

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

**PRINCIPALES VOIES D'EXPORTATION DE LA MATIÈRE ORGANIQUE
DEPUIS LA ZONE EUPHOTIQUE, DANS LE SECTEUR CANADIEN DE LA MER
DE BEAUFORT, À L'ÉTÉ 2008**

Mémoire présenté
dans le cadre du programme de maîtrise en océanographie

PAR
AMÉLIE SALLON

Février 2011

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 :

Gesche Winkler, présidente du jury, Université du Québec à Rimouski

Christine Michel, directrice de recherche, Pêches et Océans Canada, Winnipeg

Michel Gosselin, codirecteur de recherche, Université du Québec à Rimouski

Marit Reigstad, examinatrice externe, Université de Tromsø

Dépôt initial le 28 octobre 2010

Dépôt final le 2 février 2011

« Le commencement de toutes les sciences, c'est l'étonnement de ce que les choses sont ce qu'elles sont »

Métaphysique, Aristote (384-322 av. J.-C.)

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier ma directrice de maîtrise, le Dre Christine Michel, de l'Institut des eaux douces du ministère des Pêches et des Océans à Winnipeg, de m'avoir donné l'opportunité de participer à ce projet et de partir en Arctique. Ce fut pour moi une expérience inoubliable. Merci pour vos conseils tout au long de cette maîtrise, j'ai beaucoup apprécié nos conversations notamment lors de la période de rédaction. Je remercie également mon codirecteur de maîtrise, le Professeur Michel Gosselin, de l'Institut des sciences de la mer de Rimouski (ISMER), pour son accueil au sein de son équipe et ses précieux conseils, j'ai énormément appris tout au long de cette maîtrise.

Je remercie le Dre Gesche Winkler d'avoir accepté la présidence du Jury d'évaluation de ce mémoire, ainsi que le Dre Marit Reigstad d'avoir bien voulu agir à titre d'examinatrice externe.

Je remercie tout particulièrement les personnes qui ont aidé à la préparation de la mission, à la récolte et à l'analyse des données : Andrea Niemi pour la préparation du matériel scientifique, Rodd Laing pour la récolte des échantillons d'isotopes de la glace de mer et pour son aide à bord du NGCC *Amundsen* durant le leg 9A, Benoît Philippe et Mathieu Ardyna pour les données de production primaire, Richard Saint-Louis pour les analyses de carbone et d'azote organique particulaire et des isotopes stables ainsi que Michel Poulin pour son aide en taxonomie du phytoplancton.

Merci aux membres des équipes de Christine Michel et de Michel Gosselin à Winnipeg et à Rimouski, Eva Alou, Mathieu Ardyna, Corinne Bourgault-Brunnelle, Luc Bourgeois, Joannie Ferland, Rodd Laing, Amandine Lapoussière, CJ Mundy, Andrea Niemi, Benoît Phillippe et Ahmed Toujani.

Merci aux filles du bureau O-201 de l'ISMER, Amélie, Adeline, Amandine et Heike. J'ai eu beaucoup de plaisir à prendre mes pauses-café dans votre bureau ou « mon annexe » comme je l'appelle, et y avoir de nombreuses discussions avec vous.

Un merci tout spécial à Amélie et Adeline. Merci Amélie pour ton soutien permanent ainsi que pour nos nombreuses discussions interminables. Merci à toi aussi Adeline pour m'avoir fait partager ta passion pour le Québec et pour ton soutien.

Merci à mes 3 « colocs » québécois, Anne-Marie, Pierre et Hans, qui m'ont accueillie lors de mon arrivée à Rimouski en janvier 2008 et pour les très bons moments passés avec vous.

Je tiens spécialement à remercier mes parents grâce à qui je peux réaliser mes rêves et qui m'ont toujours soutenue quelles que soient mes décisions. Je remercie également ma sœur Céline, qui a toujours su me donner les meilleurs conseils et pour son accueil avec Stéphane à Nouzilly lors de mes séjours en France.

