Stroeve et al., 2007; Comiso et al., 2008; Joly et al., 2010). Bien que difficiles à évaluer, ces changements agissent à plusieurs niveaux, modifiant la physique, la biogéochimie et l'écologie du bassin arctique – sub-arctique (Carmack et Wassmann, 2006). Ainsi, on associe souvent à la diminution importante du couvert de glace une perte d'habitats pour les espèces sympagiques (Moline et al., 2008), et une augmentation potentiellement importante de la production primaire pélagique (dépendamment de la disponibilité en sels nutritifs) du fait d'une plus grande fenêtre optimale de croissance (Smetacek et Nicol, 2005). La production primaire de glace, qui peut représenter jusqu'à 25 % de la production primaire totale dans certaines régions (Legendre et al., 1992), représente une fraction importante du matériel exporté tôt dans la saison vers le compartiment benthique (Renaud et al., 2007). Une diminution de cette production pourrait donc affecter le fonctionnement des écosystèmes polaires, évoluant d'un système à "couplage glacio-benthique" vers un système à dominance pélagique (Piepenburg, 2005). Pour certaines régions tout au moins, la diminution de l'épaisseur et de la durée du couvert de glace est donc susceptible d'avoir des conséquences importantes pour l'ensemble du réseau trophique marin.

Dans le système de la baie d'Hudson, le retard dans la prise et l'avancement de la période de fonte du couvert de glace (Gagnon et Gough, 2005b; Markus et al., 2009) sont les premiers signes observables du réchauffement. De plus, une étude récente de sensibilité d'un modèle 3D physique couplé glace de mer-océan du système de la baie d'Hudson (Saucier et al., 2004) à l'augmentation envisagée des températures par les modèles GCM a montré l'importance de la diminution du couvert de glace sur les processus hydrodynamiques du système (Joly et al., 2010). On sait d'autre part, grâce aux études antérieures et au récent développement d'un modèle 3D couplé bio-physique du HBS

(Chapitre 3 ; Sibert et al., soumis) que la variabilité spatio-temporelle des productions primaire et secondaire est forte, et répond aux contraintes physiques et environnementales du système (couvert de glace, stratification, mélange, bathymétrie). Cette réponse au premier ordre du modèle à la variabilité des conditions environnementales est un prérequis pour l'étude de la sensibilité de la composante biologique du système aux changements du climat.

Ce quatrième chapitre présente donc une première approche de sensibilité du modèle 3D couplé bio-physique au réchauffement climatique en s'appuyant sur le scénario de Joly et al. (2010). L'objectif est de comprendre et de quantifier l'impact potentiel de la diminution du couvert de glace et des conditions hydrodynamiques associées sur la production biologique et le cycle du carbone dans le système de la baie d'Hudson (HBS).

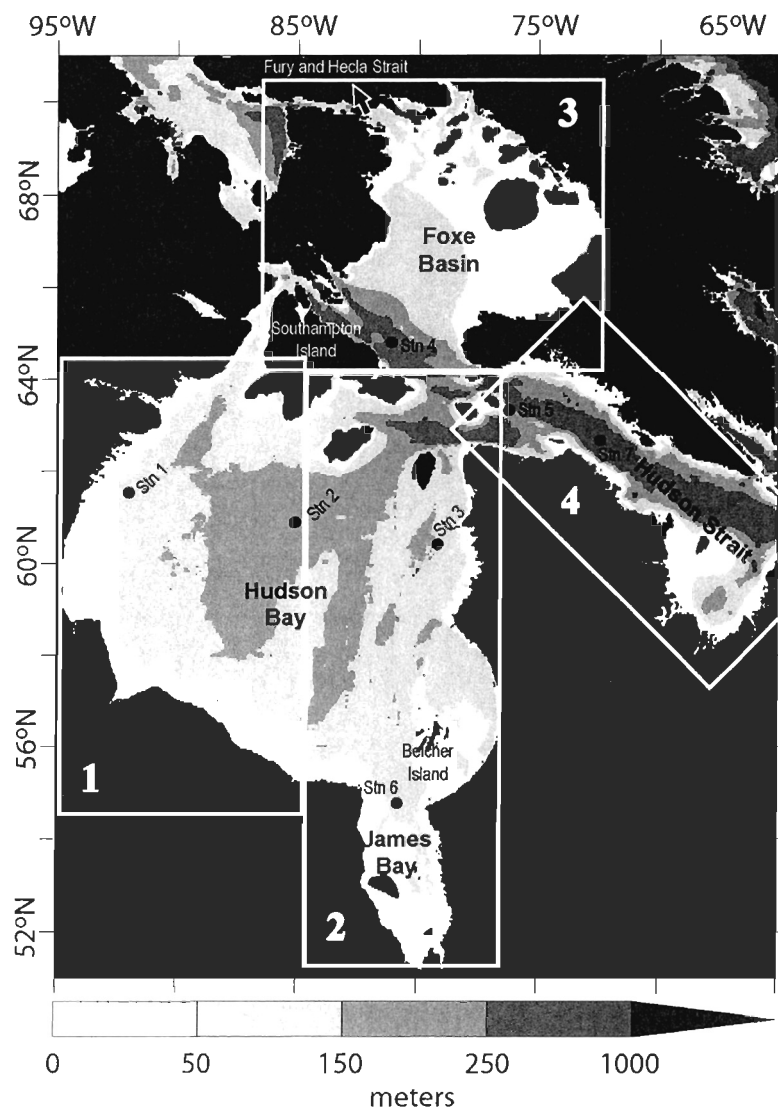


Figure 1 : Présentation du système de la baie d'Hudson avec sa bathymétrie (en mètres). Les rectangles blancs distinguent les 4 sous-systèmes tels que définis dans le chapitre 3 de cette thèse (Sibert et al., soumis) : l'ouest de la baie d'Hudson (1); l'est de la baie d'Hudson (2); le bassin de Foxe (3) et le détroit d'Hudson (4).

MÉTHODOLOGIE

La méthode utilisée repose sur une analyse comparative de la simulation présentée au chapitre précédent (qui sera par la suite nommée « simulation présente » ; Sibert et al., soumis) avec une simulation de réchauffement climatique (la « simulation chaude »). Le scénario climatique utilisé ici est basé sur l'étude récente de Joly et al. (2010), et tient compte d'une augmentation des températures de l'air sans autre modification des conditions atmosphériques (couvert nuageux, précipitations) ou hydrologiques (débit d'eau douce). Cette augmentation de température (ou anomalie) est basée sur le scénario IPCC SRES A2 et calculée comme la différence des moyennes mensuelles de températures entre les périodes 1961–1990 et 2041–2070 extraites du modèle climatique régional canadien. Cette anomalie mensuelle moyenne est ensuite ajoutée à la climatologie actuelle des températures (Joly et al., 2010), soit dans le cas présent l'année de simulation 2002–2003.

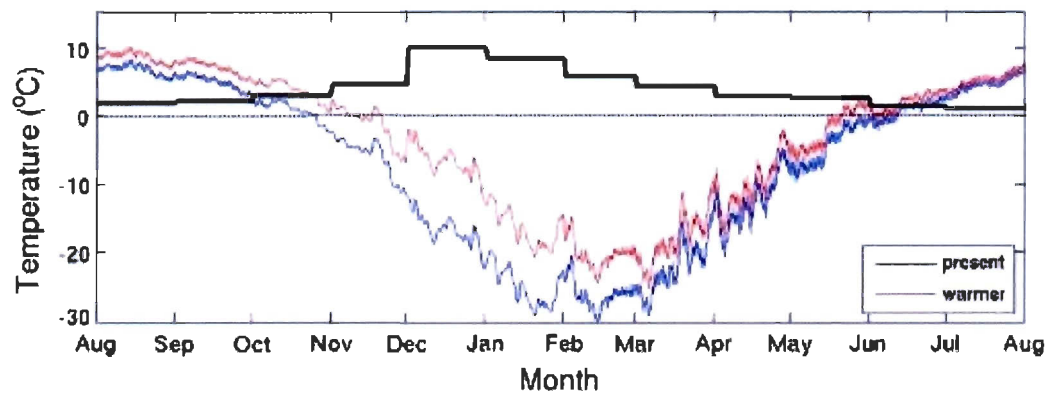


Figure 2 : Moyennes aux douze heures de la température de l'air pour la « simulation présente » (bleu) et pour la « simulation chaude » (rouge). L'anomalie de température appliquée à « simulation présente » est représentée par la ligne noire. Tirée de Joly et al. (2010).

Les principaux résultats de cette étude indiquent une augmentation des températures de l'air plus importante en hiver qu'en été (jusqu'à +10°C en décembre-janvier, Fig. 2). Cette augmentation des températures de l'air a un effet direct sur le couvert de glace. La prise en glace à l'automne et la fonte de la glace au printemps sont ainsi respectivement retardées et avancées d'environ 1 mois (Fig. 3) en moyenne pour l'ensemble du HBS.

À cette diminution de la durée du couvert de glace est associée une diminution globale du volume des glaces sur le système d'environ 31 % (Fig. 3) et de l'épaisseur moyenne du couvert de glace du système de près de 40 cm (les anomalies négatives d'épaisseur de glace les plus importantes étant respectivement observées dans le sud de la baie d'Hudson et dans le détroit d'Hudson ; Fig. 4). Ces changements dans les caractéristiques du couvert de glace sont également associés à une modification de la variabilité saisonnière dans la stratification de la colonne d'eau. Ces résultats moyennés englobent une importante variabilité spatio-temporelle à l'échelle du bassin, dont il sera question tout au long de cette étude.

Cette étude de Joly et al. (2010) considère un spin up (ou mise à l'équilibre) du modèle sur une période de 8 ans. Toutefois, la réaction immédiate du changement de température sur le couvert de glace étant bien représentée, nous nous sommes affranchis dans le cas de la présente étude de cette étape de spin up pour nous concentrer sur la réaction du modèle biologique aux changements d'épaisseur et de durée du couvert de glace. De même, nous prenons pour acquis que la période 2002-2003 considérée dans la simulation de référence (« simulation présente ») est représentative de la climatologie actuelle et sera donc assimilée à des conditions « non perturbées » du système.

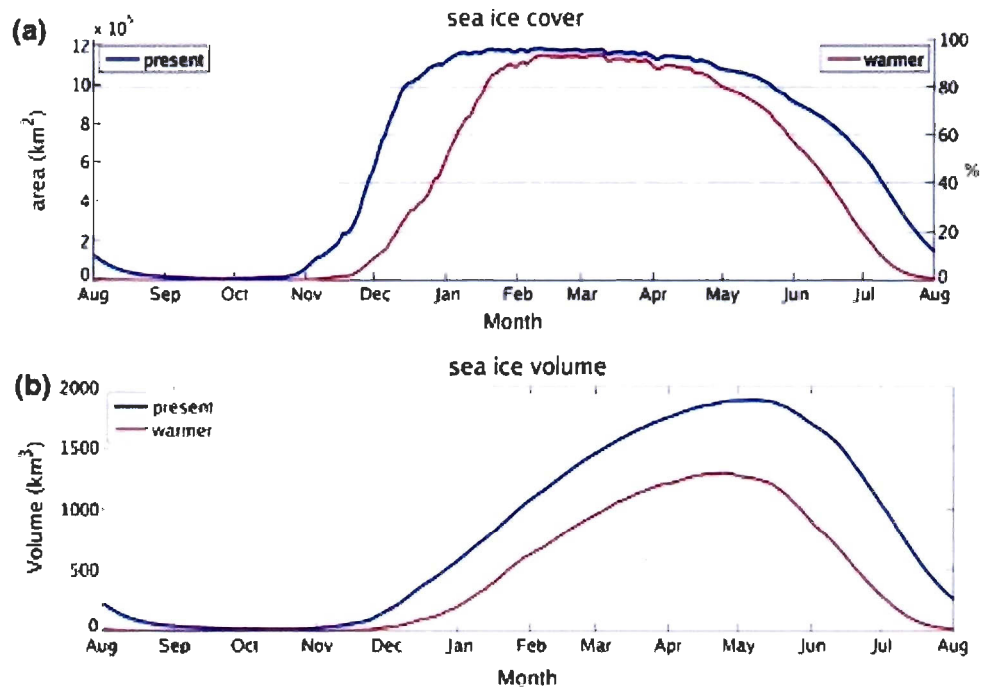


Figure 3 : Moyenne aux douze heures (a) de l'aire de couverture de glace (en km²) (l'axe de droite indique le pourcentage relatif de couverture de glace pour le domaine, en %) et (b) du volume de glace (en km³) pour la « simulation présente » (bleu) et pour la « simulation chaude » (rouge). Tirée de Joly et al. (2010).

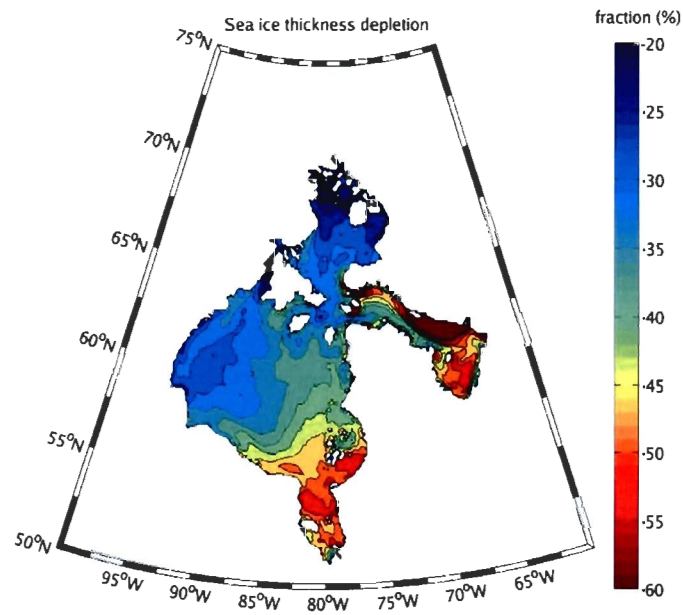


Figure 4: Anomalies (%) des épaisseurs de glace moyennées pour la période hivernale de janvier à avril entre la « simulation chaude » et la « simulation présente ». Tiré de Joly et al. (2010).

RÉSULTATS

3.1 Réponse moyenne du système au scénario de réchauffement climatique

Nous présentons dans un premier temps la dynamique moyenne des variables biophysique pour l'ensemble du système (fig. 5). Les épaisseurs moyennes du couvert de glace sont présentées sur le panneau (a) de la figure 5. Le couvert de glace est en moyenne moins épais de 40 cm et la fonte se produit 3 à 4 semaines plus tôt (début août au lieu de fin août) pour la « simulation chaude » (fig. 5 a, ligne rouge). Ces régimes moyens de glace sont similaires à ceux présentés dans la section précédente pour l'étude de Joly et al. (2010), mais sont issus de la présente simulation. La diminution moyenne du couvert de glace étant favorable à une meilleure pénétration de la lumière à la base de la glace, le bloom d'algues de glace commence ainsi plus tôt de quelques jours à une semaine, avec des valeurs maximales de production de $150 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ pour la « simulation chaude » au lieu de $100 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ environ pour la « simulation présente » (fig. 5b, ligne bleue). Toutefois, la fonte étant plus précoce, la fin du bloom est également avancée dans la « simulation chaude ». La fenêtre idéale de production est donc décalée plus tôt dans la saison, et s'accompagne d'une augmentation importante de la production des algues de glaces du fait d'une moindre limitation de l'éclairement en raison de la diminution de l'épaisseur du couvert de glace.

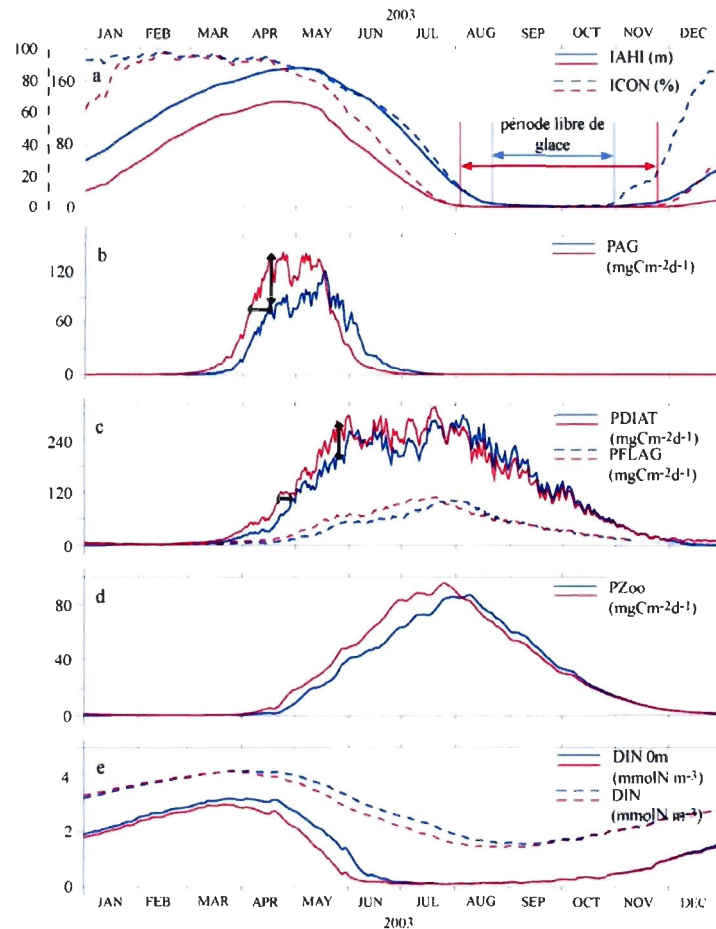


Figure 5 : Comparaison des variables physiques et biologiques moyennées pour l'ensemble de la baie entre la « simulation présente » (lignes bleues) et la « simulation chaude » (lignes rouges), avec de haut en bas : a) l'épaisseur (IAHI) et la concentration (ICON) de glace ; b) la production des algues de glace (PAG) ; c) la production primaire pélagique respectivement liée aux diatomées (PDIAT, lignes pleines) et aux flagellées (PFLAG, lignes pointillées), intégrée pour les 80 premiers mètres de la colonne d'eau ; d) la production secondaire totale (Pzoo, lignes pleines), intégrée pour les 80 premiers mètres de la colonne d'eau et e) l'azote inorganique dissous (nitrates + ammonium) en surface (lignes pleines) et moyenné pour les 80 premiers mètres de la colonne d'eau (lignes pointillées).

Entre la fonte plus précoce et la prise en glace plus tardive à l'automne, la période libre de glace augmente d'environ 7 semaines pour la « simulation chaude ». Le bloom de phytoplancton est favorisé par cette ouverture des glaces au printemps. La production est avancée de quelques jours en moyenne pour le système, associée dans un premier temps à une légère augmentation de la productivité (jusqu'à 100 et 30 $\text{mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ respectivement pour la production des diatomées et des flagellés). En revanche, les deux simulations convergent en fin de saison (octobre-décembre), période à laquelle le facteur limitant principal est la diminution de l'éclairement incident à l'approche de l'hiver arctique. La plus faible réponse moyenne du compartiment planctonique s'explique sans doute par une limitation plus marquée des sels nutritifs en été. Les algues de glace consomment le DIN plus efficacement dans la première couche de la colonne d'eau (fig. 5e, lignes pleines), qui sont donc plus rapidement épuisés pour la « simulation chaude », soit début juin, au lieu de fin juin dans la « simulation présente ». La moyenne des concentrations en azote inorganique dissous (DIN) pour les 80 premiers mètres de la colonne d'eau confirment l'utilisation plus tôt dans la saison des sels nutritifs dans le cas de la « simulation chaude » et la moindre disponibilité pour le phytoplancton.

La production moyenne du zooplancton suit la même tendance que la production primaire planctonique avec une réponse globalement plus forte (fig. 5d) dans la « simulation chaude » comparativement à la « simulation présente », avec une avance de quelques jours et des taux de production maximums de 95 $\text{g C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ au lieu de 80 $\text{g C m}^{-2} \text{d}^{-1}$.

Dans son ensemble, le comportement moyen de la composante planctonique du modèle dans le scénario « simulation chaude » ne diffère donc pas significativement du comportement du système tel que décrit dans le chapitre 3. Le système est généralement dominé par la production nouvelle, associée à des biomasses plus importantes des cellules phytoplanctoniques de grande taille (diatomées) comme producteurs primaires et au mésozooplancton pour les producteurs secondaires. En revanche, les régions côtières du sud-est de la baie sont dominées par la production régénérée (associée aux faibles

concentrations en sels nutritifs prédominantes dans ces régions), avec une dominance des petites cellules phytoplanctoniques (flagellés) et du microzooplancton.

Enfin, ce système est caractérisé par des maximums profonds de chlorophylle *a* en été (tout particulièrement dans la région du centre de la baie d'Hudson), qui se situent généralement entre 40 et 60 m de profondeur.

En moyenne, pour l'ensemble du HBS et pour l'année, on note une augmentation d'environ 22 % de la production des algues de glace, tandis que la production phytoplanctonique augmente d'environ 8 %, la production secondaire de 10 % et les valeurs de la trappe à sédiment (i.e. la zone de récupération de la matière qui sédimente) d'environ 11 % (Tableau 1). Cette réponse moyenne du système englobe cependant une forte variabilité spatiale des anomalies de production, elles-mêmes liées aux importantes variations des conditions environnementales (principalement le couvert de glace) dans chacun des sous-systèmes du HBS. Ainsi, le sous-système de l'est de la baie (2, Fig. 1) et du bassin de Foxe (3, Fig 1) présentent les anomalies de production les plus fortes avec une augmentation respective de 45 et 51 % de la production d'algues de glace comparativement à la « simulation présente » et une augmentation substantielle de l'ordre de 8 à 12 % de la production phytoplanctonique. En réponse à cette augmentation de la production primaire, la production secondaire augmente également de 12 à 13 % pour ces deux systèmes.

Malgré ces similitudes dans les anomalies annuelles de production, l'export de matière vers le compartiment benthique montre une différence importante entre ces deux sous-systèmes, avec une anomalie positive de près de 20 % pour le sous-système 2, contre 7 % seulement pour le sous-système 3. Les deux autres sous-systèmes (c.-à-d. l'ouest de la baie d'Hudson (1, Fig. 1) et le détroit d'Hudson (4, Fig 1)) présentent des anomalies pour l'ensemble des variables pélagiques assez semblables aux moyennes globales du HBS.

Les facteurs et processus impliqués dans cette forte variabilité des réponses (anomalies) sont analysés dans les sections suivantes pour les productions glacielle et pélagique ainsi que pour les flux de matière vers le benthos.

Tableau 1: Productions primaire glacielle et pélagique et production secondaire pour le HBS et pour les sous-systèmes (numérotés 1 à 4 selon la Fig. 1 pour l'ouest de la baie (1); l'est de la baie (2); le bassin de Foxe (3) et le détroit d'Hudson (4). Les anomalies des tests de sensibilités sont calculées selon la formule: $\Delta = [(\text{« simulation chaude »} - \text{« simulation actuelle »}) / \text{« simulation actuelle »}] * 100$.

	"simulation actuelle"					"simulation chaude"				
	sous-systèmes					sous-systèmes				
	HBS	1	2	3	4	HBS	1	2	3	4
Variables biologiques	gC m⁻² an⁻¹					Δ simulations - %				
Production primaire des algues de glace	5.6	10.5	2.9	3.9	2.4	22.6	17.1	51.2	45.8	-17.1
Production primaire du phytoplancton	47.3	42.6	25.2	58.7	103.1	8.3	7.3	12.7	8.4	7.5
Production secondaire zooplancton	11.6	10.7	5.9	14.7	24.8	10.5	7.4	12.3	12.9	10.0
Trappe à sédiment	13.5	16.9	7.0	17.8	14.2	11.1	11.6	19.9	7.3	8.2

3.2 Sensibilité de la production des algues de glace

Contre toute attente, et comme présenté dans la section 3.1 des résultats, la production glacielle montre une augmentation relativement importante dans la « simulation chaude » relativement à la « simulation présente ». Ce constat va à l'encontre d'une perte des habitats de glace attendue sous l'effet de l'augmentation des températures. Nous proposons dans cette section d'analyser plus en détails les processus impliqués dans ces changements de régimes de production à l'échelle du HBS. La figure 6 présente la production primaire des algues de glace respectivement pour la « simulation présente » (panneaux du haut) et pour la « simulation chaude » (panneaux du centre), ainsi que les anomalies entre les deux simulations (panneaux du bas). Il apparaît clairement que dans l'ouest de la baie, la production des algues de glace est avancée de plusieurs semaines. Les très fortes anomalies positives de production (panneaux du bas) tout au long de la saison sont autant le résultat du décalage temporel (avancement du bloom) que du changement de production locale en réponse à une diminution de l'épaisseur moyenne de la glace. L'effet est particulièrement marqué dans l'est de la baie d'Hudson et dans le bassin de Foxe (jusqu'à 300 %), où les glaces s'accumulent et où les épaisseurs sont de l'ordre de 2 à 3 m dans la simulation de référence (e.g., Sibert et al., 2010, soumis) alors qu'elles ne dépassent pas 1.5 m dans la « simulation chaude ». Les anomalies encore fortes observées en mai sont liées à l'augmentation des productions dans le sud et le sud-est pour la « simulation chaude », tandis qu'au nord de la baie, les anomalies sont négatives, probablement à cause de la fonte plus rapide du couvert de glace et à l'utilisation plus rapide des DIN dans la première couche de la colonne d'eau. Finalement, la production cessant plus tôt du fait de la fonte du couvert de glace plus précoce dans la « simulation chaude », le mois de juin est caractérisé par une diminution de la production des algues de glace dans tout le système comparativement à la « simulation présente », excepté dans l'extrême est de la baie et le nord du bassin de Foxe (où les glaces, suffisamment épaisses, soutiennent encore la production).

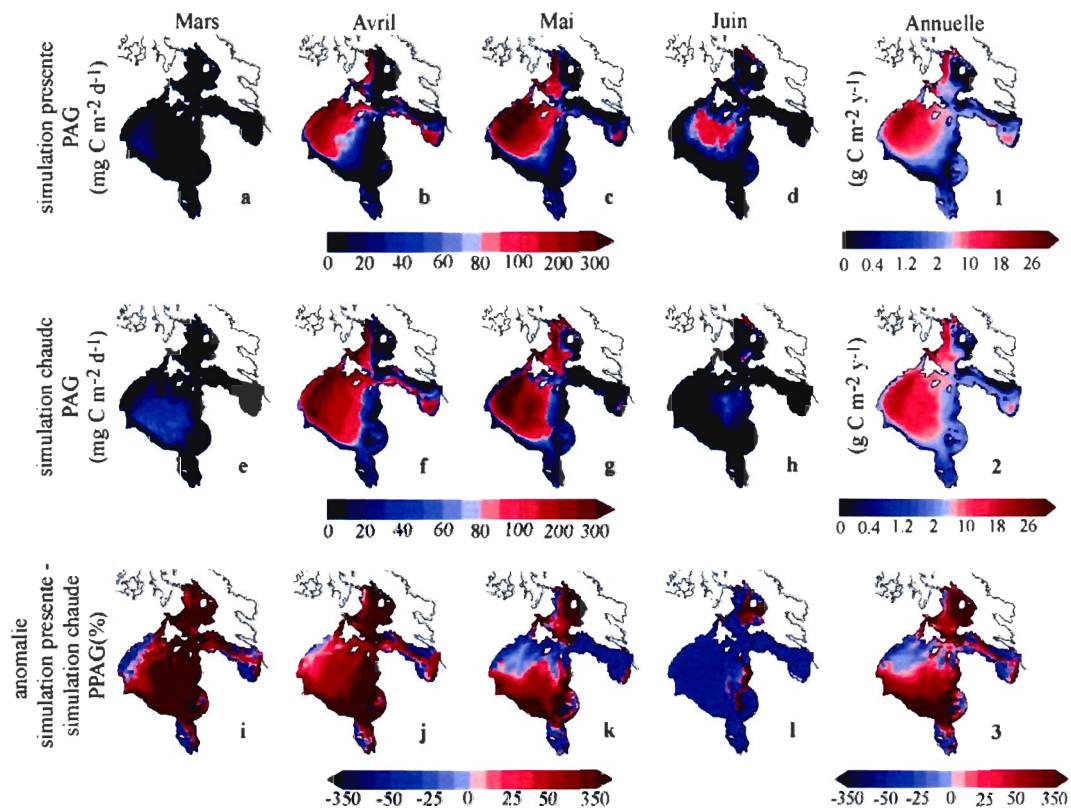


Figure 6 : Moyennes mensuelles de mars à juin de la production primaire des algues de glace (PAG) pour la « simulation présente » (Figs. a à d) et la « simulation chaude » (Figs. e à h). La différence entre les 2 simulations est présentée sur les figures i à l (l'anomalie est calculée selon : $\Delta = [(\text{« simulation chaude »} - \text{« simulation présente »}) / \text{« simulation présente »}] * 100$). Les figures 1,2 et 3 représentent respectivement les PAG annuelles pour la « simulation présente », la « simulation chaude » et l'anomalie annuelle de PAG.

Contrairement aux sous-systèmes 1,2 et 3, le sous-système du détroit d'Hudson, caractérisé par un faible couvert de glace, présente des anomalies généralement négatives de production d'algues de glace. La fonte plus précoce entraîne une réduction de la fenêtre optimale (Sibert et al., 2010) et le bloom n'a pas le temps de s'établir avant la libération des algues dans la colonne d'eau. C'est en fait la seule région qui rejoint les prévisions envisagées pour les environnements polaires dans le contexte du réchauffement climatique, soit une diminution importante de la production des algues de glace causé par la perte directe des habitats auxquels elles sont associées.

Finalement, les productions annuelles et les anomalies associées présentées sur la figure 6 (panneaux 1 à 3) montrent un bilan annuel très similaire à la production observée durant les mois d'avril - mai, avec une augmentation globale de la production des algues de glace dans le sud de la baie d'Hudson, le bassin de Foxe et une mince partie centrale du détroit d'Hudson.

Afin de mieux comprendre la dynamique locale de la production des algues de glace associée au changement du couvert de glace, des séries temporelles de biomasses d'algues de glace (Fig. 7) sont présentées pour des stations représentatives de chacun des sous-systèmes (Stns. 1 à 6).

Dans l'ouest de la baie d'Hudson (Stn. 1), il apparaît que la modification principale de la production des algues de glace est une réduction de la période de production (sur la fin du bloom). Parce que l'ouest de la baie est déjà caractérisé par un couvert de glace relativement mince et favorable à la pénétration de la lumière au printemps, son amincissement n'entraîne pas une augmentation significative de l'irradiance à la base de la glace puisqu'à cette période de l'année (début mars), c'est l'irradiance incidente (à la surface de la glace) qui est principalement limitante. L'intensité maximale du bloom est donc conservée, mais la fonte du couvert de glace plus rapide en mai, raccourcit donc la période de production d'environ 2 semaines.

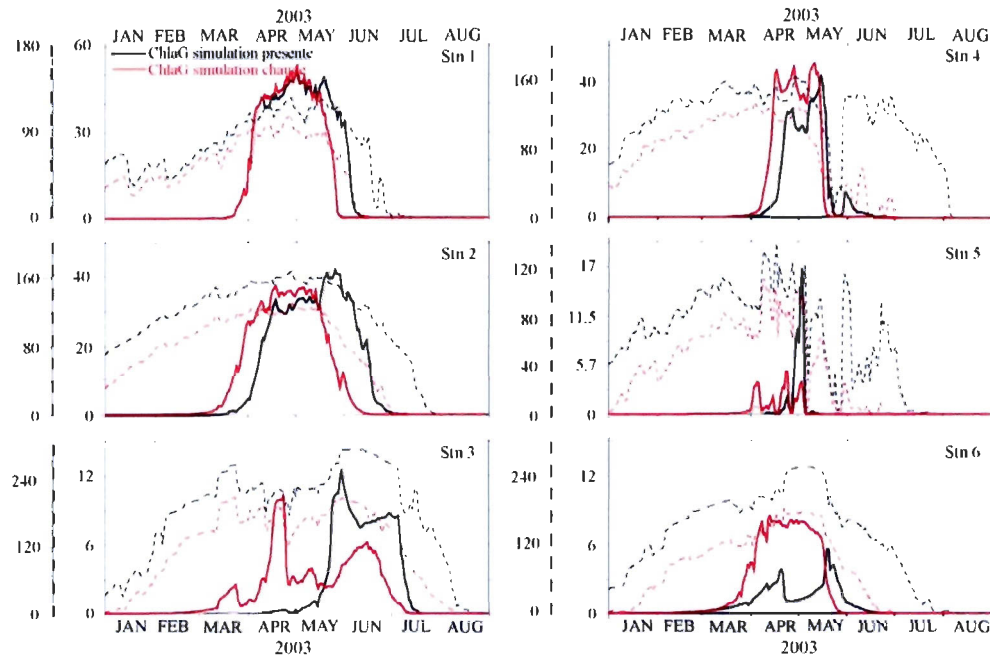


Figure 7 : Biomasse d'algues de glace (lignes pleines ; mg Chla m⁻²) et épaisseurs de glace (lignes pointillées ; cm) pour la « simulation présente » (lignes noires) et la « simulation chaude » (lignes rouges), pour 6 stations du HBS (Fig. 1): l'ouest de la baie (Stn. 1), le centre de la baie (Stn. 2), l'est de la baie (Stn. 3), le sud du bassin de Foxe (Stn. 4), l'ouest du détroit d'Hudson (Stn. 5) et la baie James (Stn 6).

Aux stations 2 (centre de la Baie), et 3 (est de la baie) où le couvert de glace est plus épais que dans l'ouest de la baie (en raison du régime de circulation dans la baie), la réaction du système se traduit par un avancement de la période de production de quelques jours (Stn. 2) à plusieurs semaines (presque un mois pour la station 3). En fin de saison, en réponse à un couvert de glace beaucoup plus mince (particulièrement à la station 3 où la diminution du couvert de glace atteint 1 mètre en juin), la fonte est plus précoce et les blooms se terminent également plus tôt. Toutefois, si les blooms sont assez semblables pour les deux scénarios de la station 2, la station 3 montre des différences importantes de comportement. L'amincissement du couvert de glace à cette station (1.2 m au lieu de 1.6 m dans la « simulation présente ») favorise la pénétration de la lumière beaucoup plus tôt dans la saison et le bloom est avancé d'environ cinq semaines (mi-avril au lieu de fin mai), mais aussi il est moins fort en raison des faibles concentrations en DIN utilisées dès début mars pour la croissance et donc rapidement épuisées dans la couche de surface.

Dans le bassin de Foxe (Stn. 4), les conditions semblent largement plus favorables au bloom des algues de glace, puisque la période de production est avancée de plus d'une semaine, et que les biomasses sont jusqu'à 50 % plus importantes que dans la « simulation présente » en début de saison (45 au lieu de 30 mg Chla m⁻²). Parce que le couvert de glace diminue de façon moins dramatique dans la « simulation chaude » que dans la « simulation présente » (ligne rouge par rapport à la ligne noire pointillée), la fin du bloom ne se produit qu'avec quelques jours d'avance.

Bien que les biomasses algales y soient encore faibles comparativement aux autres stations, les conditions de lumière largement plus favorables liées à la diminution du couvert de glace dans la baie James (Stn. 6) stimulent la production des algues de glace (9 mg Chla m⁻² au lieu de 2-5 mg Chla m⁻²). Le début du bloom plus intense se termine fin mai, soit deux semaines avant celui de la « simulation présente » à cause de la limitation rapide en DIN, tout comme pour la station 3.

Finalement, c'est à la station 5 que les effets sont les plus négatifs. L'amincissement du couvert de glace permet un bloom à peine plus intense au mois d'avril, mais qui s'arrête

brutalement début mai, en raison de la fonte complète qui libère la totalité de la biomasse algale dans la colonne d'eau à ce moment.

Ces premiers résultats indiquent que dans un système comme le HBS où le couvert de glace est important, les premiers signes du réchauffement se traduisent globalement par une augmentation de la production primaire de glace, avec toutefois une forte variabilité associée au couvert de glace lui-même mais aussi à la disponibilité des sels nutritifs dans le système pour soutenir l'augmentation de la production.

3.3 Réponse de la production planctonique aux nouvelles contraintes du réchauffement

La variabilité spatiale de la production primaire planctonique annuelle (Fig. 8, a à c) indique un gradient ouest-est croissant des anomalies entre la « simulation présente » et la « simulation chaude ». Les anomalies positives indiquent des productions en moyenne de 20 à 60 % plus fortes dans la « simulation chaude », tandis que quelques anomalies négatives sont observées le long des côtes ouest de la baie James et de la baie d'Hudson ainsi qu'au sud du détroit d'Hudson et à l'est du bassin de Foxe. Les plus fortes anomalies positives localement observées (sud ouest de la baie) sont associées à la composante diatomée du phytoplancton, avec des *f*-ratio (rapport entre la production nouvelle et la production totale du système) généralement plus forts (surtout en début de saison), indiquant une production soutenue par des concentrations suffisamment importantes (quoi que plus rapidement utilisées) de nitrates dans la colonne d'eau.