Merci à mes potes de France, Claire, Arnaud, Chou, Julien, Vaness et Brice, Julie, Gautier, Manu et Mathilde, Sophie, Annabelle et Nico ainsi qu'Aurélie, d'avoir toujours été présents.

Finalement, je tiens à remercier les organismes qui ont soutenu financièrement ce projet et qui ont rendu possible la réalisation de ma maîtrise, soit le programme de l'Année polaire internationale du Gouvernement du Canada, le Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada, Pêches et Océans Canada, l'ISMER, le programme canadien Étude du chenal de séparation circumpolaire / Circumpolar Flaw Lead (CFL) system study et Québec-Océan à travers le Fonds québécois de la recherche sur la nature et les technologies. Je remercie également les officiers de la Garde côtière canadienne et l'équipage du NGCC *Amundsen* pour leur appui technique lors des legs 9 et 10 de la mission CFL en 2008.

AVANT-PROPOS

Ce mémoire est composé d'une introduction générale, d'un chapitre central sous forme d'un article scientifique et d'une conclusion générale. L'article a été soumis dans un numéro spécial de la revue scientifique *Polar Biology*. Les résultats obtenus au cours de cette étude ont fait l'objet de plusieurs présentations sous forme d'affiches lors de rencontres scientifiques. En 2008, les résultats préliminaires ont été présentés à la réunion annuelle de Québec-Océan et au congrès Arctic Change 2008 qui se sont tenus à Rivière-du-Loup (Québec) et à Québec (Québec), respectivement. En 2009, les principaux résultats de cette étude ont été présentés à la Gordon Research Conference - Polar Marine Science (Barga, Italie), au congrès de la Société canadienne de météorologie et d'océanographie (Halifax, Nouvelle-Écosse), au Forum québécois des sciences de la mer (Rimouski, Québec), au CFL All-Hands Meeting (Winnipeg, Manitoba) et enfin à la réunion annuelle du réseau ArcticNet (Victoria, Colombie-Britannique). Cette étude est une contribution au programme international Circumpolar Flaw Lead (CFL) system study, un projet canadien de l'Année polaire internationale 2007-2008.

RÉSUMÉ

L'exceptionnel déclin de l'étendue de glace de mer observé en 2007-2008, l'augmentation du débit des rivières arctiques, de la fréquence et de l'intensité des tempêtes, le réchauffement des eaux de surface et la fonte du pergélisol sont des indices du réchauffement global dans l'océan Arctique. Ces changements soulignent la nécessité d'approfondir notre compréhension du cycle du carbone biogénique et des voies de transfert de la matière et de l'énergie sur les plateaux arctiques et d'étudier leurs impacts sur le fonctionnement de l'écosystème marin arctique. L'objectif central de ce travail était d'étudier les principales voies d'exportation de la matière organique depuis la zone euphotique dans le secteur canadien de la mer de Beaufort durant l'été 2008. Les objectifs spécifiques étaient : (1) de caractériser les patrons spatiaux et temporels de l'amplitude et de la composition de la matière organique particulaire exportée depuis la zone euphotique et d'évaluer les récents changements par rapport aux observations passées dans cette même zone, et (2) d'identifier les sources de la matière organique en sédimentation (allochtone vs autochtone) dans la zone d'étude. Pour ce faire, la production phytoplanctonique des cellules de grande ($\geq 5 \mu\text{m}$) et de petite ($0,7\text{-}5 \mu\text{m}$) taille a été mesurée à sept profondeurs dans la zone euphotique au moyen du traceur isotopique ^{14}C . Les flux verticaux du matériel particulaire ont été déterminés à l'aide de pièges à particules dérivants, déployés sous la zone euphotique à 100 m de profondeur, en moyenne pendant 18 ± 8 h. Au cours de cette étude, la production primaire était exceptionnellement élevée et dominée par des cellules de grande taille ($> 5 \mu\text{m}$). Cette forte production serait attribuable au retrait précoce de la glace de mer combiné à des événements d'upwellings côtiers qui ont enrichi les eaux de surface en nutriments. Cependant, à l'exception d'une station située au nord du cap Bathurst, les flux verticaux de carbone organique particulaire (COP) sont demeurés faibles par rapport aux autres plateaux arctiques. Malgré une contribution élevée des substances exopolymériques (EPS) aux flux de COP, les EPS ne semblent pas avoir favorisé l'export des particules vers le benthos. L'utilisation des signatures isotopiques ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) et des ratios carbone:azote afin d'identifier les sources du matériel en sédimentation n'a été fructueuse qu'à deux stations caractérisées par une forte signature marine ou terrestre. Nos données suggèrent qu'en moyenne $81 \pm 47\%$ de la production primaire journalière a été recyclée avant d'atteindre 100 m de profondeur et, par conséquent, qu'une faible fraction de la production primaire a été exportée vers le benthos. Les résultats de notre étude mettent en évidence le rôle prépondérant des processus de recyclage, à travers le broutage du mésozooplancton (« top-down control », en anglais) et le réseau microbien, sur le devenir de la production primaire dans le secteur canadien de la mer de Beaufort à l'été 2008.