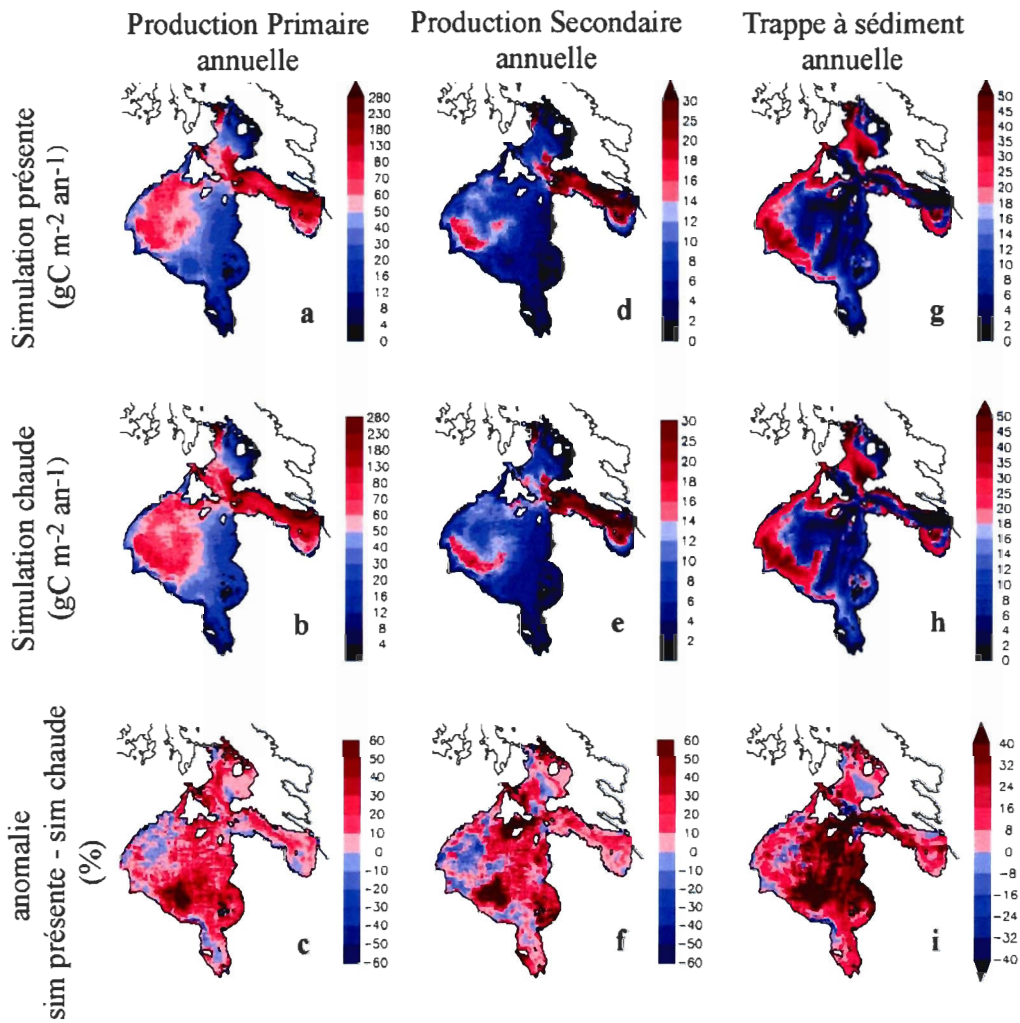


Figure 8 : Bilan annuel des productions primaires (a-b), secondaires (d-e) et des flux exportés de matière organique particulaire (g-h) pour les « simulation présente » et « simulation chaude », intégrées pour les 80 premiers mètres de la colonne d'eau. Les panneaux c, f et i présentent respectivement les anomalies entre la « simulation chaude » et la « simulation présente » pour la production primaire, la production secondaire et la trappe à sédiment.

De façon générale (si l'on excepte les régions de plus fortes production) pour l'ensemble du domaine, les productions associées aux diatomées et aux flagellés sont avancées de quelques jours à une semaine dans la saison. Les f -ratio sont généralement plus faibles en début de saison, ce qui peut s'expliquer par deux processus : une limitation des nitrates plus importante en début de saison en raison d'une consommation plus forte pour la production des algues de glace, mais aussi, une régénération plus importante de la matière organique particulaire venant de la glace (production plus forte et libérée plus tôt dans la colonne d'eau au printemps) en matière organique dissoute, et donc une augmentation (même faible) de l'ammonium dans le système qui a tendance à favoriser la croissance des petites cellules tôt dans la saison. Plus tard, durant la phase de maximum du bloom et du post-bloom, les f -ratio des deux simulations convergent vers des valeurs identiques et globalement supérieures à 0.5 (plus de production nouvelle).

En début de saison, on note un effet de stratification plus marqué dans le cas de la « simulation chaude » à cause de la fonte plus précoce du couvert de glace, surtout dans la baie d'Hudson, se traduisant par des apports plus faibles en azote inorganique dissous (DIN) vers les couches de surface (faible mélange diffusif), et confirmant l'hypothèse de la limitation en sels nutritifs en début de saison de production. Ces processus agissent sur les maximums profonds de chlorophylle a (Fig. 9, a à c), plus profonds (jusqu'à 15 mètres) dans la « simulation chaude ». Les mécanismes dont dépend la formation de ces maximums profonds sont multiples et déjà bien connus (Zakardjian et Prieur, 1994). Ainsi, en plus des processus d'advection verticale, la photoacclimation des algues est particulièrement importante pour la localisation de ces structures. Les algues dépendent donc des sels nutritifs et de la lumière disponible, et agissent en retour sur ces deux paramètres : le DIN (par la consommation) et la lumière (par l'atténuation directement associée à la chlorophylle a présente dans le système). Ces effets sont donc plus marqués dans le système très stratifié de la baie d'Hudson comparativement au détroit d'Hudson où le mélange vertical permet un renouvellement permanent des DIN en surface.

Les anomalies de production secondaire (d-f, Fig. 8) montrent un schéma globalement similaire à celui de la production primaire, avec des contrastes toutefois plus marqués (-20 à 60 %) dans les régions où les plus fortes anomalies de production primaire dominent (sud ouest et sud est de la baie d'Hudson, sud de l'île Southampton, sud ouest et nord est du bassin de Foxe). Ces zones de plus forts contrastes sont typiquement associées à la production du mésozooplancton.

Le flux de matériel organique exporté vers le compartiment benthique (dérivé des productions primaire et secondaire dans la colonne d'eau) augmente sur l'ensemble du système (de 8 à plus de 40 %; Fig. 8), à l'exception de quelques régions isolées, dont l'est du bassin de Foxe, le nord de l'île Southampton ou encore le centre ouest de la baie d'Hudson. *A contrario*, d'autres régions où les anomalies de productions primaire et secondaire sont négatives (ce qui est notamment le cas pour le nord ouest de la baie d'Hudson, la baie James et la partie sud ouest du détroit d'Hudson), montrent des anomalies positives des valeurs de la trappe à sédiment.

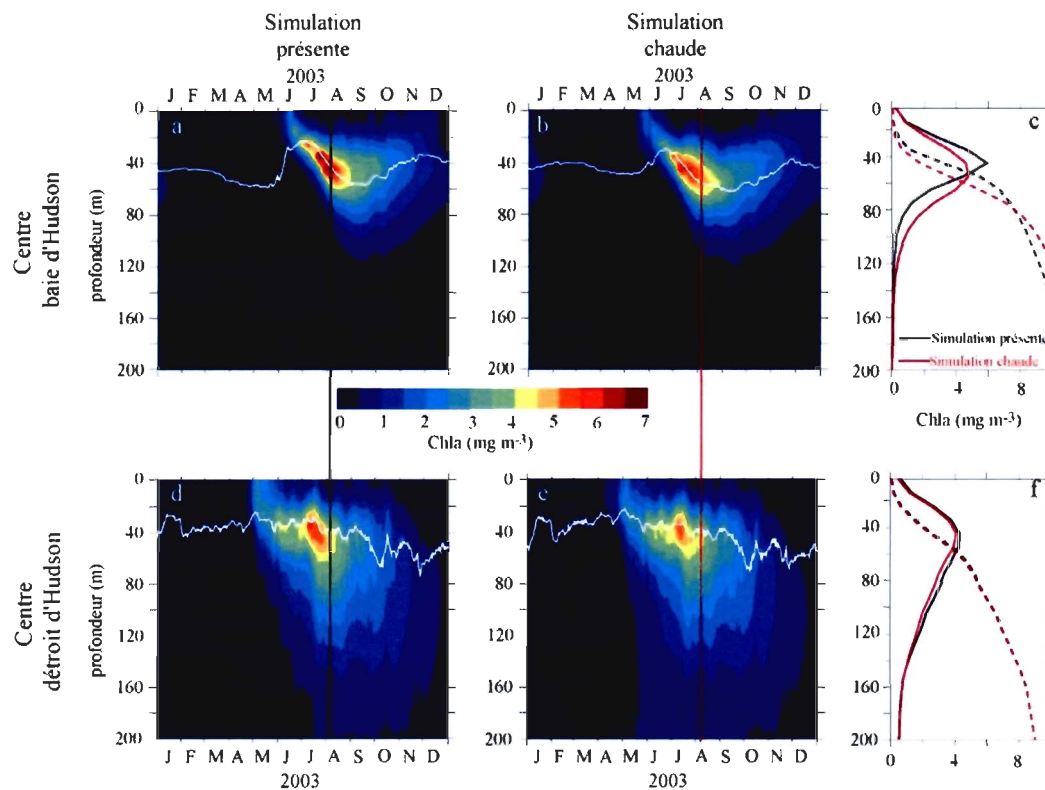


Figure 9 : Évolution des biomasses Chlorophyllienne (panneaux de gauche et du centre) pour le centre de la baie d'Hudson (Stn 2, fig. 1) et le centre du détroit d'Hudson (Stn 7, fig. 1) pour la « simulation présente » et la « simulation chaude ». La ligne blanche indique la profondeur de la zone euphotique. Les lignes noire et rouge (c et f) correspondent aux profils verticaux au 5 août 2003 de la chlorophylle a (lignes pleines; mg Chla m^{-3}) et d'azote inorganique dissous (lignes pointillées; mmol N m^{-3}) respectivement pour la « simulation présente » et la « simulation chaude ».

En fait, la dynamique temporelle du système est au moins aussi importante que la dynamique spatiale et peut permettre de mieux appréhender les phénomènes qui se produisent à une échelle de temps plus fine que celle de l'année. La figure 10 présente donc les productions primaire et secondaire de la « simulation chaude » et les anomalies associées à la « simulation présente » pour le printemps (mars à juin) et l'été (juillet à octobre). On constate ainsi des anomalies positives de production primaire dans le cas de la « simulation chaude » atteignant sur l'ensemble de la baie d'Hudson 80 à 100 % et jusqu'à 200 % dans les régions de l'est (les moins productives) pour la première partie de la saison de production (mars à juin). Cette augmentation représente un gain non négligeable de 4 à 5 g C m⁻² y⁻¹ (et 1 à 2 g C m⁻² y⁻¹ pour la production secondaire) dans ces régions de faible productivité. Plus tard dans la saison, les anomalies sont beaucoup plus faibles, voire négatives pour les régions de l'ouest de la baie d'Hudson et de la baie James (jusqu'à -30 %), et s'expliquent par la consommation plus rapide des sels nutritifs dans la « simulation chaude », d'où une plus forte limitation de la croissance du phytoplancton en fin de saison estivale. Le bassin de Foxe et le détroit d'Hudson présentent des tendances similaires mais moins prononcées, avec, pour l'année complète, des productions globalement plus fortes (excepté dans le centre du bassin de Foxe), cette augmentation de la production étant largement restreinte à la période printanière.

Ce découplage temporel des anomalies de production dans le système se répercute sur la sédimentation du carbone organique particulaire (POC) et explique ce découplage spatial observé à l'échelle de l'année (Fig. 8), avec une sédimentation forte sur l'ensemble du HBS (et plus intense dans l'est de la baie d'Hudson) associée aux productions biologiques plus fortes dans la première partie de la saison de production.

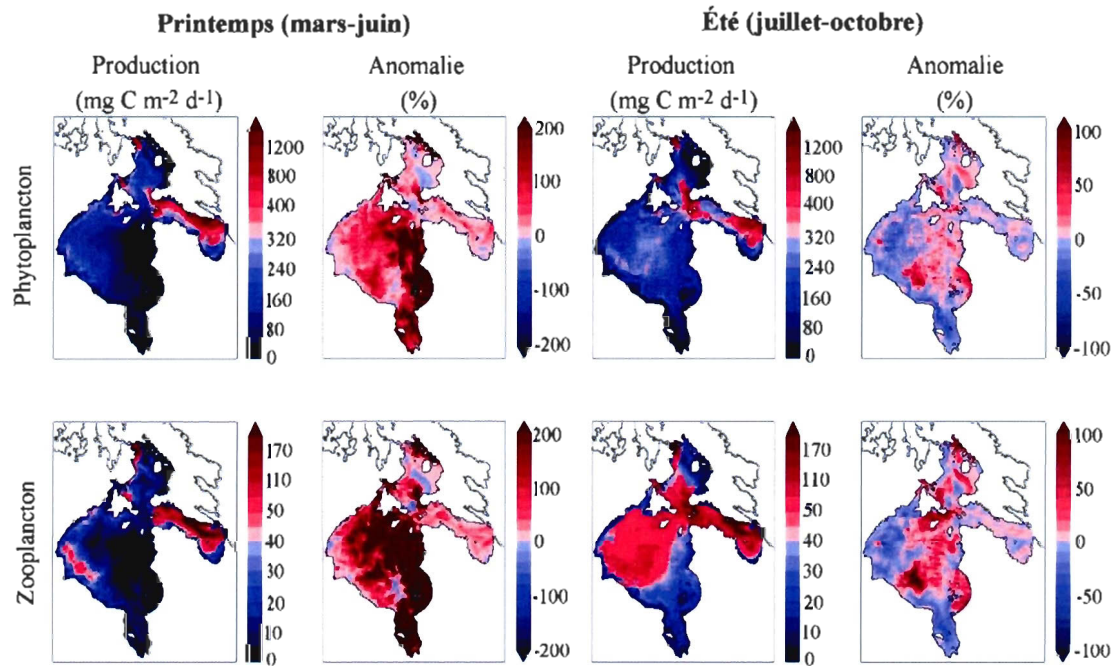


Figure 10 : Productions primaire et secondaire (1^{ère} et 3^e colonne, intégrées sur les 80 premiers mètres de la colonne d'eau, mg C m⁻² d⁻¹) pour la « simulation chaude », présentées pour le printemps (mars à juin) et l'été (juillet à octobre) et anomalies relatives à la « simulation présente » (2^{nde} et dernière colonne, %).

Ainsi, les plus fortes productions primaire et secondaire sur l'ensemble du système (excepté l'est du bassin de Foxe et le nord est de l'île Southampton) en début de saison entraînent une augmentation rapide des concentrations en POC dans la colonne d'eau. La formulation quadratique du terme d'agrégation associé à cette composante joue un rôle important sur les transferts de POC vers le compartiment benthique, d'autant plus comme ici, lorsque les concentrations de POC dans la colonne d'eau augmentent rapidement. La figure 11 présente les concentrations de POC, les flux associés ainsi que la quantité de matériel accumulé dans le compartiment trappe à sédiment (associé au compartiment benthique) au cours de la saison de production pour une station dans l'ouest du détroit d'Hudson. Dans cette région, l'augmentation de la production primaire pélagique se traduit par une augmentation des concentrations de POC en début de saison pour la « simulation chaude » relativement à la « simulation présente » (respectivement 40 à 45 mg C m⁻³ et 30 à 35 mg C m⁻³ en mai-juin). Cette augmentation des concentrations a un effet d'autant plus important sur les flux de carbone qui doublent presque entre les deux simulations (120 à plus de 200 mg C m⁻³ d⁻¹). L'effet sur le compartiment benthique et l'accumulation de matière se fait donc de façon plus intense en début de saison. Au contraire, dans l'est du bassin de Foxe (Fig. 12), où la production primaire tend à diminuer au cours de la « simulation chaude » par rapport à la « simulation présente », les concentrations de POC et les flux qui y sont associés diminuent, avec en retour une accumulation moins importante de matériel organique dans le compartiment benthique dans le cas de la simulation chaude.

À ces processus biologiques de sédimentation, s'ajoutent les effets de bathymétrie et de transport advectif du matériel en suspension dans la colonne d'eau, qui influencent considérablement la répartition de ce matériel au fond, avec des zones d'accumulation d'autant plus importantes que les profondeurs sont faibles.

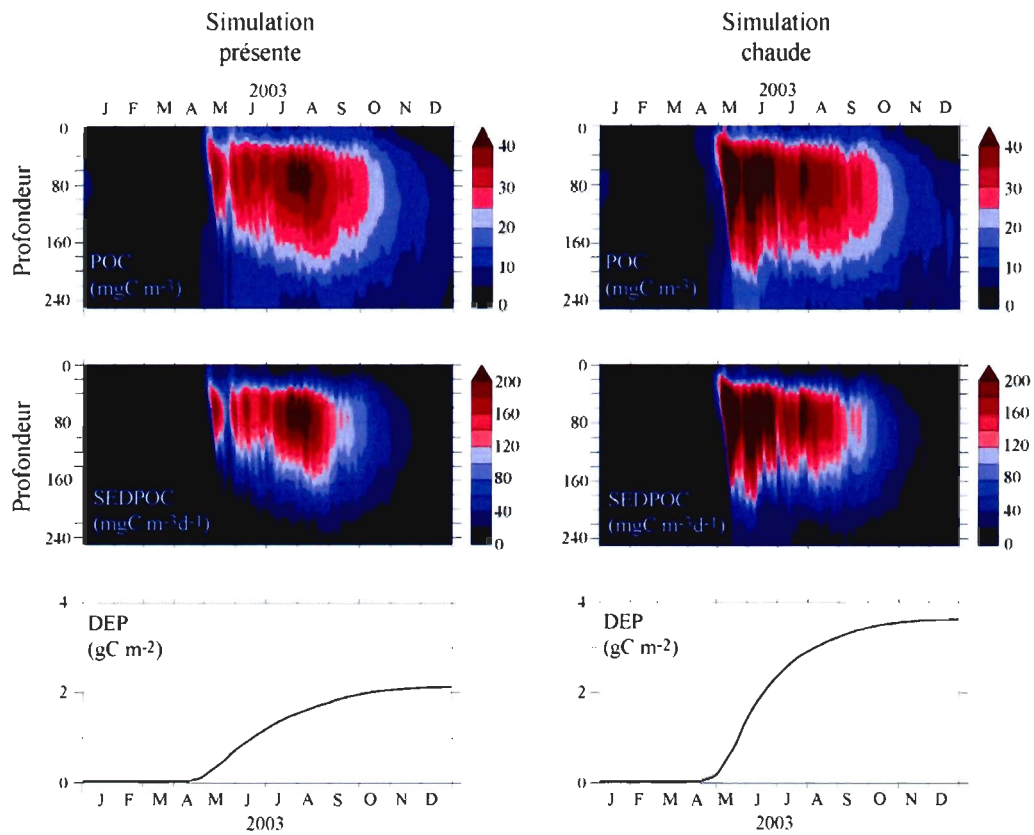


Figure 11 : Comparaison des séries temporelles pour la « simulation présente » (gauche) et « simulation chaude » (droite) du carbone organique particulaire en suspension (POC, mg C m^{-3}), des flux de carbone associés (SEDPOC, $\text{mg C m}^{-3} \text{d}^{-1}$) et des accumulations dans la trappe à sédiment (DEP, g C m^{-2}) pour une station de l'ouest du détroit d'Hudson.