Mots clés : Sédimentation • Production primaire • Carbone organique particulaire • Pelotes fécales • Protistes • Substances exopolymériques • Isotopes stables • Mer de Beaufort • Arctique

ABSTRACT

The exceptional decline in the sea ice extent observed in 2007-2008, the increase Arctic river discharge, the increase in frequency and intensity of storms, the sea surface warming and the thawing of permafrost are all evidences of global warming in Arctic Ocean. These changes stress the need to further our understanding of biogenic carbon cycling and energy transfer pathways on Arctic shelves and to study the impact of the recent intensification of environmental changes taking place in the Arctic. The overall objective of this study was to investigate the main pathways of sinking export of organic material from the euphotic zone in the Canadian Beaufort Sea, in summer 2008. Specific objectives were to: (1) characterize spatial and temporal patterns in the magnitude and composition of particulate organic material exported from the euphotic zone and evaluate recent changes with respect to previous observations in the same area, and (2) identify sources of the sinking organic material (allochthonous *vs* autochthonous) in the study area. Primary production rates of large ($> 5 \mu\text{m}$) and small ($0.7\text{-}5 \mu\text{m}$) cells were measured at seven optical depths using the ^{14}C -assimilation method and the sinking export of organic material was measured using short-term free-drifting particle interceptor traps deployed below the euphotic zone at 100 m, during on mean 18 ± 8 h. The combined influence of early ice retrieval and coastal upwelling supplying the surface layer in nutrients contributed to exceptionally high primary production, dominated by large cells ($> 5 \mu\text{m}$) in summer 2008. However, except for one station located north of Cape Bathurst, the sinking export of particulate organic carbon (POC) was low compared to other Arctic shelves. Exopolymeric substances were abundant in the sinking material but did not appear to accelerate POC sinking export to the benthos. The use of isotopic signatures ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) and carbon:nitrogen ratios to identify sources of the sinking material was successful only at two stations with a strong marine or terrestrial signature. Bulk estimates indicate that $81 \pm 47\%$ of the primary production in the euphotic zone was recycled in the upper 100 m, and that only a small fraction of primary production was exported to the benthos. This points to a strong influence of recycling processes throughout mesozooplankton grazing (top-down control) and microbial food web in shaping the sinking export and transfer of organic material within the marine food web of the Canadian Beaufort Sea in summer 2008.