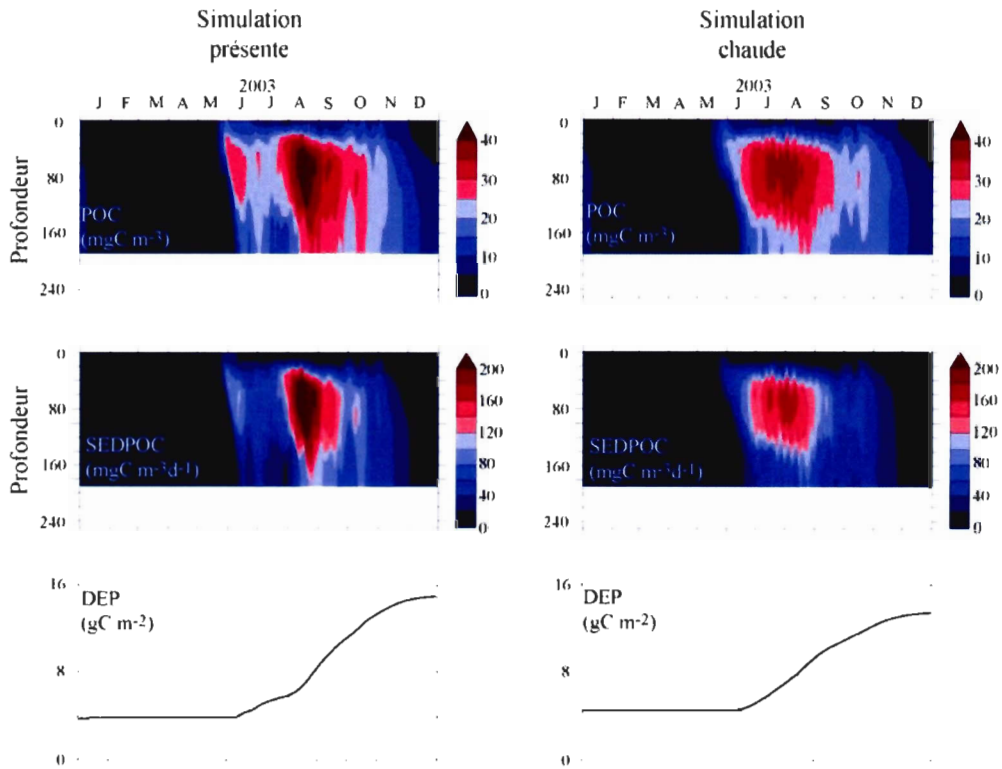


Figure 12 : Comparaison des séries temporelles pour la « simulation présente » (gauche) et « simulation chaude » (droite) du carbone organique particulaire en suspension (POC, mg C m^{-3}), des flux de carbone associés (SEDPOC, $\text{mg C m}^{-3} \text{d}^{-1}$) et des accumulations dans la trappe à sédiment (DEP, g C m^{-2}) pour une station du centre du bassin de Foxe.

DISCUSSION

Les effets naturels et la tendance à long terme du réchauffement progressif dans le système de la baie d'Hudson peuvent avoir des effets considérables sur la production primaire et les flux biogéochimiques. L'un des principaux effets du réchauffement actuellement observé est la diminution de l'épaisseur et de la durée du couvert de glace. Dans la présente étude, la production biologique (glaciale et pélagique) du système répond au premier ordre à la dynamique du couvert de glace.

Ainsi, la production primaire des algues de glace réagit fortement et positivement (jusqu'à 50 % de production en plus dans le cas de la « simulation chaude ») aux changements de la couverture de glace sur la plus grande partie du HBS. En ce sens, nos résultats sont *a priori* en désaccord avec l'hypothèse généralement admise voulant que la perte des habitats de glace causée par une fonte plus précoce limite l'établissement du bloom des algues de glace. Dans cette étude, ce bloom est généralement avancé de 3 semaines à 1 mois comparativement à la « simulation présente ». Le départ plus rapide du bloom et le maintien de productions relativement importantes sont le résultat de plusieurs facteurs indispensables à la croissance des algues de glace. Les études de Smith et al. (1990) ou de Gradinger et al. (1999) montrent qu'à la limitation de la lumière en début de saison (qui détermine le début de la croissance des algues de glace au printemps) est associée une bonne disponibilité en éléments nutritifs qui semble être le principal facteur déterminant la quantité potentielle de biomasse d'algues de glace accumulée dans le système. À ces facteurs s'ajoutent l'importance de la durée du couvert de glace, puisque une fonte trop précoce peut conduire à une perte de la biomasse algale avant même qu'elle ne commence à s'accumuler significativement. La figure 13 illustre cette notion de «fenêtre optimale» pour la croissance des algues de glace.

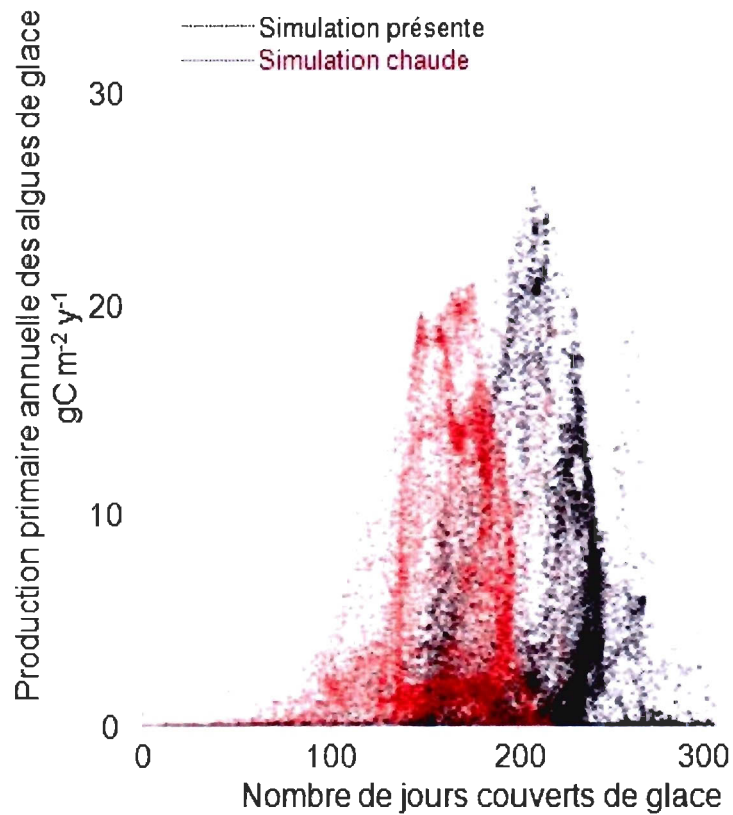


Figure 13 : Relation entre le nombre de jours couverts de glace (concentration de glace > 50 %) et la production primaire annuelle des algues de glace pour la « simulation présente » (noir) et la « simulation chaude » (rouge).

Les plus fortes productions sont observées dans une zone intermédiaire (100 à 250 jours de couverture de glace) où les épaisseurs de glace sont suffisantes pour maintenir longtemps les algues dans la glace et permettre une bonne pénétration de la lumière à la base du couvert de glace favorisant ainsi de fortes accumulations de biomasse. Un nombre de jours trop faible est synonyme d'une fonte précoce, et donc de la libération des algues avant leur accumulation. En situation de réchauffement climatique, on constate que cette tendance est décalée vers un nombre de jours de glace plus faible (d'au moins 50 jours, en accord avec la fonte plus rapide du couvert de glace au printemps). Toutefois, le couvert de glace (c.-à.d. la lumière) n'est pas la seule source de limitation à la production des algues de glace. En effet, cette relation tient également compte de la limitation par les sels nutritifs, dont la variabilité spatiale n'est pas superposable à celle du couvert de glace (p.ex. beaucoup de nitrates dans le détroit d'Hudson et de très faibles épaisseurs de glace ; de fortes concentrations en nitrates associé à un couvert important dans l'ouest de la baie ; de faibles concentrations en nitrates et un couvert de glace très épais dans l'est de la baie). L'augmentation de la production primaire en réaction au changement du climat est donc le résultat de la superposition de ces variables physico-chimiques du système.

À court et moyen terme, on observe donc une tendance à l'augmentation de la production glacielle. La contribution relative des algues de glace à la production primaire du système est donc modifiée entre la « simulation présente » et la « simulation chaude », et augmente de 12 à 13,5 % entre les deux simulations. À l'échelle des sous-systèmes, cette contribution est très variable, avec une gamme de valeurs allant de 2,4 % (pour le détroit d'Hudson) à 24,7 % (dans l'ouest de la baie) pour la « simulation présente » et de 1,81 % à 26,1 % pour ces mêmes sous-systèmes dans la « simulation chaude ». Ces rapports qui dépendent bien sûr de la production des algues de glace sont aussi largement fonction de la production primaire pélagique pour l'ensemble du système.

Face aux changements des conditions environnementales du système, la production planctonique montre une augmentation de 7 à 12 % selon les sous-systèmes (8 % en moyenne). Cette augmentation est sensiblement plus faible que les augmentations

observées ou envisagées pour d'autres régions de l'Arctique, pouvant aller jusqu'à 40 % (Wasmann et al., 2006 ; Pabi et coll ; 2008 ; Johannessen et Macdonald, 2009), mais confirme cette tendance attendue pour les régions polaires. Au contraire des algues de glace pour lesquelles la diminution du couvert peut, dans certain cas, devenir une limite physique à leur établissement et donc à leur développement (p.ex. le détroit d'Hudson), la production du phytoplancton profite au contraire de l'augmentation importante du nombre de jours libres de glace supplémentaires au printemps (jusqu'à 20 – 30 jours dans cette simulation) associée à la fonte plus précoce du couvert de glace. Cette étroite relation entre la longueur de la période sans glace et la production primaire annuelle a déjà été observée par Rysgaard et al. (1999) dans une étude concernant l'ensemble des régions côtières arctiques. Dans le cadre de notre étude, cette relation est illustrée par la figure 14, avec l'augmentation du nombre de jours libres de glace en fonction de la production annuelle. Une relation quasi linéaire apparaît dans le cas du bassin de Foxe (turquoise, Fig. 14) et du détroit d'Hudson (vert, Fig. 14), tandis que cette tendance est beaucoup moins évidente pour la baie d'Hudson (rouge et noir, Fig. 14) où la forte stratification limite le ré-approvisionnement des couches supérieures en sels nutritifs en été et, en conséquences, l'amplitude de la réponse du phytoplancton à cette augmentation de l'éclairement disponible. En plus de la lumière disponible dans le système, il existe donc une conjonction de plusieurs facteurs pour le contrôle de la production primaire pélagique. Ainsi, les concentrations plus faibles en sels nutritifs dans la baie d'Hudson comparativement au détroit d'Hudson ou au bassin de Foxe brisent cette relation.

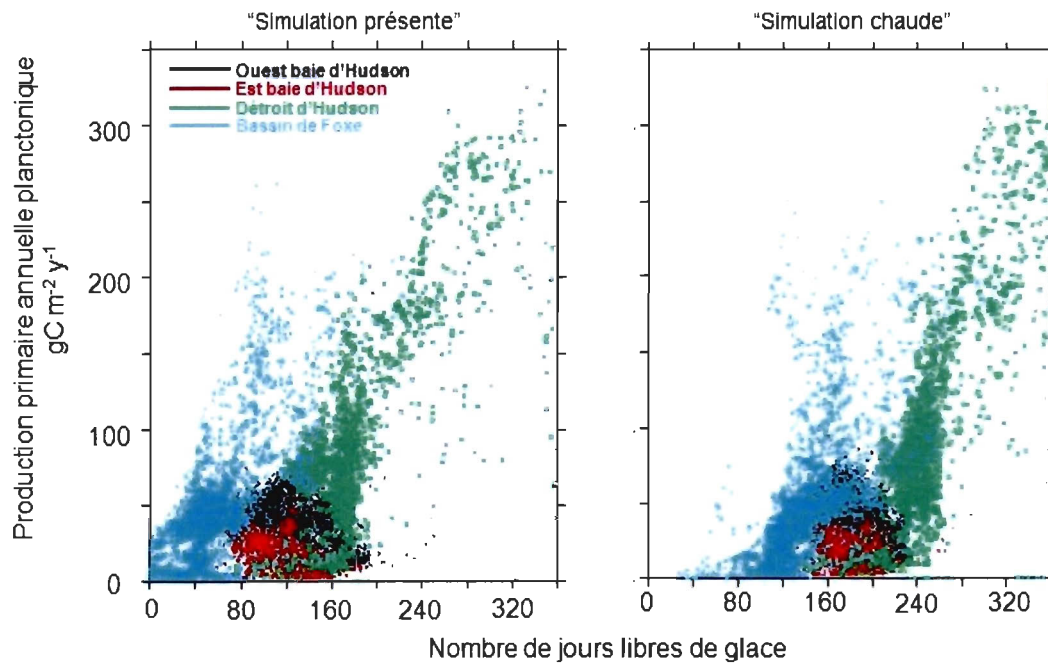


Figure 14 : Relation entre le cumul des jours libres de glace (c.-à-d. où le couvert de glace est inférieur à 50 %) en chaque point du HBS et les productions primaires planctoniques annuelles. Les couleurs identifient les sous-systèmes du HBS tels que définis sur la fig. 1, avec les résultats de la « simulation présente » sur le panneau de gauche et de la « simulation chaude » sur le panneau de droite.

Un autre point important est l'augmentation plus importante de la production primaire au début du bloom, tandis qu'elle a tendance à diminuer en situation de post-bloom. La plus forte productivité du système en début de saison a donc un effet négatif à long terme, en agissant directement sur les ressources en azote (contrôle "top-down" ou ascendant) de la période estivale.

La production secondaire suit globalement les variations de la production primaire, avec des contrastes toutefois plus marqués dans les régions de plus forte (faible) production primaire. L'augmentation moyenne pour cette composante biologique est d'environ 10 % pour l'ensemble du système. Cet effet plus important sur la production secondaire relativement à celui sur la production primaire vient de l'effet en "cascade" depuis les premiers niveaux trophiques vers les niveaux trophiques supérieurs, tel que suggéré dans les périodes de changements favorables à la production primaire du système (Hunt et Stabeno, 2002). À plus long terme, ce contrôle "bottom-up" pourrait donc avoir des répercussions positives sur la production des niveaux trophiques supérieurs (p.ex. les poissons). En plus de leur capacité de régulation de la production primaire, les producteurs secondaires jouent un rôle très important dans la sédimentation de la matière organique particulaire vers le compartiment benthique. En effet, le type de brouteurs, la pression de broutage et l'efficacité du broutage exercées par les producteurs secondaires vont déterminer le devenir du matériel biogénique en suspension dans la colonne d'eau en agissant à deux niveaux. Tout d'abord, les producteurs secondaires limitent les effets de sédimentation de matière en retirant du système (broutage) les cellules phytoplanctonique propices à la sédimentation (telles que les diatomées). En contrepartie, le zooplancton agit comme un accélérateur de l'export vertical de matière en produisant des pelotes fécales (Wassmann et al., 2003). Le fort couplage entre les copépodes et le couvert de glace au printemps dans le sud-est de la baie d'Hudson (Runge et al., 1991) confirme l'importance tôt dans la saison des producteurs secondaires et leur rôle possiblement important dans l'export de la matière vers le benthos. C'est précisément dans cette région du sud-est de la baie que les taux de sédimentation et l'accumulation de carbone organique particulaire sont

le plus sensibles à l'ensemble des processus biologiques consécutifs à l'augmentation des températures de l'air.

La quantité du carbone biogénique qui peut potentiellement être exportée est dépendante des taux de production nouvelle dans le système (Wassmann, 1998). Dans le cadre de cette étude de sensibilité, la quantité de matériel exporté s'intensifie, avec une augmentation moyenne pour le HBS de 11 %, mais qui peut localement atteindre près de 20 % en particulier dans la région sud est de la baie d'Hudson. Cet étroit couplage entre une production primaire plus précoce, associée à une production secondaire plus intense augmente les concentrations de carbone organique particulaire dans la colonne d'eau et ainsi des flux plus importants de sédimentation (par la formation d'agrégats notamment) (Carmack et Wassmann, 2006).

Dans son ensemble, le modèle représente de façon cohérente et en grand partie intuitive les conséquences de l'augmentation des températures sur l'écosystème de la baie d'Hudson. La variabilité interne du système montre une réponse à l'échelle de la semaine, de la saison, mais également de l'année pour les compartiments de glace, pélagique et benthique. L'étroit couplage entre ces compartiments est une clef importante du cycle du carbone marin et devrait recevoir une attention particulière dans les études à venir.

Le modèle est toutefois limité quant à l'interprétation fine des processus de production biologique. Dans un premier temps, le modèle ne tient en effet pas compte de la sensibilité physiologique des organismes à la température. Pour ce qui a trait aux algues de glace, les effets devraient être très limités puisque la température de la glace en hiver reste globalement inchangée. En revanche, les effets dans la colonne d'eau peuvent être importants. Ainsi, dans cette simulation plus chaude, les températures de surface de l'eau sont supérieures de 5°C environ dans le sud de la baie en été comparativement aux conditions actuelles. Il est donc possible que la croissance des cellules phytoplanctoniques soit favorisée ou au contraire diminuée, du fait de l'adaptation aux eaux particulièrement froides des régions polaires (Morgan-Kiss et al., 2006). En ce sens, le modèle pourrait être « amélioré » en ajoutant un effet de la température sur les processus physiologiques à tous

les niveaux trophiques (phytoplancton, zooplancton). Cette limitation s'ajouterait sans doute aux limitations associées aux sels nutritifs et à la lumière, et agirait ainsi directement sur les taux de production à l'échelle du système ou encore sur la succession d'espèces phytoplanctoniques durant la saison de production.

À une toute autre échelle de temps et d'espace, ce scénario de sensibilité aux changements climatiques ne tient pas compte des changements environnementaux autres que le réchauffement des températures de l'air. Ainsi, l'intensification prévue du cycle hydrologique et les modifications atmosphériques telles que vents et précipitations (avec une augmentation des précipitations en hiver principalement) ne sont pas intégrées à cette étude de sensibilité. On s'attend pourtant à ce qu'un apport d'eau douce plus important (causé par l'augmentation des précipitations liquides et au drainage des rivières ; Pabi et al., 2008) puisse avoir une influence considérable sur la stratification de ce système, déjà très stratifié. Ces apports d'eau douce plus importants pourraient également augmenter les apports de matière organique dissoute colorée (le CDOM, principalement composé de substances humiques ; Granskog et al., 2009), dont les caractéristiques optiques atténuent de façon importante la pénétration de la lumière dans les couches supérieures de la colonne d'eau, limitant donc potentiellement la disponibilité en lumière pour le phytoplancton. Enfin, l'apport plus important d'eau des rivières entourant le système de la baie d'Hudson pourrait également à terme avoir un effet de dilution sur les sels nutritifs dans ces régions côtières du fait des faibles concentrations en sels nutritifs observées dans ces rivières (Hudon et al., 1996).

Bien que nous fassions ici abstraction d'un ensemble d'effets directs et indirects des changements climatiques (augmentation des précipitations, changements dans les caractéristiques hydrologiques des bassins versants, changement dans la stratification, modification du régime des vents, etc...) sur l'environnement, cette approche de sensibilité permet un premier bilan positif de la réponse du modèle biologique à la sensibilité du climat dans un système complexe. Il reste donc de nombreuses voies d'exploration qui permettront de compléter et d'affiner ces nouveaux résultats.

CHAPITRE V

CONCLUSION GÉNÉRALE

Les modèles et simulations numériques développés tout au long de cette thèse ont permis de montrer l'importance du couplage entre les caractéristiques environnementales du système de la baie d'Hudson (HBS) et la production biologique de glace et du plancton. Sous l'influence d'un climat de type arctique/sub-arctique, le HBS est caractérisé par un couvert de glace complet 7 à 8 mois par an, un important bassin de drainage (le plus grand du Canada) et des apports importants de masses d'eau Arctiques et Atlantique. La forte variabilité de la dynamique glace/océan permet de distinguer des sous-systèmes géographique et océanographique différents qui se traduisent par des conditions biogéochimiques qui leur sont propres, d'où une très forte variabilité spatiale et temporelle de la production primaire de glace et pélagique et des flux de carbones associés au sein du HBS.

Le chapitre 2 apporte en ce sens un regard nouveau sur l'importance de la dynamique de la production primaire sympagique (des algues de glace) dans le HBS. Malgré sa contribution potentiellement importante à la production primaire totale dans les environnements arctiques (Legendre et al., 1992), cette composante n'a été étudiée que de manière très localisée, le plus souvent dans les régions côtières bordant la baie d'Hudson. Les premiers résultats de ce modèle simple de production (comprenant une composante « algues de glace » et une composante « faune de glace ») montrent de façon réaliste l'étroit couplage entre la lumière disponible à la base du couvert de glace, les concentrations en sels nutritifs dans les couches d'eau sous-jacentes à la glace, le broutage, et la fonte du couvert de glace sur la durée et l'intensité de la saison de production des algues de glace.

En début de saison, le modèle reproduit bien l'effet de limitation par la lumière à la base de glace (liée à l'atténuation de l'irradiance incidente par le couvert de glace et de neige) sur la croissance des algues de glace (Gosselin et al., 1985 ; Mundy et al., 2007). La disponibilité en sels nutritifs ne devient un facteur potentiellement limitant pour la croissance des algues de glace qu'en cours de saison de production (Monti et al., 1996). C'est finalement la fonte du couvert de glace qui marque généralement la fin du bloom d'algues de glace, en libérant de façon plus ou moins rapide (selon le taux de fonte) les algues dans la colonne d'eau. Ainsi, les forts gradients ouest-est de production primaire sympagique que l'on observe dans la baie d'Hudson (et de façon assez similaire dans le bassin de Foxe) sont le résultat de la variabilité d'une « fenêtre optimale » de croissance des algues de glace définie comme le laps de temps entre le moment où l'augmentation de l'irradiance à la base de la glace devient suffisante pour la croissance des algues de glace, les concentrations en sels nutritifs du milieu pour soutenir cette croissance, et le moment de la fonte qui marque leur libération dans la colonne d'eau et leur rapide sédimentation vers le compartiment benthique. En ce sens, la région voisine de la polynie ouest de la baie d'Hudson présente une grande « fenêtre optimale » (couvert de glace toujours modérément épais), donnant lieu à des très fortes productions (jusqu'à $300 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) et accumulation de biomasse, telles qu'observées dans l'ouest de la baie d'Hudson ainsi que dans d'autres environnements arctiques (Michel et al., 2006). Au contraire, l'est de la baie est caractérisé par un couvert de glace important (fortes épaisseurs perdurant tard dans la saison) qui, associé à de faibles concentrations en sels nutritifs par rapport au reste du système, limite fortement la production des algues de glace. Le détroit d'Hudson est, quant à lui, caractérisé par une forte disponibilité en sels nutritifs (en raison du mélange local important et aux apports d'eaux arctiques et atlantiques) mais une fenêtre optimale étroite (fonte très précoce du couvert de glace) qui empêche le développement complet du bloom d'algues de glace. À plus petite échelle spatiale, le bassin de Foxe se comporte globalement comme la baie d'Hudson pour la production des algues de glace. La présence d'une polynie dans l'ouest, avec des conditions non limitantes en sels nutritifs (apports de masses d'eaux arctiques par le nord du bassin) favorise donc de fortes productions primaires sympagiques, tandis qu'à

l'est, l'empilement des glaces associé à la circulation cyclonique limite la croissance des algues de glace.

Du à la simplification du modèle de croissance des algues de glace nous n'avons pas tenu compte de la régénération de l'azote à l'intérieur du couvert de glace et donc pas non plus de la prise d'ammonium par les algues de glace. Or, ces dernières (tout comme pour le phytoplancton), des concentrations même faibles en ammonium peuvent inhiber la prise de nitrates (Thomas et Dieckmann, 2002). Dépendamment donc de la sensibilité des algues de glace à l'ammonium, il est possible que la production primaire par les algues de glace simulée soit en partie surestimée, bien qu'aucun des constituents considéré (nitrates et ammonium) ne soit *a priori* limitant dans la glace durant la saison de production (Tagushi et Smith, 1997). Il serait toutefois important dans de futures études d'ajouter cet effet potentiellement important de la prise d'ammonium dans la glace.

La très forte variabilité spatio-temporelle de la production primaire de glace et la vitesse de libération des algues dans la colonne d'eau agissent sur les flux de matière exportés vers le compartiment benthique. La sédimentation des algues de glace est très variable (5-500 m.d⁻¹; Riebesell et al., 1991; Michel et al., 1993), et dépend principalement des conditions physiologiques des algues après leur libération dans la colonne d'eau, mais aussi de leur propension à former des agrégats grâce aux substances exopolymériques qu'elles produisent (bien que non représentées ici). Notre étude montre un étroit couplage entre la production primaire des algues de glace et l'export de matière vers le benthos dans les régions peu profondes du HBS (ouest de la baie, Bassin de Foxe) principalement. En revanche, le découplage entre ces deux compartiments dans les régions plus profondes du système (centre de la baie et détroit d'Hudson) marque l'importance des processus d'advection horizontale pour le transport de la matière à l'extérieur des zones de production mais aussi des processus de mélanges verticaux (dans le détroit d'Hudson par exemple) pour le maintien de la matière organique particulaire dans la colonne d'eau qui influence sa propension à être reminéralisée.

Cette forte variabilité des processus dynamiques glace/océan affecte également la production planctonique. Souvent décalée dans le temps par rapport à la production des algues de glace, la production planctonique est soumise à d'autres contraintes physiques en plus de celles déjà évoquées pour les processus dans la glace, du fait de la dimension verticale qui s'ajoute à la notion de dimension horizontale. Dans le 3^e chapitre de cette thèse, nous avons couplé le modèle de production d'algues de glace à un modèle de production planctonique (NPZD) afin de comprendre la productivité du système dans sa globalité. Le couvert de glace du HBS, joue un rôle prépondérant dans l'établissement du bloom printanier du phytoplancton. Le retrait des glaces et la stratification rapide de la colonne d'eau qui y est associée (libération de l'eau douce des glaces dans le système) augmente le temps de résidence des cellules phytoplanctoniques dans le haut de la colonne d'eau dans des conditions favorables de lumière et de sels nutritifs, permettant l'établissement du bloom tel qu'il est généralement décrit dans les milieux polaires (e.g. Heide-Jørgensen et al., 2007 ; Wu et al., 2007). Durant l'été, l'appauvrissement des couches supérieures de la colonne d'eau en sels nutritifs dans les régions les plus stratifiées du système conduit à l'enfoncement progressif des cellules phytoplanctoniques pour trouver des conditions favorables à leur croissance, formant ainsi des maximums profonds de chlorophylle *a* qui peuvent atteindre jusqu'à 40-60 mètres dans la baie d'Hudson. Ces structures ont été souvent décrites dans la littérature pour le HBS (Anderson et Roff, 1980b ; Ferland et al., soumis).

La variabilité des conditions océaniques permet la distinction de quatre sous-systèmes dans le HBS (l'ouest et l'est de la baie d'Hudson, le détroit d'Hudson et le bassin de Foxe), en accord avec les récentes études de Harvey et al. (2006) et Lapoussière et al. (2009). Au sein même de la baie d'Hudson, on observe ainsi une importante variabilité spatiale de la production primaire allant de $80 \text{ g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ dans l'ouest à souvent moins de $30 \text{ g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ dans l'est. Ce gradient ouest-est est régi par des conditions de glace et de sels nutritifs, agissant sur la production pélagique du système de façon sensiblement similaire à la production des algues de glace. La production planctonique est globalement dominée par la production nouvelle *via* le réseau trophique « herbivore » (nitrates-diatomées-

mesozooplancton-matière organique particulaire) alors que les régions les plus côtières du sud-est de la baie d'Hudson sont généralement caractérisées par l'importance locale de la production régénérée, principalement soutenue par un réseau trophique « microbien » (ammonium-flagellés-microzooplancton-matière organique dissoute), en réponse à des concentrations en sels nutritifs moins importantes. Le détroit d'Hudson est, au contraire de la baie d'Hudson, caractérisé comme un système très dynamique où le faible couvert de glace associé à des apports importants en sels nutritifs lui confèrent le statut de sous-système le plus productif du HBS, dominé par les diatomées et le mésozooplancton (pour la production secondaire). Alors que la production d'algue de glace y est très faible, la production planctonique peut atteindre $200 \text{ g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$, voire plus localement, c.-à-d. des valeurs similaires à certaines régions productives de l'océan arctique. La contribution relative des algues de glace à la production primaire dans cette région du HBS est donc très faible ($< 5 \%$) comparativement à celle de la baie d'Hudson, où elle peut atteindre jusqu'à 25% de la production primaire totale. À l'intersection de ces systèmes très différents, le bassin de Foxe est un système excessivement complexe avec des zones de faible production au nord, associées à un couvert de glace persistant ainsi qu'un manque de renouvellement des eaux (et donc des sels nutritifs) à cause d'une faible bathymétrie, et des régions de plus fortes production depuis l'ouest (lié à la présence d'une polynie locale) vers le sud-est du bassin de Foxe caractérisé par l'influence de plus en plus marquée du régime de production du détroit d'Hudson. Cette importante variabilité biologique du système se retrouve dans les régimes d'export de matière vers les sédiments. Pour autant, les régions où les plus fortes accumulations de matière organique sont observées ne caractérisent pas nécessairement des aires de production biologique maximales (détroit d'Hudson, nord ouest de la baie d'Hudson). Nous avons vu ici que les régions peu profondes ont tendance à recevoir des quantités de matière importantes provenant non seulement de zones de production situées au dessus, mais aussi des régions adjacentes par des phénomènes d'advection horizontale, comme c'est le cas dans d'autres mers marginales arctiques peu profondes (Dunton et al., 2005).

Ces deux premiers chapitres ont donc permis de montrer la capacité du modèle à produire une bonne réponse au premier ordre de la variabilité spatio-temporelle des productions biologiques glacielle et pélagique pour le HBS. Le 4^e chapitre présente ainsi une première étape dans l'étude de la sensibilité du HBS en réaction aux changements actuels du climat. Pour ce faire, le modèle a été confronté à un scénario de changements climatiques basé sur l'augmentation des températures de l'air selon un schéma réaliste tiré de l'étude de Joly et al., (2010). L'effet principal de ce scénario se traduit tout d'abord par une diminution importante du couvert de glace. Le retard dans la prise des glaces à l'automne et l'avancement dans la période de fonte sont ainsi associés à un couvert de glace globalement plus mince (-40 cm en moyenne sur le HBS), l'effet étant toutefois non linéaire, et présentant des anomalies négatives d'épaisseurs du couvert de glace beaucoup plus fortes dans le sud est de la baie et dans le détroit d'Hudson que dans l'ouest ou le bassin de Foxe. Dans les régions où le couvert de glace diminue, mais reste suffisant pour soutenir une production d'algues de glace (maintien ou accroissement de la fenêtre optimale), la production peut localement augmenter jusqu'à 50 %. C'est le cas du sud est de la baie et du bassin de Foxe où la principale limitation à la production primaire (la lumière) devient ainsi progressivement moins limitante en début de saison. Au contraire, pour le détroit d'Hudson, la diminution du couvert de glace déjà mince rétrécit la fenêtre optimale de production des algues de glace, la fonte se produisant avant même l'établissement d'un bloom. Finalement, la région de l'ouest de la baie d'Hudson, moins affectée par la diminution du couvert de glace, montre cependant que la zone de la polynie ouest est affectée. La zone marginale des glaces au printemps est donc légèrement déplacée plus à l'est du fait de la fonte plus précoce, marquée par une diminution localement importante (jusqu'à -50 %) de la production des algues de glace. Toutefois, l'effet principal de cette étude de sensibilité indique que la production primaire des algues de glace pourrait, tout au moins au cours des prochaines décennies, augmenter de façon importante (excepté dans le détroit d'Hudson), en réponse à des conditions de glace plus favorable (épaisseurs moindres mais couvert encore suffisamment long) et à des concentrations suffisantes en sels nutritifs. Cette dernière supposition est à considérer avec précaution, puisque non seulement

l'augmentation de la production primaire elle-même, mais aussi les modifications des conditions environnementales (apports d'eaux Atlantique ou Arctiques et formation des masses d'eau profondes associées à la formation des glaces) peuvent diminuer les concentrations en sels nutritifs disponibles et donc la production primaire. Quelles qu'elles soient, ces modifications de la production sympagique peuvent avoir des effets potentiellement importants sur la production primaire pélagique et sur l'export de matière vers le benthos.

La production phytoplanctonique augmente également sur l'ensemble du système en situation de réchauffement. Cette augmentation est plus modérée que celle des algues de glace et répond directement à l'accroissement de la période libre de glace. Dans le cas de la production pélagique, la fenêtre optimale de croissance est dépendante d'un nombre de jours minimum libres de glace (Rysgaard et al., 1999), mais aussi des concentrations hivernales en sels nutritifs dans la colonne d'eau pour soutenir la production au printemps (Lavoie et al., 2008). En plus de ces facteurs déterminants, les effets du mélange (de la stratification) peuvent également contribuer à augmenter (diminuer) la production pélagique du système par ses effets indirects, entre autres sur le renouvellement des sels nutritifs et le maintien des cellules phytoplanctoniques dans la colonne d'eau.

Enfin, si l'on observe un avancement dans la période de production planctonique en réponse à la disparition du couvert de glace et à la stratification plus précoce (permettant un départ plus rapide de la croissance du phytoplancton), la fin de la saison de production demeure en revanche inchangée (associée à la diminution progressive de l'irradiance en automne dans le système), excepté pour la baie d'Hudson où la faible tendance négative est associée à l'utilisation plus rapide des sels nutritifs en début de bloom. En été, le système reste largement dominé par la production primaire nouvelle et le réseau trophique herbivore, avec des flux de carbone associés qui augmentent de façon non uniforme sur l'ensemble du système, en réponse à la bathymétrie et aux processus de transport advectif.

Cette étude est la première du genre pour le système de la baie d'Hudson et apporte une nouvelle contribution au couplage 3D de modèles de production glacielle et pélagique

dans les environnements polaires. Elle montre aussi que la notion de « fenêtre optimale » que nous avons abordée tout au long des chapitres 2 et 3 pour caractériser la production primaire (glaciale et pélagique) apparaît comme un outil indispensable pour la compréhension de la réponse du système au réchauffement du climat (Carmack et Wassmann, 2006 ; Gradinger, 2009). Nous sommes encore loin, cependant, de tout savoir sur le fonctionnement de ce système et sur le potentiel d'un tel modèle à prédire avec suffisamment de précisions les impacts sur les écosystèmes des changements envisagés du climat. Si ce type de modèle d'écosystème permet de simuler au premier ordre la réponse des producteurs primaires aux principaux forçages environnementaux (Franks et al., 1986, Runge et al., 2004), l'approche utilisée présente des limitations quant au nombre même d'espèces ou de types fonctionnels utilisés et, de fait, à la capacité du modèle à reproduire les successions écologiques saisonnières. Des améliorations du modèle évoquées tout au long de ce document (sensibilité des organismes à la température, processus de régénération, en particulier dans la glace, diversité fonctionnelle de l'écosystème, bio-optique des eaux côtières, photoacclimation...) pourront vraisemblablement pallier, au moins en partie, à cette faiblesse, mais ce type modèle ne pourra jamais anticiper de changements écologiques profonds en réponse au réchauffement du climat.

D'autres modèles utilisant une approche similaire basée sur les types fonctionnels (e.g. Blackford et al., 2004) se présentent sous une forme plus complexe que celle utilisée dans la présente étude, intégrant un nombre plus grand d'espèce phytoplanctonique et zooplanctoniques, d'autres sels nutritifs (phosphates et silicates) ainsi qu'un compartiment bactérien (interagissant avec le compartiment phytoplanctonique pour la ressource en sels nutritifs tout en contribuant aux processus de régénérations). En revanche, peu ont fait l'objet de simulation 3D couplée à l'échelle régionale, la calibration de ces modèles régionaux 3D nécessitant des temps de calculs excessivement longs et coûteux et ce d'autant plus que le nombre de variables d'état utilisé est grand.

De plus, la non-linéarité dans la formulation des processus biologiques ajoute dans ce cas une difficulté importante à l'interprétation des résultats du modèle, ces effets étant de

plus difficiles à déconvoluer des effets purement physiques (transport et mélange). À titre d'exemple, une étude de sensibilité du modèle couplé à l'ensemencement du bloom phytoplanctonique par les algues de glace a été partiellement réalisée, mais n'est pas présentée dans cette thèse. Les premiers résultats ne montrent pas de patrons généraux pour l'ensemble du système, excepté les régions caractérisées par une forte contribution des algues de glace à la production primaire totale où ce relargage permet un léger avancement du bloom phytoplanctonique (effet d'inoculat). En revanche, un examen approfondi révèle des bouleversements significatifs des productions secondaires (micro et mesozooplancton) dans les zones faiblement productives (Est de la baie d'Hudson et Baie James), qui restent cependant peu significatifs à l'échelle régionale. L'interprétation de ces résultats est encore en cours mais illustre la difficulté d'anticiper la réponse du système lorsqu'on augmente, même faiblement, le degré de complexité d'un tel modèle.