Keywords Sedimentation • Primary production • Particulate organic carbon • Fecal pellets • Protists • Exopolymeric substances • Stable isotopes • Beaufort Sea • Arctic

TABLE DES MATIÈRES

| | |
|---|-------|
| REMERCIEMENTS | IX |
| AVANT-PROPOS..... | XI |
| RÉSUMÉ | XIII |
| ABSTRACT..... | XV |
| TABLE DES MATIÈRES..... | XVII |
| LISTE DES TABLEAUX..... | XIX |
| LISTE DES FIGURES | XXI |
| LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES | XXIII |
| I. INTRODUCTION GÉNÉRALE | 1 |
| Changements climatiques | 1 |
| Pompe à carbone et océan Arctique | 2 |
| Cycle annuel de la production primaire et couplage pélagobenthique sur le plateau continental arctique..... | 5 |
| Le secteur canadien de la mer de Beaufort..... | 6 |
| Objectifs et hypothèses..... | 9 |
| II. TOP-DOWN VERSUS BOTTOM-UP CONTROL OF ORGANIC MATERIAL SINKING EXPORT FROM THE EUPHOTIC ZONE IN THE CANADIAN BEAUFORT SEA, DURING SUMMER 2008..... | 11 |
| RÉSUMÉ..... | 11 |
| ABSTRACT | 13 |
| INTRODUCTION | 14 |

| | |
|--|-----------|
| MATERIAL AND METHODS..... | 17 |
| Sampling | 17 |
| Analyses | 20 |
| Calculations and statistical analysis..... | 22 |
| RESULTS | 23 |
| DISCUSSION | 33 |
| Pelagic-benthic coupling in the Canadian Beaufort Sea | 33 |
| Sedimentation of phytoplankton-derived material..... | 36 |
| Autochthonous vs allochthonous origin of the sinking material | 38 |
| Conclusions..... | 42 |
| III. CONCLUSION GÉNÉRALE..... | 43 |
| IV. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES | 49 |

LISTE DES TABLEAUX

Table 1 Characteristics of free-drifting particle interceptor trap moorings and of the water column (Z_{eu} : Euphotic zone depth; Z_{mix} : surface mixed layer depth), in the Canadian Beaufort Sea, during summer 2008 19

Table 2 Sinking fluxes of chlorophyll *a* (chl *a*), particulate organic carbon (POC), protist carbon (protist-C), fecal pellet carbon (FPC) and exopolymeric substances carbon (EPS-C) at 100 m, in the Canadian Beaufort Sea, during summer 2008.....25

Table 3 Primary production and chlorophyll *a* (chl *a*) biomass integrated over the euphotic zone, daily loss rates of chl *a* and particulate organic carbon (POC) at 100 m, percent particulate primary production exported through sinking (export ratio) in the Canadian Beaufort Sea, during summer 200830

Table 4 Mean or range of stable isotope signatures and compositional ratios ($\delta^{13}C$, $\delta^{15}N$ and C:N ratios) from different constituents in the Beaufort Sea and North Water Polynya41

LISTE DES FIGURES

I. INTRODUCTION GÉNÉRALE

Figure 1 L'océan Arctique avec ses plateaux et bassins; et le secteur canadien de la mer de Beaufort7

II. TOP-DOWN VERSUS BOTTOM-UP CONTROL OF ORGANIC MATERIAL SINKING EXPORT FROM THE EUPHOTIC ZONE IN THE CANADIAN BEAUFORT SEA, DURING SUMMER 2008

Figure 2 Location of the sampling stations in the Canadian Beaufort Sea, during summer 2008 18

Figure 3 Spatial variations in sinking fluxes of (a, b) particulate organic carbon (POC) and (c, d) pigments (chlorophyll *a* and pheopigments) at 100 m, in the Canadian Beaufort Sea, during (a, c) late June/early July and (b, d) late July23

Figure 4 Relationship between exopolymeric substance carbon (EPS-C) and particulate organic carbon (POC) sinking fluxes at 100 m, in the Canadian Beaufort Sea, during summer 2008.....24

Figure 5 Percent contribution of different protist groups to the total sinking flux in terms of (a) abundance and (b) carbon biomass at 10 m, in the Canadian Beaufort Sea, during summer 2008.....26

Figure 6 (a) Percent contribution of dominant diatom taxa to total diatom cell number sinking flux and (b) sinking flux of intact diatoms, spores and empty diatom frustules at 100 m, in the Canadian Beaufort Sea, during summer 200827

Figure 7 Percent FPC carbon contribution for (a) three size-classes of fecal pellets (based on width, $\leq 100 \mu\text{m}$, $100\text{-}120 \mu\text{m}$ and $> 120 \mu\text{m}$) and (b) cylindrical and elliptical fecal pellets at 100 m, in the Canadian Beaufort Sea, during summer 2008 29

Figure 8 Compositional signatures of the sinking material at 100 m, in the Canadian Beaufort Sea, during summer 2008. (a) Scatter plot of $\delta^{15}\text{N}$ *versus* $\delta^{13}\text{C}$ signatures. (b) Scatter plot of C:N ratios *versus* $\delta^{13}\text{C}$ signature..... 32

III. CONCLUSION GÉNÉRALE

Figure 9 Principales voies de transfert du carbone phytoplanctonique dans le secteur canadien de la mer de Beaufort à l'été 2008 45

LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES

Français :

$\delta^{13}\text{C}$ = Rapport isotopique du carbone $^{13}\text{C}:^{12}\text{C}$ (‰)

$\delta^{15}\text{N}$ = Rapport isotopique de l'azote $^{15}\text{N}:^{14}\text{N}$ (‰)

API = Année polaire internationale

CASES = Étude des échanges sur le plateau arctique canadien

CFL = Étude du chenal de séparation circumpolaire

chl *a* = Chlorophylle *a*

C:N = ratio carbone:azote

CO₂ = Dioxyde de carbone

COD = Carbone organique dissous

COP = Carbone organique particulaire

EPS = Substances exopolymériques

EPS – C = Substances exopolymériques en équivalent carbone

FPC = Pelotes fécales en équivalent carbone

MOP = Matière organique particulaire

PON = Azote organique particulaire

Protist – C = Protistes en équivalent carbone

Stn = Station

TEP = Particules exopolymériques transparentes

TPC = Carbone particulaire total

Z_{DCM} = Profondeur du maximum de fluorescence de chlorophylle

Z_{eu} = Profondeur de la zone euphotique

Z_{mix} = Profondeur de la couche de mélange de surface

Anglais :

$\delta^{13}C$ = Carbon isotopic ratio $^{13}C:^{12}C$ (‰)

$\delta^{15}N$ = Nitrogen isotopic ratio $^{15}N:^{14}N$ (‰)