Enfin, il sera nécessaire d'étudier la sensibilité du modèle à un scénario plus « complet » des changements du climat comparativement à celui envisagé ici qui ne tient compte que du changement de la température de l'air. L'intensification du cycle hydrologique, causé par l'augmentation des précipitations et des débits d'eaux douces, ainsi que les apports en matière organique dissoute colorées (CDOM) associés, ou encore les changements dans les régimes des vents (où leur importance sur la colonne d'eau dans des conditions libres de glace) sont autant d'effets potentiellement importants qui peuvent modifier la réponse du système. Ces raffinements nécessaires du modèle (tant structurelle que scénaristique) sont intimement liés aux connaissances *in situ* des conditions environnementales et écologiques du milieu. Le maintien, voire l'intensification (spatiale ou temporelle), de cette cueillette d'information semble donc indispensable à l'amélioration et à la validation des résultats du modèle dans la perspective de la mise en place d'un outil robuste et fonctionnel de prévision de l'effet des changements climatiques sur le système de la baie d'Hudson et, plus généralement, des mers marginales arctiques.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Aagaard, K. et Woodgate, R.A. 2001. Some thoughts on the freezing and melting of sea ice and their effects on the ocean, *Ocean Modelling*, 3, 127–135
- Ainley, D.G., Tynan, C.T. et Stirling, I. 2003. Chapter 8. Sea Ice: a critical habitat for polar marine mammals and birds. In: Thomas D.N. et G.S. Dieckmann (eds) : *Sea Ice: An introduction to its physics, chemistry, biology and geology*. Pp 240–266. Oxford: Blackwell Science
- Ambrose, Jr. W.G. et Renaud, P.E. 1995. Benthic response to water column productivity: evidence for benthic–pelagic coupling in the Northeast Water Polynya. *Journal of Geophysical Research*, 100(C3), 4411–4421
- Ambrose, Jr. W.G. et Renaud, P.E. 1997. Does a pulsed food supply to the benthos affect polychaete recruitment patterns in the Northeast Water Polynya? *Journal of Marine Systems*, 10, 483–495
- Anderson, J.T. et Roff, J.C. 1980a. Seston ecology of the surface waters of Hudson Bay. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37, 2242–2253
- Anderson, J.T. et Roff, J.C. 1980b. Subsurface chlorophyll a maximum in Hudson Bay. *Naturaliste Canadien*, 107, 207–212
- Anderson, G.C., Parsons, T.R. et Stephens, K. 1969. Nitrate distribution in the subarctic Northeast Pacific Ocean. *Deep-Sea Research*, 16, 329–334
- Arrigo, K.R. 2003. Chapter 5. Primary production in sea ice. In: D.N. Thomas et G.S. Dieckmann (eds.): *Sea ice: An introduction to its physics, chemistry, biology and geology*. Pp. 143-183. Oxford: Blackwell Science.
- Arrigo, K.R. et Sullivan, C.W. 1994. A high resolution bio-optical model of microalgal growth: Tests using sea ice algal community time-series data. *Limnology and Oceanography*, 39(3), 609–631

- Arrigo, K.R. et Sullivan, C.W. 1994. A high resolution bio-optical model of microalgal growth: Tests using sea ice algal community time-series data. *Limnology and Oceanography*, 39(3), 609–631
- Arrigo, K.R. et Thomas, D.N. 2004. Large scale importance of sea ice biology in the Southern Ocean. *Antarctic science* 16(4), 471–486
- Arrigo, K.R., Kremer, J.N. et Sullivan, C.W. 1993. A simulated fast ice ecosystem. *Journal of Geophysical Research. C. Oceans*, 98(C4), 6929–6946
- Barber, F.G. et Ladner, M.M. 1968 . Water and Ice. In: Beals C.S. (ed.), *Science, history and Hudson Bay, Volume 1*. Department of Energy, Mines and Ressources, Ottawa, 287–341
- Barrow, E., Maxwell, B. et Gachon, P. (Eds), 2004. *La variabilité et le changement climatique au Canada: le passé, le present et le future*. DSCA Séries d'évaluation scientifique N°2, service météorologique du Canada, Environnement Canada, Toronto, Ontario, 114p
- Bates, N.R. et Mathis, J.T. 2009. The Arctic Ocean marine carbon cycle: evaluation of air-sea CO₂ exchanges, ocean acidification impacts and potential feedbacks. *Biogeosciences*, 6, 2433–2459
- Bengtsson, L., Semenov, V.A. et Johannessen, O.M. 2004. The Early Twentieth-Century Warming in the Arctic—A Possible Mechanism. *Journal of Climate*, 17, 4045–4057
- Bienfang, P., Szyper, J. et Laws, E. 1983. Sinking rate and pigment responses to light-limitation of a marine diatom: Implications to dynamics of chlorophyll maximum layers. *Oceanologica acta*, 6, 55–62
- Blackford, J.C., Allen, J.I. et Gilbert, F.J. 2004. Ecosystem dynamics at six contrasting sites: a generic modelling study. *Journal of Marine Systems*, 52(1-4), 191–215
- Boer, G.J., Flato, G. et Ramsden, D. 2000. A transient climate change simulation with greenhouse gas and aerosol forcing: projected climate to the twenty-first century. *Climate Dynamics*, 16, 427-450

- Booth, J.A. 1984. The epontic algal community of the ice edge zone and its significance to the Davis Strait ecosystem. *Arctic*, 37(3), 234-243
- Budikova, D. 2009. Role of Arctic sea ice in global atmospheric circulation: A review. *Global and Planetary Change*, 68, 149–163
- Carey, A.G. Jr. 1987. Particle flux beneath fast ice in the shallow southwestern Beaufort Sea, Arctic Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 40(3), 247–257
- Carmack, E., Barber, D., Christensen, J., Macdonald, R., Rudels, B. et Sakshaug, E. 2006. Climate variability and physical forcing of the food webs and the carbon budget on panarctic shelves. *Progress in Oceanography*, 71, doi:10.1016/j.pocean.2006.10.005
- Carmack, E.C., Macdonald, R.W. et Jasper, S. 2004. Phytoplankton productivity on the Canadian Shelf of the Beaufort Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 277, 37–50
- Carmack, E.C. et Wassmann, P. 2006. Food webs and physical-biological coupling on pan-Arctic shelves: Unifying concepts and comprehensive perspectives. *Progress in Oceanography*, 71, 446–477
- Cavaliere, D.J., Gloersen, P., Parkinson, C.L., Comiso, J.C., Zwally, H.J. 1997. Observed hemispheric asymmetry in global sea ice changes. *Sciences*, 278(5340), 1104–1106
- Caya, D., Laprise, R., Giguère, M., Bergeron, G., Blanchet, J.-P., Stocks, B.-J., Boer G.-J. et McFarlane, N.A. 1995. Description of the Canadian Regional Climate Model. *Water, Air and Soil Pollution*, 82 (1/2), 477–482
- Cloern, J.E. 1995. An empirical model of the phytoplankton chlorophyll:carbon ratio - the conversion factor between productivity and growth rate. *Limnology and Oceanography*, 40, 1313–1321
- Codisposi, L.A., Friederich, G.E., Sakamoto, C.M. et Gordon, L.I. 1991. Nutrient cycling and primary production in the marine systems of the Arctic and Antarctic. *Journal of Marine Systems*, 2, 279–295

- Comiso, J.C., Parkinson, C.L., Gersten, R. et Stock, L. 2008. Accelerated decline in the Arctic sea ice cover. *Geophysical Research Letters*, 35(1), doi: 10.1029/2007GL031972
- Conover, R.J. 1988. Comparative life histories in the genera *Calanus* and *Neocalanus* in high latitudes of the northern Hemisphere. *Hydrobiologia*, 167/168, 127–142
- Conover, R.J., Herman, A.W., Prinsenberg, S.J. et Harris, L.R. 1986. Distribution and feeding by the copepod *Pseudocalanus* under fast ice during the Arctic spring. *Science*, 232(4755), 1245–1247.
- Conover, R.J. et Huntley, M. 1991. Copepods in ice-covered seas—distribution, adaptations to seasonally limited food, metabolism, growth patterns and life cycle strategies in polar seas. *Journal of Marine Systems*, 2, 1–41
- Cota, G.F. 1985. Photoadaptation of High Arctic ice algae. *Nature*, 315(6016), 219–222
- Cota, G.F., Legendre, L., Gosselin, M. et Ingram, R.G. 1991. Ecology of bottom ice algae: I. Environmental controls and variability. *Journal of Marine Systems*, 2(3-4), 257–277
- Cota, G.F. et Smith, R.E.H. 1991a. Ecology of bottom ice algae: 2. Dynamics, distributions and productivity. *Journal of Marine Systems*, 2(3-4), 279–295
- Cota, G.F. et Smith, R.E.H. 1991b. Ecology of bottom ice algae: 3. Comparative physiology. *Journal of Marine Systems*, 2(3-4), 297–315
- Cota, G.F. et Sullivan, C.W. 1990. Photoadaptation, growth and production of bottom ice algae in the Antarctic. *Journal of Phycology*, 26, 399–411
- Cota, G.F., Prinsenberg, S.J., Bennett, E.B., Loder, J.W., Lewis, M.R., Anning, J.L., Watson, N.H.F. et Harris, L.R. 1987. Nutrient fluxes during extended blooms of Arctic ice algae. *Journal of Geophysical Research. C. Oceans*, 92(C2), 1951–1962
- Cullen, J.J. et Lewis, M.R. 1988. The kinetics of algal photoadaptation in the context of vertical mixing. *Journal of Plankton Research*, 10, 1039–1063

- Cullen, J.J., Reid, F.M.H. et Stewart, E. 1982. Phytoplankton in the surface and chlorophyll maximum off southern-california in August, 1978. *Journal of Plankton Research*, 4, 665–694
- Danielson, E.W. 1971. Hudson Bay ice conditions. *Arctic*, 24, 90–107
- Defossez, M., Saucier, F.J., Myers, P.G., Caya, D. et Dumais, J.-F. 2008. Multi-year observations of deep water renewal in Foxe Basin, Canada. *Atmosphere-Ocean*, 46, 377–390
- Demers, S., Therriault, J.C., Descolas-Gros, C. 1984. Biomass and specific composition of the seasonal sea-ice microflora: influence of light and rate of freezing. *Marine Biology*, 78(2), 185–191
- Demers, S., Legendre, L., Maestrini, S.Y., Rochet, M. et Ingram, R.G. 1989. Nitrogenous nutrition of sea ice microalgae. *Polar Biology*, 9, 377–383
- Dobrzyn, P. et Tatur, A. 2003. Algal pigments in fast ice and under-ice water in an Arctic fjord. *Sarsia*, 88, 291–296
- Drinkwater, K.F. et Harding, G.C., 2001. Effects of the Hudson Strait outflow on the biology of the Labrador Shelf. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58, 171–184
- Drinkwater, K.F. et Jones, E.P. 1987. Density stratification nutrient and chlorophyll distribution in the Hudson Strait region during summer and their relation to tidal mixing. *Continental Shelf Research*, 7, 599–607
- Drolet, R., Fortier, L., Ponton, D. et Gilbert M. 1991. Production of fish larvae and their prey in subarctic southeastern Hudson Bay. *Marine Ecology Progress Series*, 77, 105–118
- Droop, M. R. 1983. 25 years of algal growth kinetics. *Botanica Marina*, 26, 99–112
- Ducklow, H.W. et Yager P.L. 2007. Chapter 10: Pelagic bacterial processes in polynyas. In: Smith, W.O., Barber D.G. (Eds.), *Polynyas, windows to the world*, Elsevier/CRC. New York, pp. 323–362

- Dunbar, M.J. 1973. Chlorophyll and nutrient measurements in sea ice, Gulf of St. Lawrence. Proceedings of workshop of physical sciences in the Gulf and Estuary of St. Lawrence held at University of Quebec at Rimouski, October 11-12, pp.106–127
- Dunbar, M.J. 1958. Physical oceanographic results of the “Calanus” expeditions in Ungava Bay, Frobisher Bay, Cumberland Sound, Hudson Strait and northern Hudson Bay, 1949-1955. *Journal of Fishery Research Board Canada*, 15, 155–201
- Dunbar M.J., Acreman J.C., 1980. Standing crops and species composition of diatoms in sea-ice from Robeson Channell to the Gulf of St. Lawrence, *Ophelia*, 19: 61–72
- Dunton, K.H., Goodall, J.L., Schonberg, S.V., Grebmeier, J.M. et Maidment, D.R. 2005. Multi-decadal synthesis of benthic-pelagic coupling in the western arctic: Role of cross-shelf advective processes. *Deep-Sea Research II*, 52, 3462–3477
- Edwards, A.M. et Bees, M.A. 2001. Generic dynamics of a simple plankton population model with a non-integer exponent of closure. *Chaos, Solitons and Fractals*, 12, 289–300
- Eicken, H. 2003: Chapter 2. From the microscopic, to the macroscopic, to the regional scale: growth, microstructure and properties of sea Ice. In: D.N. Thomas, G.S. Dieckmann (eds.): *Sea ice: An introduction to its physics, chemistry, biology and geology*, pp. 22-81, Oxford: Blackwell Science
- Feder, H.M., Naidu, A.S., Jewett, S.C., Hameedi, J.M., Johnson, W.R. et Whitley, T.E. 1994. The northeastern Chukchi Sea: benthos–environmental interactions. *Marine Ecology Progress Series*, 111, 171–190
- Fennel, K. et Boss, E., 2003. Subsurface maxima of phytoplankton and chlorophyll: Steady-state solutions from a simple model. *Limnology and Oceanography*, 48, 1521–1534
- Ferland, J., Gosselin, M., Starr, M., soumis à *Journal of Marine Systems*. Environmental control of summer primary production in the Hudson Bay system: the role of stratification

- Fortier, L., Ponton, D., Gilbert, M. 1995. The match/mismatch hypothesis and the feeding success of fish larvae in ice-covered southeastern Hudson Bay. *Marine Ecology Progress Series*, 120(1-3), 11–27
- Fortier, M., Fortier, L., Michel, C. et Legendre, L. 2002. Climatic and biological forcing of the vertical flux of biogenic particles under seasonal Arctic sea ice. *Marine Ecology Progress Series*, 225, 1–16
- Fortier, L., Gilbert, M., Ponton, D., Ingram, R.G., Robineau, B. et Legendre, L. 1996. Impact of freshwater on a subarctic coastal ecosystem under seasonal sea ice (southern Hudson Bay, Canada). III. Feeding success of marine fish larvae. *Journal of Marine Systems*, 7, 251–265
- Franks, P.J.S., Wroblewski, J.S. et Flierl, G.R. 1986. Behavior of a simple plankton model with food-level acclimation by herbivores. *Marine Biology*, 91(1), 121–129
- Gagnon, A.S. et Gough, W.A. 2005a. Climate change scenarios for the Hudson Bay region: An intermodel comparison. *Climatic Change*, 69(2-3), 269–297
- Gagnon, A.S. et Gough, W.A. 2005b. Trends in the dates of ice freeze-up and breakup over Hudson Bay, Canada. *Arctic* 58(4), 370–382
- Gagnon, A.S. et Gough, W.A., 2006. East–west asymmetry in long-term trends of landfast ice thickness in the Hudson Bay region, Canada. *Climate Research*, 32, 177–186
- Geider, R.J., MacIntyre, H.L. et Kana, T.M. 1997. Dynamic model of phytoplankton growth and acclimation: Responses of the balanced growth rate and the chlorophyll a : carbon ratio to light, nutrient-limitation and temperature. *Marine Ecology Progress Series*, 148(1-3), 187–200
- Godin, G. 1986. Modification by an ice cover of the tide in James Bay and Hudson Bay. *Arctic*, 39(1), 65–67
- Gosselin, M., Legendre, L., Demers, S. et Ingram, R.G. 1985. Responses of sea ice microalgae to climatic and fortnightly tidal energy inputs (Manitounuk Sound, Hudson Bay). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 42(5), 999–1006

- Gosselin, M., Legendre, L., Therriault, J.C., Demers, S. et Rochet, M. 1986. Physical control of the horizontal patchiness of sea ice microalgae. *Marine Ecology Progress Series*, 29, 289–298
- Gosselin, M., Legendre, L., Therriault, J.C. et Demers, S., 1990. Light and nutrient limitation of sea-ice microalgae (Hudson Bay, Canadian Arctic). *Journal of Phycology*, 26(2), 220–232
- Gosselin, M., Levasseur, M., Wheeler, P.A., Horner, R.A. et Booth, B.C. 1997. New measurements of phytoplankton and ice algal production in the Arctic Ocean. *Deep-Sea Research (Part II, Topical Studies in Oceanography)*, 44(8), 1623–1644
- Gradinger, R. 1996. Occurrence of an algal bloom under Arctic pack ice. *Marine Ecology Progress Series*, 131, 301–305
- Gradinger, R. 2009. Sea-ice algae: Major contributors to primary production and algal biomass in the Chukchi and Beaufort Seas during May/June 2002. *Deep Sea Research (Part II, Topical Studies in Oceanography)*, 56(17), doi:10.1016/j.dsr2.2008.10.016
- Gradinger, R. et Ikävalko, J. 1998. Organism incorporation into newly forming Arctic sea ice in the Greenland Sea. *Journal of Plankton Research*, 20, 871–886
- Gradinger, R., Spindler, M. et Henschel, D. 1991. Development of Arctic sea ice organisms under graded snow cover. *Polar Research*, 10(1), 295–307
- Gradinger, R., Friedrich, C. et Spindler, M. 1999. Abundance, biomass and composition of the sea ice biota of the Greenland Sea pack ice. *Deep-Sea Research*, 46, 1457–1472
- Grainger, E.H. 1968. Marine life in Hudson Bay. II. Invertebrate animals. In: Beals C.S. (ed.), *Science, history and Hudson Bay*, Volume 1. Department of Energy, Mines and Resources, Ottawa, 351–360
- Grainger, E.H., Lovrity, J.E. et Evans, M.S. 1977. Biological oceanographic observations in the Eskimo Lakes, Arctic Canada. Physical, nutrient and primary production data, 1961-1975. Technical Report of Fisheries Mar. Ser. Res. Dev., 685

- Granskog, M.A. 1999. Baltic sea ice as a medium for storage of particulate matter and elements. *ICES Journal of Marine Science*, 56(a), 172–175
- Granskog, M.A., Kaartokallio, H., Kuosa, H., Thomas, D.N., Ehn, J. et Sonninen, E. 2005. Scales of horizontal patchiness in chlorophyll a, chemical and physical properties of landfast sea ice in the Gulf of Finland (Baltic Sea). *Polar Biology*, 28 (4), 276–283
- Granskog, M.A., Macdonald, R.W., Mundy, C.-J. et Barber, D.G. 2007. Distribution, characteristics and potential impacts of chromophoric dissolved organic matter (CDOM) in Hudson Strait and Hudson Bay, Canada. *Continental Shelf Research*, 27, 2032–2050
- Granskog, M.A., Macdonald, R.W., Kuzyk, Z.Z.A., Seneville, S., Mundy, C.-J., Barber, D.G., Stern, G.A. et Saucier F. 2009. Coastal conduit in southwestern Hudson Bay (Canada) in summer: Rapid transit of freshwater and significant loss of colored dissolved organic matter. *Journal of Geophysical Research*, 114, C08012, doi: 10.1029/2009JC005270
- Grebmeier, J.M. et Barry, J.P. 1991. The influence of oceanographic processes on pelagic–benthic coupling in polar regions: a benthic perspective. *Journal of Marine Systematics*, 2, 495–518
- Grebmeier, J.M., Overland, J.E., Moore, S.E., Farley, E.V., Carmack, E.C., Cooper, L.W., Frey, K.E., Helle, J.H., McLaughlin, F.A. et McNutt, S. 2006. A major ecosystem shift in the northern Bering Sea. *Science*, 311(5766), 1461–1464
- Griffiths, D.K., Pingree, R.D. et Sinclair, M., 1981. Summer tidal fronts in the near-arctic regions of Foxe Basin and Hudson Bay. *Deep Sea Research*, 28(8A), 865–873
- Guerrero, M.A. et Jones, R.D., 1996. Photoinhibition of marine nitrifying bacteria. II. Dark recovery after monochromatic or polychromatic irradiation. *Marine Ecology Progress Series*, 141, 193–198
- Hachey, H.B. 1931. Biological and oceanographic conditions in Hudson Bay. 6. The general hydrography and hydrodynamics of the waters of the Hudson Bay regions. *Contr. Can. Biol.*, 7, 91–118