CASES = Canadian Arctic Shelf Exchange Study

CFL = Circumpolar Flaw Lead system study

chl *a* = Chlorophyll *a*

C:N = Carbon:nitrogen ratio

CO₂ = Carbon dioxide

DOC = Dissolved organic carbon

EPS = Exopolymeric substances

EPS – C = Exopolymeric substances carbon equivalents

FPC = Fecal pellet carbon equivalents

IPY = International Polar Year

POC = Particulate organic carbon

POM = Particulate organic material

PON = Particulate organic nitrogen

Protist – C = Protist carbon equivalents

Stn = Station

TEP = Transparent exopolymer particles

TPC = Total particulate carbon

Z_{DCM} = Depth of maximum chlorophyll fluorescence

Z_{eu} = Depth of the euphotic zone

Z_{mix} = Depth of the surface mixed layer

I. INTRODUCTION GÉNÉRALE

Changements climatiques

Depuis le début de la révolution industrielle, la concentration en dioxyde de carbone (CO₂) a augmenté d'environ 35% et la température globale a augmenté de 0,76°C entre 1906 et 2005 (ACIA 2005; IPCC 2007). Le réchauffement du système climatique se traduit par une hausse des températures moyennes de l'atmosphère et de l'océan, une fonte massive de la neige et de la glace de mer, le retrait des glaciers et une élévation du niveau moyen de la mer (IPCC 2007). Les régions des hautes latitudes telles que l'océan Arctique sont les plus touchées par le réchauffement climatique (ACIA 2005). Les températures moyennes dans l'Arctique ont augmenté pratiquement deux fois plus vite que les températures mondiales au cours des cent dernières années (IPCC 2007). Ces changements globaux s'intensifient dans l'océan Arctique (ACIA 2005; IPCC 2007; Kauffman et al. 2009). En effet, les modèles et observations montrent un rapide déclin de l'étendue de glace de mer en été depuis les dix dernières années (Serreze et al. 2007; Barber et al. 2009; Wang et Overland 2009; Polyak et al. 2010) et une augmentation de la superficie et de la durée des zones libres de glace de mer (Comiso et al. 2008; Pabi et al. 2008). Les changements des écosystèmes arctiques sont liés aux modifications du couvert de glace saisonnier, à la stratification et au mélange vertical des masses d'eau, aux apports d'eau douce, à la turbidité et au régime des vents (Carmack et Wassmann 2006; Boyce et al. 2010). Les impacts, associés au climat, sur la biodiversité et la structure des écosystèmes (Gradinger et Bluhm 2005; Grebmeier et al. 2006) et sur le cycle du carbone (Wassmann et al. 2004) sont déjà documentés.

Pompe à carbone et océan Arctique

L'océan est le plus grand puits de carbone planétaire, la quantité de CO₂ dans l'eau de mer est 20 fois plus grande que celle emmagasinée dans le sol et 50 fois supérieure à celle emmagasinée dans l'atmosphère (Takahashi 1989; Fasham 2003). L'océan joue donc un rôle majeur dans l'atténuation de l'impact des rejets anthropiques de CO₂ dans l'atmosphère en constituant un important réservoir à carbone. Deux mécanismes sont à l'origine du stockage de carbone dans les eaux océaniques : la pompe physique et la pompe biologique. La pompe physique par le biais de la circulation océanique entraîne les eaux de surface chargées en CO₂ vers des couches plus profondes où il se trouve ainsi isolé de l'atmosphère pour plusieurs centaines d'années. La pompe biologique consiste en une série de processus selon lequel le CO₂ dissous à la surface de l'océan est transformé en carbone organique par le biais de la photosynthèse puis transporté au fond de l'océan sous forme de carbone organique particulaire ou dissous. Ce retrait de carbone de la couche superficielle par la pompe physique et biologique permet le transfert du CO₂ de l'atmosphère vers l'océan.

Le phytoplancton est le moteur de la pompe biologique qui maintient un gradient de CO₂ entre l'atmosphère et l'océan profond. L'exportation de la matière organique formée en surface est tributaire de l'ampleur de la production primaire qui est elle-même dépendante de la disponibilité de la lumière, des apports en éléments nutritifs et de la profondeur de la couche de mélange de surface. L'ensemble de ces facteurs varie de façon saisonnière. L'exportation du carbone organique vers le fond des océans est également tributaire de la structure de taille des communautés phytoplanctoniques ainsi que de la nature de la production primaire. Selon le modèle dichotomique de Legendre et Le Fèvre (1995), les cellules de grande taille (> 5 µm) sont préférentiellement exportées en profondeur sous forme de cellules intactes et de pelotes fécales via le broutage par le mésozooplancton. Par ailleurs, les cellules de petite taille (< 5 µm) sont broutées par le microzooplancton ce qui alimente le réseau trophique microbien. Cependant cette vue conventionnelle du cycle du carbone n'est pas toujours valide. D'après Richardson et

Jackson (2007), une vision alternative doit être considérée, selon laquelle, malgré sa petite taille, le picoplancton (0.2-2 μm) peut contribuer davantage à l'exportation du carbone océanique qu'il n'est reconnu actuellement. En effet, l'agrégation des cellules de picoplancton sous forme de neige marine (Revelante et Gilmartin 1991; Lampitt et al. 1993; Waite et al. 2000) qui augmente leur vitesse de chute est déjà documentée (Jackson 1990, 2001; Jackson et al. 2005).

La complexité des changements biogéochimiques observée dans l'océan Arctique en réponse aux changements climatiques rend difficile la prédiction des impacts potentiels de ces changements sur le transfert de la production primaire vers le pélagio-benthos. Par exemple, une augmentation de la production primaire annuelle a été associée à l'augmentation de la durée de la période d'eau libre (Arrigo et al. 2008) et, dans certaines régions de l'océan Arctique, le bloom phytoplanctonique annuel a lieu plus tôt dans l'année en raison de la fonte précoce des glaces de mer (Kahru et al. 2010). On a aussi noté un changement dans la structure de taille des communautés phytoplanctoniques, d'une dominance par les grandes cellules vers les petites cellules (Li et al. 2009). D'autres études concluent que la biomasse chlorophyllienne du phytoplancton a diminué au cours du siècle dernier dans les océans mondiaux, ce qui serait attribuable à une augmentation de la température de l'eau de surface et à une diminution de la profondeur de la couche de mélange de surface (Montes-Hugo et al. 2009; Boyce et al. 2010). Dans l'Arctique, il a été suggéré que le réchauffement et la diminution de la profondeur de la couche de mélange augmenteront le flux de carbone vers le réseau microbien au détriment des plus grands organismes (Kirchman et al. 2009). Cependant, d'autres études suggèrent qu'une augmentation de la production primaire associée à la diminution de l'étendue de glace de mer augmentera l'exportation verticale du carbone organique particulaire (COP) vers le benthos, tel qu'observé dans le nord de la mer de Laptev (Lalande et al. 2009a).

Le couplage entre la production primaire et son exportation vers les fonds marins ne dépend pas seulement de l'abondance et de la composition des producteurs primaires mais aussi de la transformation du matériel organique en transit vers le fond. Celle-ci dépend de

processus physiques et biologiques (Tréguer et al. 2003; Boyd et Trull 2007; Buesseler et Boyd 2009). En effet, lors de leur sédimentation, les producteurs primaires sont soumis au broutage par le zooplancton (Turner 2002), à la dégradation par les bactéries (Rivkin et al. 1996; Kirchman et al. 2009), ainsi qu'à la lyse virale (Suttle 2005). Ces processus sont les principales causes de l'atténuation du flux de la matière organique avec la profondeur (Boyd et Trull 2007). Les producteurs primaires n'ayant pas été broutés ou dégradés par les hétérotrophes pélagiques peuvent, quant à eux, être directement exportés en profondeur sous forme de cellules intactes (Legendre et Le Fèvre 1991). Au cours de leur chute, les pelotes fécales produites par le mésozooplancton peuvent être ingérées et dégradées (coprophagie et coprohexie) par le zooplancton (Noji et al. 1991), mais aussi être dégradées par les bactéries. Ces dernières constituent une composante essentielle des réseaux trophiques marins et jouent un rôle clé dans le contrôle des flux de carbone dans les océans à travers leur production et leur consommation de matière organique dissoute, en produisant du CO₂ par la respiration et des nutriments par la reminéralisation (Rivkin et Legendre 2001; Kirchman et al. 2009). Les bactéries peuvent dégrader jusqu'à 50% de la production primaire dans les eaux côtières et les océans des basses latitudes (Robinson 2008). Les virus, quant à eux, vont court-circuiter les flux de carbone et de nutriments entre le phytoplancton et les niveaux trophiques supérieurs vers un pool de matière organique dissoute en provoquant la lyse des cellules, diminuant ainsi l'efficacité du transfert d'énergie à travers le réseau trophique (Suttle 2005).

D'autres processus favorisent l'exportation de COP vers le fond des océans. En effet, les substances exopolymériques (EPS) produites par le phytoplancton et, en moindre quantité par les bactéries, peuvent former des particules exopolymériques transparentes (TEP), dont la taille varie du micron à la centaine de microns (Passow et Alldredge 1994). Ces polymères sont caractérisés comme étant des gels, visqueux, ubiquistes des environnements benthiques et pélagiques. Les EPS sont connues pour favoriser la formation d'agrégats et accélérer ou ralentir la chute de COP vers le fond des océans (Azetsu-Scott et Passow 2004; Verdugo et al. 2004; Wotton 2004).