- Haecky, P. et Andersson, A. 1999. Primary and bacterial production in sea ice in the northern Baltic Sea. *Aquatic Microbial Ecology*, 20(2), 107–118
- Haecky, P., Jonsson, S. et Andersson, A. 1998. Influence of sea ice on the composition of the spring phytoplankton bloom in the northern Baltic Sea. *Polar Biology*, 20, 1–8
- Hall, R.T. et Rothrock, D.A. 1987. Photogrammetric observations of the lateral melt of sea ice floes. *Journal of Geophysical Research. C. Oceans*, 92(C7), 7045–7048
- Hansen, P.J., Bjornsen, P.K. et Hansen, B.W. 1997. Zooplankton grazing and growth: Scaling within the 2-2,000- μ m body size range. *Limnology and Oceanography*, 42(4), 687–704
- Harvey, M., Therriault, J.C. et Simard, N. 1997. Late-summer distribution of phytoplankton in relation to water mass characteristics in Hudson Bay and Hudson Strait (Canada). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54, 1937–1952
- Harvey, M., Therriault, J.C. et Simard, N. 2001. Hydrodynamic control of late summer species composition and abundance of zooplankton in Hudson Bay and Hudson Strait (Canada). *Journal of Plankton Research*, 23, 481–496
- Harvey, M., Starr, M., Therriault, J.C., Saucier, F. et Gosselin, M. 2006. MERICA-Nord Program: Monitoring and Research in the Hudson Bay Complex. *AZMP Bulletin*, 5, 27–32
- Hegseth, E.N. 1992. Sub-ice algal assemblages of the Barents Sea: Species composition, chemical composition, and growth rates. *Polar Biology*, 12, 485–496
- Hegseth, E.N. 1998. Primary production of the northern Barents Sea. *Polar Research*, 17(2), 113–123
- Hegseth, E.N. et Von Quillfeld, C.H. 2002. Low phytoplankton biomass and ice algal blooms in the Weddell Sea during the ice-filled summer of 1997. *Antarctic Science*, 14 (3), 231–243
- Heide-Jørgensen, M.P., Laird, K.L., Logsdon, M.L. et Nielsen, T.G. 2007. Springtime coupling between chlorophyll a, sea ice and sea surface temperature in Disko Bay, West Greenland. *Progress in Oceanography*, 73, 79–95

- Holland, M.M. et Bitz, C.M. 2003. Polar amplification of climate change in coupled models. *Climate Dynamics*, 21, 221–232
- Horner, R.A. et Schrader, G.C. 1982. Relative contributions of ice algae, phytoplankton, and benthic microalgae to primary production in nearshore regions of the Beaufort Sea. *Arctic*, 35, 484–503
- Hsiao, S.I.C. 1980. Quantitative composition, distribution, community structure and standing stock of sea ice microalgae in the Canadian Arctic. *Arctic*, 33(4), 768–793
- Hsiao, S.I.C. 1992. Dynamics of ice algae and phytoplankton in Frobisher Bay. *Polar Biology*, 12, 645–651
- Hudier, E. et Ingram, R.G. 1994. Small scale melt processes governing the flushing of nutrients from a first-year sea ice, Hudson Bay, Canada. *Oceanologica Acta*, 17(4), 397–403
- Hudon, C., Morin, R., Bunch, J. et Harland, R. 1996. Carbon and nutrient output from the Great Whale River (Hudson Bay) and a comparison with other rivers around Quebec. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 53(7), 1513–1525
- Hunke, E.C. et Dukowicz, J.K. 1997. An elastic–viscous–plastic model for sea ice dynamics. *American Meteorological Society*, 27, 1849–1867
- Hunstman, A.G. 1931. Biological and oceanographic conditions in Hudson Bay. I. Hudson Bay and the determination of fisheries. *Contr. Can. Biol.*, 6, 455–642.
- Hunstman, A.G. 1954. Production of life in Hudson Bay. *Transactions of the Royal Society of Canada*. 48, 25–29
- Hunt, G.L. Jr., et Stabenro, P.J. 2002. Climate Change and the Control of Energy Flow in the Southeastern Bering Sea. *Progress in Oceanography*, 55, 5–22
- Hunter, J.G. 1968. Marine life in Hudson Bay. III. Fishes and fisheries. In: Beals C.S. (ed.), *Science, history and Hudson Bay*, Volume 1. Department of Energy, Mines and Resources, Ottawa, 360–368

- Ikävalko, J. et Thomsen, H.A. 1997. The Baltic Sea ice biota (March 1994): a study of the protistan community. *European Journal of Protistology*, 33, 229–243
- IMBER 2005. Science Plan and Implementation Strategy. IGBP Report No. 52, IGBP Secretariat, Stockholm
- Ingram, R.G. et Larouche, P. 1987. Under-ice characteristics of the La Grande River plume due to discharge variations. *Atmosphere-Ocean*, 25, 242–250
- Ingram, R.G. et Prinsenber, S. 1998. Coastal oceanography of Hudson Bay and surrounding eastern Canadian arctic waters coastal segment. In: A.R. Robinson & K.H. Brink (eds.): *The sea: ideas and observation on progress in the study of the seas*. Chapter 29, Pp. 835-859. New York: John Wiley and Sons
- Ingram, R.G., Osler, J.C. et Legendre, L. 1989. Influence of Internal Wave Induced Vertical Mixing on Ice Algal Production in a Highly Stratified Sound. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 29(5), 435–446
- Ingram, R.G., Wang, J., Lin, C., Legendre, L. et Fortier, L. 1996. Impact of freshwater on a subarctic coastal ecosystem under seasonal sea ice (southeastern Hudson Bay, Canada). I. Interannual variability and predicted global warming influence on river plume dynamics and sea ice. *Journal of Marine Systems*, 7, 221–231
- Irwin, B., Dicki P., Hodgson, M. et Platt, T. 1988. Primary production and nutrients on the Labrador Shelf, in Hudson Strait and Hudson Bay in August and September 1982. *Canadian Data Reports of Fisheries and Aquatic Sciences*, 692(iv), 139 p
- Jin, M., Deal, C.J., Wang, J., Shin, K.-H., Tanaka, N., Whitley, T.E., Lee, S.H. et Gradinger, R.R. 2006. Controls of the landfast ice–ocean ecosystem offshore Barrow, Alaska. *Annals of Glaciology*, 44, 63–72
- Jin, M., Deal, C.J., Wang, J., Alexander, V., Gradinger, R.R., Saitoh, S., Iida, T., Wan Z. et Stabeno, P. 2007. Ice-associated phytoplankton blooms in the southeastern Bering Sea. *Geophysical Research Letters*, 34, doi:10.1029/2006GL028849
- Joannessen, O.M., Bengtsson, L., Miles, M.W., Kuzmina, S.I., Semenov, V.A., Alekseev, G.V., Nagurnyi, A.P., Zakharov, V.F., Bobylev, L.P., Pettersson, L.H.,

- Hasselmann, K. et Cattle, H.P. 2004. Arctic Climate Change: observed and modeled temperature and sea-ice variability. *Tellus*, 56(A), 328–341
- Johannessen S.C. et Macdonald, R.W. 2009. Effects of local and global change on an inland sea: the Strait of Georgia, British Columbia, Canada. *Climate Research*, 40, 1–21, doi: 10.3354/cr00819
- Joly, S., Senneville, S., Caya, D. et Saucier, F.J. 2010. Sensitivity of Hudson Bay sea ice and ocean climate to atmospheric temperature forcing. *Climate Dynamics*, DOI 10.1007/s00382-009-0731-4
- Jones, E.P. et Anderson, L.G. 1994. Northern Hudson Bay and Foxe Bassin: water masses, circulation and productivity. *Atmosphere-Ocean*, 32, 361–374
- Kaartokallio, H. 2001. Evidence for active microbial nitrogen transformations in sea ice (Gulf of Bothnia, Baltic Sea) in midwinter. *Polar Biology*, 24, 21–28
- Kaartokallio, H. 2004. Food web components, and physical and chemical properties of Baltic Sea ice. *Marine Ecology Progress Series*, 273, 49–63
- Kirst, G.O. et Wiencke, C. 1995. Ecophysiology of polar algae. *Journal of Phycology*, 31, 181–199
- Krembs, C., Gradinger, R. et Spindler, M. 2000. Implications of brine channel geometry and surface area for the interaction of sympagic organisms in Arctic sea ice. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 243(1), 55–80
- Krembs, C., Tuschling, K. et Juterzenka, K.V. 2002. The topography of the ice-water interface – its influence on the colonization of sea ice by algae. *Polar Biology*, 25, 106–117
- Kudoh, S. 1995. Characteristics of sea ice algal community and the primary production in Saroma Ko Lagoon and Resolute Passage, 1992 (extended abstract). *Proc. NIPR Symposium Polar Biology*, 8, 54–56
- Lapoussière, A., Michel C., Gosselin, M. et Poulin, M. 2009. Spatial variability in organic material sinking export in the Hudson Bay system, Canada, during fall. *Continental Shelf Research*, 29, 1276–1288, doi:10.1016/j.csr.2009.02.004

- Lapoussière, A., Michel, C., Gosselin, M., Starr, M. et Poulin, M. Soumis à *Journal of Marine Systems*. Significance of particle-attachment bacteria for the recycling and export of organic material in the Hudson Bay system
- Laprise, R., D. Caya, A. Frigon and D. Paquin (2003): Current and perturbed climate as simulated by the second-generation Canadian Regional Climate Model (CRCM-II) over northwestern North America. *Clim. Dynamics*, 21, 405–421, DOI:10.1007/s00382-003-0342-4
- Larouche, P. et Galbraith, P.S. 1989. Factors affecting fast ice consolidation in southeastern Hudson Bay, Canada. *Atmosphere-Ocean*, 27, 367–375
- Laurion, I., Demers, S. et Vezina, A.F. 1995. The microbial food web associated with the ice algal assemblage: Biomass and bacterivory of nanoflagellate protozoans in Resolute Passage (High Canadian Arctic). *Marine Ecology Progress Series*, 120(1-3), 77–87
- Lavoie, D., Denman, K. et Michel, C. 2005. Modeling ice algal growth and decline in a seasonally ice-covered region of the Arctic (Resolute Passage, Canadian Archipelago). *Journal of Geophysical Research*, 110, doi:10.1029/2005JC002922
- Lavoie, D., Macdonald, R.W. et Denman, K.L., 2008. Primary productivity and export fluxes on the Canadian shelf of the Beaufort Sea: A modelling study. *Journal of Marine Systems*, 75, doi:10.1016/j.jmarsys.2008.07.007
- LeBlond, P.H., Osborne, T.M., Hodgins, D.O., Goodman, R. et Metge, M. 1981. Surface circulation in the western Labrador Sea. *Deep-Sea Research*, 28(A), 683–693
- Lee, S.H., Whitley, T.E. et Kang, S.-H. 2008. Spring time production of bottom ice algae in the landfast sea ice zone at Barrow, Alaska. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 367, doi:10.1016/j.jembe.2008.09.018
- Le Fèvre, J., Legendre, L. et Rivkin, R.B. 1998. Fluxes of biogenic carbon in the Southern Ocean: roles of large microphagous zooplankton. *Journal of Marine Systems*, 17(1-4), 325–345
- Le Fouest, V., Zakardjian, B., Saucier, F. et Starr, M. 2005. Seasonal versus synoptic variability in planktonic production in a high-latitude marginal sea: the Gulf of

- St. Lawrence (Canada). *Journal of Geophysical Research*, 110, C09012, doi:10.1029/2004JC002423
- Le Fouest, V., Zakardjian, B., Saucier, F.J. et Cizmeli, S.A. 2006. Application of SeaWiFS- and AVHRR-derived data for mesoscale and regional validation of a 3-D high-resolution physical-biological model of the Gulf of St. Lawrence (Canada), *Journal of Marine Systems*, 60, 30–50
- Le Fouest, V., Zakardjian, B. et Saucier, F.J. 2009. Plankton ecosystem response to freshwater-associated bulk turbidity in the subarctic Gulf of St. Lawrence (Canada): A modelling study. *Journal of Marine Systems*, doi:10.1016/j.jmarsys.2009.12.003
- Legendre, L., Demers, S. et Gosselin, M. 1987. Chlorophyll and photosynthetic efficiency of size fractionated sea-ice microalgae (Hudson Bay, Canadian Arctic). *Marine Ecology Progress Series*, 40, 199–203
- Legendre, L., Martineau, M.J., Therriault, J.C. et Demers, S. 1992. Chlorophyll a biomass and growth of sea-ice microalgae along a salinity gradient (southeastern Hudson Bay, Canadian Arctic). *Polar Biology*, 12, 445–453
- Legendre, L., Rassoulzadegan, F. et Michaud, J. 1999. Identifying the dominant process (physical versus biological) in pelagic marine ecosystems from field estimates of chlorophyll a and phytoplankton production. *Journal of Plankton Research*, 21, 1643–1658
- Legendre, L., Robineau, B., Gosselin, M., Michel, C., Ingram, R.G., Fortier, L., Therriault, J.C., Demers, S. et Monti, D. 1996. Impact of freshwater on a subarctic coastal ecosystem under seasonal sea ice (southeastern Hudson Bay) 2. Production and export of microalgae. *Journal of Marine Systems*, 7(2-4), 223–250
- Lengaigne, M., Madec, G., Bopp, L., Menkes, C., Aumont, O. et Cadule, P. 2009. Biophysical feedbacks in the Arctic Ocean using an earth system model. *Geophysical Research Letters*, 36, L21602, doi:10.1029/2009GL040145
- Lewis, M.R., Cullen, J.J. et Platt, T., 1983. Phytoplankton and thermal structure on the upper ocean: Consequences of nonuniformity in chlorophyll profile. *Journal of Geophysical research-oceans and atmospheres*, 88(C4), 2565–2570

- Lindsay, R.W. et Zhang, J. 2005. The thinning of Arctic sea ice, 1988-2003: have we passed a tipping point? *Journal of Climate*, 18(22), 4879–4894
- Lizotte, M.P. 2001. The contributions of sea ice algae to Antarctic marine primary production. *American Zoologist*, 41(1), 57–73
- Lizotte, M.P. 2003. Chapter 6. The microbiology of sea ice. In: D.N. Thomas & G.S. Dieckmann (eds.): *Sea ice: An introduction to its physics, chemistry, biology and geology*, Pp. 184-210. Oxford: Blackwell Science
- Lytle, V.I. et Ackley, S.F. 1996. Heat flux through sea ice in the western Weddell Sea: convective and conductive transfer processes. *Journal of Geophysical Research*, 101, 8853–8868
- MacIntyre, H.L., Kana, T.M., Anning, T. et Geider, R.J. 2002. Photoacclimation of photosynthesis irradiance response curves and photosynthetic pigments in microalgae and cyanobacteria. *Journal of Phycology*, 38, 17–38
- Maestrini, S.Y., Rochet, M., Legendre, L. et Demers, S. 1986. Nutrient limitation of the bottom-ice microalgal biomass (southeastern Hudson Bay, Canadian Arctic). *Limnology and Oceanography*, 31(5), 969–982
- Manabe, S., Milly, P.C.D. et Wetherald, R. 2004. Simulated long-term changes in river discharge and soil moisture due to global warming. *Hydrological Sciences Journal/Journal des Sciences Hydrologiques*, 49(4), 625–642
- Markham, W.E. 1986. The Ice Cover. In: Martini I.P. (Ed). *Canadian Inland Seas*, Elsevier Elsevier Oceanography Series, 44, 101–116
- Markus, T., Stroeve, J.C. et Miller, J. 2009. Recent changes in Arctic sea ice melt onset, freezeup, and melt season length, *Journal of Geophysical Research*, 114, C12024, doi: 10.1029/2009JC005436
- Martini, I.P. 1986. *Canadian Inland Seas*. Amsterdam: Elsevier.
- Matsumoto, K., Takanezawa, T. et Ooe, M. 2000. Ocean tide models developed by assimilating TOPEX/POSEIDON altimeter data into hydrodynamical model: A

- global model and a regional model around Japan. *Journal of Oceanography*, 56(5), 567–581
- McMinn, A. et Hegseth, E.N. 2007. Sea ice primary productivity in the northern Barents Sea, spring 2004. *Polar Biology*, 30, doi:10.1007/s00300-006-0182-x
- McMinn, A., Ryan, K.G., Ralph, P.J. et Pankowski, A. 2007. Spring sea ice photosynthesis, primary productivity and biomass distribution in eastern Antarctica, 2002–2004. *Marine Biology*, 151, doi:10.1007/s00227-006-0533-8
- Mellor, G.L. et Yamada, T. 1982. Development of a turbulence closure model for geophysical fluid problems. *Reviews of Geophysics and Space Physics*, 20, 851–875
- Michel, C., Ingram, R.G. et Harris, L.R. 2006. Variability in oceanographic and ecological processes in the Canadian Arctic Archipelago. *Progress in Oceanography*, 71, 379–401
- Michel, C., Legendre, L., Demers, S. et Therriault, J.C. 1988a. Photoadaptation of sea-ice microalgae in springtime: Photosynthesis and carboxylating enzymes. *Marine ecology progress series*, 50(1-2), 177–185
- Michel, C., Legendre, L., Therriault, J.C., Demers, S. 1988b. Photosynthetic responses of Arctic sea-ice microalgae to short-term temperature acclimation. *Polar biology*, 9, 437–442
- Michel, C., Legendre, L., Ingram, R.G., Gosselin, M. et Levasseur, M. 1996. Carbon budget of sea ice algae in spring: evidence of a significant transfer to zooplankton grazers. *Journal of Geophysical Research*, 101(C8), 18345–18360
- Michel, C., Legendre, L., Therriault, J.C., Demers, S. et Vandavelde, T. 1993. Springtime coupling between ice algal and phytoplankton assemblages in southeastern Hudson Bay, Canadian Arctic. *Polar Biology*, 13, 441–449, doi: 10.1007/BF00233135
- Michel, C., Nielsen, T.G., Nozais, C. et Gosselin, M. 2002. Significance of sedimentation and grazing by ice micro- and meiofauna for carbon cycling in annual sea ice (northern Baffin Bay). *Aquatic Microbial Ecology*, 30(1), 57–68

- Mikkelsen, D.M., Rysgaard, S. et Glud, R.N. 2008. Microalgal composition and primary production in Arctic sea ice: a seasonal study from Kobbefjord (Kangerluarsunnguaq), West Greenland. *Marine Ecology Progress Series*, 368, 65–74
- Mock, T. et Gradinger, R. 1999. Determination of Arctic ice algal production with a new in situ incubation technique. *Marine Ecology Progress Series*, 177, 15–26
- Mock, T. et Gradinger, R. 2000. Changes in photosynthetic carbon allocation in algal assemblages of Arctic sea ice with decreasing nutrient concentrations and irradiance. *Marine Ecology Progress Series*, 202, 1–11
- Moline, M.A., Karnovsky, N.J., Brown, Z., Divoky, G.J., Frazer, T.K., Jacoby, C.A., Torres, J.J. et Fraser, W.R. 2008. High latitude changes in ice dynamics and their impact on polar marine ecosystems. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1134, doi:10.1196/annals.1439.010
- Monti, D., Legendre, L., Therriault, J.-C. et Demers, S. 1996. Horizontal distribution of sea-ice microalgae: Environmental control and spatial processes (southeastern Hudson Bay, Canada). *Marine Ecology Progress Series*, 133(1-3), 229–240
- Morgan-Kiss, R.M., Priscu, J.C., Pockock, P.T., Gudynaite-Savitch, L. et Huner N.P.A. 2006. Adaptation and acclimation of photosynthetic microorganisms to permanently cold environments. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 70(1), 222–252, doi: 10.1128/MMBR.70.1.222-252.2006
- Morison, J., Aagaard, K. et Steele, M. 2000. Recent environmental changes in the Arctic: A review. *Arctic*, 54, 359–371
- Mundy, C.J., Barber, D.G. et Michel C. 2005. Variability of snow and ice thermal, physical and optical properties pertinent to sea ice algae biomass during spring. *Journal of Marine Systems*, 58(3-4), doi:10.1016/j.jmarsys.2005.07.003
- Mundy, C.J., Barber, D.G., Michel, C. et Marsden, R.F. 2007. Linking ice structure and microscale variability of algal biomass in Arctic first-year sea ice using an in situ photographic technique. *Polar Biology*, 30(9), doi:10.1007/s00300-007-0267-1

- Mundy, C.J., Gosselin, M., Starr, M. et Michel, C. 2010. Riverine export and the effects of circulation on dissolved organic carbon in the Hudson Bay system, Canada. *Limnology and Oceanography*, 55, 315–323
- Nechaev, D., Yaremchuk, M. et Ikeda, M. 2004. Decadal variability of circulation in the Arctic Ocean retrieved from climatological data by a variational method. *Journal of Geophysical Research. C. Oceans*, 109(C4), doi:10.1029/2002JC001740
- Nishi, Y. et Tabeta, S. 2005. Analysis of the contribution of ice algae to the ice-covered ecosystem in Lake Saroma by means of a coupled ice-ocean ecosystem model. *Journal of Marine Systems*, 55, doi:10.1016/j.jmarsys.2004.08.002
- Nishi, Y. et Tabeta, S. 2007. Sunlight and tidal interaction as a mechanism of carbon transport in an ice-covered region: Results of a coupled ice-ocean ecosystem model. *Continental Shelf Research*, 27(1), doi:10.1016/j.csr.2006.08.005
- Nishi, Y. et Tabeta, S. 2008. Relation of material exchange between sea ice and water to a coupled ice-ocean ecosystem at the Hokkaido coastal region of the Okhotsk Sea. *Journal of Geophysical Research. C. Oceans*, 113(C1), doi:10.1029/2006JC004077
- Nozais, C., Gosselin, M., Michel, C. et Tita, G. 2001. Abundance, biomass, composition and grazing impact of the sea ice meiofauna in the North Water, northern Baffin Bay. *Marine Ecology Progress Series*, 217, 235–250
- Pabi, S., van Dijken, G.L. et Arrigo, K.R. 2008. Primary production in the Arctic Ocean, 1998-2006. *Journal of Geophysical Research*, 113, C08005, doi: 10.1029/2007JC004578
- Perovich, D.K. 1996. The optical properties of sea ice. CRREL Monograph, 96-1, 25 pp
- Pett, R.J. et Roff, J.C. 1982. Some observations and deductions concerning the deep waters of Hudson Bay. *Naturaliste Canadien*, 109, 767–774
- Piepenburg, D. 2005. Recent research on Arctic benthos: common notions need to be revised. *Polar Biology*, 28, 733–755, doi: 10.1007/s00300-005-0013-5

- Platt, T, Gallegos, C.L et Harrison, W.G. 1980. Photoinhibition of photo-synthesis in natural assemblages of marine phytoplankton. *Journal of Marine Research*, 38, 687–701
- Poulin, M. et Cardinal, A. 1982. Sea ice diatoms from Manitounuk Sound, southeastern Hudson Bay (Quebec, Canada). II. Naviculaceae, genus *Navicula*. *Canadian Journal of Botany*, 60(12), 2825–2845
- Poulin, M. et Cardinal, A. 1983. Sea ice diatoms from Manitounuk Sound, southeastern Hudson Bay (Quebec, Canada). III. Cymbellaceae, Entomoneidaceae, Gomphonemataceae, and Nitzschiaceae. *Canadian Journal of Botany*, 61(1), 107–110
- Prieur, L. et Legendre L. 1988. Oceanographic criteria for new phytoplankton production. In: Rothschild, B.J. (Ed.), *Toward a theory on biological-physical interactions in the world ocean*, Kluwer, Dordrecht, pp.71–112
- Prinsenber, S.J. 1986: The circulation pattern and current structure of Hudson Bay. In: I.P. Martini (ed.): *Canadian inland seas*, Pp.187-204. Amsterdam: Elsevier
- Prinsenber, S.J. 1982. Present and Future Circulation and Salinity in James Bay. *Le Naturaliste Canadien*, 109, 827–841
- Prinsenber, S.J. 1988. Ice-cover and ice-ridge contributions to the freshwater contents of Hudson Bay and Foxe Basin. *Arctic*, 41(1), 6–11
- Renaud, P.E., Riedel, A., Michel, C., Morata, N., Gosselin, M., Juul-Pedersen, T. et 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, 1–12. doi:10.1016/j.jmarsys.2006.07.006
- Riebesell, U., Schloss, I. et Smetacek, V.S. 1991. Aggregation of algae released from melting sea ice: implications for seeding and sedimentation. *Polar Biology*, 11, 239-248
- Riedel, A., Michel, C. et Gosselin, M. 2006. Seasonal study of sea-ice exopolymeric substances on the Mackenzie shelf : implications for transport of sea-ice bacteria and algae. *Aquatic Microbial Ecology*, 45, 195–206

- Riedel, A., Michel, C., Gosselin, M. et LeBlanc, B. 2007. Enrichment of nutrients, exopolymeric substances and microorganisms in newly formed sea ice on the Mackenzie shelf. *Marine Ecology Progress Series*, 342, 55–67
- Rigor, I.G., Wallace, J.M. et Colony, R.L. 2002. Response of sea ice to the Arctic Oscillation. *Journal of Climate*, 15(18), 2648–2663
- Robinson, D.H., Arrigo, K.R., Kolber, Z., Gosselin, M. et Sullivan, C.W. 1998. Photophysiological evidence of nutrient limitation of platelet ice algae in McMurdo Sound, Antarctica. *Journal of Phycology*, 34, 788–797
- Rochet, M. et Grainger, E.H. 1988. Community structure of zooplankton in eastern Hudson Bay. *Canadian Journal of Zoology*, 66, 1626–1630
- Roff, J.C. et Legendre, L. 1986. Physico-chemical and biological oceanography of Hudson Bay. In: I.P., Martini (Ed.), *Canadian inland seas*. Elsevier, Amsterdam, pp. 265–291
- Rothrock, D.A., Yu, Y. et Maykut, G.A. 1999. Thinning of the Arctic Sea-Ice Cover. *Geophysical Research letters*, 26, 3469–2472
- Rozanska, M., Poulin, M. et Gosselin, M. 2008. Protist entrapment in newly formed sea ice in the Coastal Arctic Ocean. *Journal of Marine Systems*, 74, doi:10.1016/j.jmarsys.2007.11.009
- Rozanska, M., Gosselin, M., Poulin, M., Wiktor, J.F. et Michel, C. 2009. Influence of environmental factors on the development of bottom ice protist communities during the winter–spring transition. *Marine Ecology Progress Series*, 386, 43–59
- Runge, J.A. et Ingram, R.G. 1988. Underice grazing by planktonic, calanoid copepods in relation to a bloom of ice microalgae in southeastern Hudson Bay. *Limnology and Oceanography*, 33, 280–286
- Runge, J.A., Franks, P.J.S., Gentleman, W.C., Megrey, B.A., Rose, K.A., Werner, F.E. et Zakardjian, B. 2005. Diagnosis and prediction of variability in secondary production and fish recruitment processes: developments in physical-biological modelling. In: Robinson, A.R., Brink, K. (Eds.), *The Sea, Volume 13, The Global*

Coastal Ocean: Multi-Scale Interdisciplinary Processes. Harvard University Press, Cambridge, pp. 413–473

Runge, J.A., Therriault, J.-C., Legendre, L., Ingram, R.G. et Demers, S. 1991. Coupling between ice microalgal productivity and the pelagic, metazoan food web in southeastern Hudson Bay: A synthesis of results. *Polar Research*, 10(1-2), 325–338

Rysgaard, S., Nielsen, T.G. et Hansen, B.W. 1999. Seasonal variation in nutrients, pelagic primary production and grazing in a high-Arctic coastal marine ecosystem, Young Sound, Northeast Greenland. *Marine Ecology Progress Series*, 179, 13–25

Sakshaug, E. 2004. Primary and secondary production in the Arctic Seas. In: Stein, R., Macdonald, R.W. (Eds.), *The organic carbon cycle in the Arctic Ocean*. Springer, Berlin, pp. 57–82

Saucier, F.J., Senneville, S., Prinsenber, S., Roy, F., Smith, G., Gachon, P., Caya, D. et Laprise, R. 2004. Modelling the sea ice-ocean seasonal cycle in Hudson Bay, Foxe Basin and Hudson Strait, Canada. *Climate Dynamics*, 23, 303–326, doi:10.1007/s00382-004-0445-6

Saucier, F.J., Starr, M., Harvey, M. et Thierrault, J.-C. 2003. Expédition Mérica 2003. Suivi et étude du climat et de la productivité de la baie d'Hudson. *Naturaliste Canadien*, 128(1), 108–110

Schiewer, U. et Jost, G. 1991. The microbial food web in eutrophic shallow estuaries of the Baltic Sea. *Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie*, 76, 339–350

Schnack-Schiel, S.B. 2003. Chapter 7. The macrobiology of sea ice. In: D.N. Thomas & G.S. Dieckmann (eds.): *Sea Ice: An introduction to its physics, chemistry, biology and geology*, Pp. 211-239. Oxford: Blackwell Science

Schram, M.D. et Schmitz, E.H. 1983. Correlation of total organic carbon and dry weight data as indices of fresh-water zooplankton biomass. *Hydrobiologia*, 106, 283–284

Semtner, A.J.Jr. 1976. A model for the thermodynamic growth of sea ice in numerical investigations of climate. *Journal of Physical Oceanography*, 6(3), 379–389

- Sibert, V., Zakardjian, B., Saucier, F.J., Gosselin, M., Starr, M. et Senneville, S. (2010). Spatial and temporal variability of ice algal production in a 3D ice–ocean model of the Hudson Bay, Hudson Strait and Foxe Basin system. *Polar Research* (accepté Janvier 2010).
- Sibert, V., Zakardjian, B., Gosselin, M., Starr, M., Senneville, S. et Le Clainche, Y. Soumis à *Journal of Marine Systems*. 3D bio-physical model of the sympagic and planktonic productions in the Hudson Bay System.
- Sirevaag, A. 2009. Turbulent exchange coefficients for the ice/ocean interface in case of rapid melting. *Geophysical Research Letters*, 36, doi:10.1029/2008GL036587
- Smetacek, V.S. 1985. Role of sinking in diatom life-history cycles: ecological, evolutionary and geological significance. *Marine Biology*, 84, 239-251
- Smetacek, V.S. et Nicol, S. 2005. Polar ocean ecosystems in a changing world. *Nature*, 437, 362–368, doi:10.1038/nature04161
- Smith, R.C., Anning, J., Clement, P. et Cota, G. 1988. Abundance and production of ice algae in Resolute Passage, Canadian Arctic. *Marine ecology progress series*, 48(3), 251–263
- Smith, R.E.H., Gosselin, M. et Taguchi S. 1997. The influence of major inorganic nutrients on the growth and physiology of High Arctic ice algae. *Journal of Marine Systems*, 11(1-2), 63–70
- Smith, R.E.H., Harrison, W.G., Harris, L.R. et Herman, A.W. 1990. Vertical fine structure of particulate matter and nutrients in sea ice of the High Arctic. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 47(7), 1348–1355
- Søreide, J.E., Hop, H., Carroll, M.L., Falk-Petersen S. et 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, 59–87, doi:10.1016/j.pocean.2006.06.001
- Stirling, I. et Parkinson, C.L. 2006. Possible effects of climate warming on selected populations of polar bears (*Ursus maritimus*) in the Canadian Arctic. *Arctic*, 59, 261–275

- St-Laurent, P., Saucier, F.J. et Dumais J.-F. 2008. On the modification of tides in a seasonally ice-covered sea, *Journal of Geophysical Research*, 113(C11014), doi:10.1029/2007JC004614
- St-Laurent, P., Straneo, F. soumis à *Journal of Marine Systems*. On the residence time of freshwater in Hudson Bay and the export of freshwater to the Labrador Sea using a 3-D model
- Straneo, F. et Saucier, F.J. 2008. The outflow from Hudson Strait and its contribution to the Labrador Current. *Deep-Sea Research I*, 55, 926–946, doi:10.1016/j.dsr.2008.03.012
- Stroeve, J., Holland, M.M., Meier, W., Scambos, T. et Serreze, M. 2007. Arctic sea ice decline: Faster than forecast. *Geophysical Research Letters*, 34, L09501, doi:10.1029/2007GL029703
- Sun, M.-Y., Clough, L.M., Carroll, M.L., Dai, J., Ambrose, W.G. Jr. et Lopez, G.R. 2009. Different responses of two common Arctic macrobenthic species (*Macoma balthica* and *Monoporeia affinis*) to phytoplankton and ice algae: Will climate change impacts be species specific?. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 376, 110–121, doi:10.1016/j.jembe.2009.06.018
- Sutcliffe, W.H.Jr., Loucks, R.H., Drinkwater, K.F. et Coote, A.R. 1983. Nutrient flux onto the Labrador shelf from Hudson Strait and its biological consequences. *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences*, 40, 1692–1701
- Suzuki, Y., Kudoh, S. et Takahashi, M. 1997. Photosynthetic and respiratory characteristics of an Arctic ice algal community living in low light and low temperature conditions. *Journal of Marine Systems*, 11, 111–121
- Tagushi, S. et Smith, R.E.H. 1997. Effect of nitrogen and silicate enrichment on photosynthate allocation by ice algae from Resolute Passage, Canadian Arctic. *Journal of Marine Systems*, 11, 53–61
- Thomas, D.N. et Dieckmann, G.S. 2002. Biogeochemistry of Antarctic sea ice. In: R.N. Gibson, Barnes, M. et Atkinson R.J.A. (eds.): *Oceanography and Marine Biology: An annual review*, Pp. 143-169. Harold Barnes

- Tremblay, C., Runge, J.A. et Legendre, L. 1989. Grazing and sedimentation of ice algae during and immediately after a bloom at the ice-water interface. *Marine Ecology Progress Series*, 56, 291–300
- Tremblay, J.E. et Smith W.O.Jr. 2007. Chapitre 8 : Primary Production and Nutrient Dynamics in Polynyas, In: Smith, W.O., Barber D.G. (Eds.), *Polynyas, windows to the world*, Elsevier/CRC. New York, pp. 239–269
- Uitto, A., Heiskanen, A.-S., Lignell, R., Autio, R. et Pajuniemi, R. 1997. Summer dynamics of the coastal planktonic food web in the northern Baltic Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 151, 27–41
- Vladykof, V.D. 1933. Biological and oceanographic conditions in Hudson Bay. Fishes from the Hudson Bay (except the coregonidae). *Contr. Can. Biol. Fish.*, 8, 13–61
- Von Quillfeldt, C.H., Ambrose, W.G. Jr. et Clough, L.M. 2003. High number of diatom species in first-year ice from the Chukchi Sea. *Polar Biology*, 26, doi:10.1007/s00300-003-0549-1
- Wang, J., Mysak, L. et Ingram, R.G. 1994. A numerical simulation of sea ice cover in Hudson Bay. *Journal of Physical Oceanography*, 24, 2515–2533
- Wassmann, P. 1998. Retention versus export food chains: processes controlling sinking loss from marine pelagic systems. *Hydrobiologia*, 363, 29–57
- Wassmann, P., Carroll, J. et Bellerby, R.G.J. 2008. Carbon flux and ecosystem feedback in the northern Barents Sea in an era of climate change: An introduction. *Deep-Sea Research II*, 55, 2143–2153
- Wassmann, P., E. Bauernfeind, M. Fortier, M. Fukuchi, B. Hargrave, B. Moran, Th. Noji, E.-M. Nöthig, R. Peinert, H. Sasaki, V. Shevchenko (2003). Particulate organic carbon flux to the sea floor. In: R. Stein & R. M. Macdonald (eds.), *The Organic Carbon Cycle in the Arctic Ocean*. Springer-Verlag Heidelberg-Berlin-New York, pp. 101-138.
- Wassmann, P., Bauernfeind, E., Fortier, M., Fukuchi, M., Hargrave, B., Moran, B., Noji, T., Nöthig, E.-M., Peinert, R., Sasaki, H. et Shevchenko, V. 2004. Particulate organic carbon flux to the sea floor. In: Stein, R., Macdonald, R.M. (Eds.), *The Organic*

Carbon Cycle in the Arctic Ocean. Springer, Heidelberg–Berlin–New York, pp. 101–138

Wassmann, P., Slagstad, D., Riser, C.W. et Reigstad, M., 2006. Modelling the ecosystem dynamics of the Barents Sea including the marginal ice zone. II. Carbon flux and interannual variability. *Journal of Marine Systems*, 59, 1–24, doi:10.1016/j.jmarsys.2005.05.006.

Welch, H.E., Bergmann, M.A., Siferd T.D. et Amarualik, P.S. 1991. Seasonal development of ice algae near Chesterfield Inlet, N.W.T., Canada. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 48(12), 2395–2402

Werner, I. 1997. Grazing of Arctic under-ice amphipods on sea ice algae. *Marine Ecology Progress Series*, 160, 93–99

Werner, I. 2006. Seasonal dynamics of sub-ice fauna below pack ice in the Arctic (Fram Strait). *Deep-Sea Research I*, 53, 294–309

Werner, I., Ikävalko, J. et Schünemann, H. 2007. Sea ice algae in Arctic pack ice during late winter. *Polar Biology*, 30, doi:10.1007/s00300-007-0310-2

Wheeler, P.A., Gosselin, M., Sherr, E., Thibault, D., Kirchmans, D.L., Benner, R. et Whitley, T.E. 1996. Active cycling of organic carbon in the Central Arctic Ocean. *Nature*, 380(6576), 697–699

Wiktor, J. et Szymelfenig, M. 2002. Patchiness of sympagic algae and meiofauna from the fast ice of North Open Water (NOW) Polynya. *Polish Polar Research*, 23(2), 175–184

Wu, Y., Platt, T., Tang, C. 2007. Short-term changes in chlorophyll distribution in response to a moving storm – a modeling study, *Marine Ecology Progress Series*, 335, 57–68

Zakardjian, B. et Prieur, L. 1994. A numerical study of primary production related to vertical turbulent diffusion with special reference to vertical motions of the phytoplankton cells in nutrient and light fields. *Journal of Marine Systems*, 5, 267–295

- Zakardjian, B. et Prieur, L., 1998. Biological and chemical signs of upward motions in permanent geostrophic fronts of the Western Mediterranean. *Journal of Geophysical Research*, 103(C2), 27849-27866
- Zeebe, R.E., Eicken, H., Robinson, D.H., Wolf-Gladrow, D. et Dieckmann, G.S. 1996. Modeling the heating and melting of sea ice through light absorption by microalgae. *Journal of Geophysical Research. C. Oceans*, 101(1), 1163–1181
- Zonneveld, C. 1998. Light-limited microalgal growth: a comparison of modeling approaches. *Ecological Modelling*, 113, 41–54