Cycle annuel de la production primaire et couplage pélago-benthique sur le plateau continental arctique

Le plateau continental arctique s'étend sur plus de 50% de la superficie totale de l'océan Arctique. L'exportation du carbone biogène sur le plateau continental peut représenter une séquestration importante du carbone dans l'océan Arctique (Legendre et al. 1992; Stein et Macdonald 2004). Dans les eaux arctiques, le cycle annuel de la production phytoplanctonique dépend de la lumière, des éléments nutritifs, de la profondeur de la couche de mélange et du couvert de glace.

Au printemps, l'approvisionnement de la couche de surface en nutriments par le brassage hivernal, l'augmentation saisonnière de l'éclairement incident et l'accroissement de la stratification verticale de la couche supérieure de la colonne d'eau induite par la fonte de la glace de mer favorisent le développement d'un bloom phytoplanctonique. Lors de ce bloom, l'activité de broutage par les herbivores peut être très importante et pourrait donc réduire l'export de matière organique produite en surface (Caron et al. 2004; Tremblay et al. 2006b; Juul-Pedersen et al. 2008, 2010). L'activité phytoplanctonique lors du bloom épuise rapidement les nutriments dans la couche de surface et, par conséquent, la production phytoplanctonique estivale est limitée par le renouvellement des nutriments (Tremblay et al. 2006b). On assiste donc à des changements dans la composition taxonomique du phytoplancton, passant d'une communauté dominée par des diatomées lors du bloom printanier vers une communauté dominée par des flagellés à l'été et à l'automne (Hill et Cota 2005; Juul-Pedersen et al. 2010). Un second bloom peut se produire à l'automne suite à un réapprovisionnement en nutriments de la couche de surface (Arrigo et van Dijken 2004).

Les modifications associées au retrait précoce du couvert de glace dans le secteur canadien de la mer de Beaufort incluent des changements dans les flux de CO₂ entre l'atmosphère et l'océan (Mucci et al. 2010), la température de surface (Jackson et al. 2010b), la profondeur du maximum de chlorophylle *a* (Jackson et al. 2010a) et les communautés zooplanctoniques (Makabe et al. 2010). Toutefois, nos connaissances sont

limitées en ce qui a trait à l'effet de ces changements sur le couplage pélogo-benthos, dans le secteur canadien de la mer de Beaufort.

Le secteur canadien de la mer de Beaufort

Le secteur canadien de la mer de Beaufort est un vaste plateau continental, peu profond (~ 120 km de large et ~ 530 km de long) qui s'étend au sud-est de la mer de Beaufort, depuis le plateau du Mackenzie jusqu'au golfe d'Amundsen (Fig. 1). La limite côtière du plateau est définie par le déversement d'eau douce depuis le delta du fleuve Mackenzie, tandis que sa frontière maritime est le gyre de Beaufort. Les masses d'eau de la région sont composées de la couche de mélange polaire (0-50 m de profondeur), de l'halocline du Pacifique et de ses différentes composantes (50-200 m de profondeur), et d'eaux profondes de l'Atlantique (> 200 m) (Carmack et al. 2004). La circulation de surface de la mer de Beaufort est dominée par une circulation anticyclonique, connue sous la dénomination de gyre de Beaufort (Coachman et Aagaard 1974; McLaren et al. 1987). Des événements d'upwelling associés à la topographie du plateau, tous connus pour être des sites d'apport en nutriments (Macdonald et al. 1987; Williams et al. 2006; Williams et Carmack 2008) se produisent le long du plateau et au niveau des canyons Mackenzie et Kugmallit (Williams et al. 2006; Williams et Carmack 2008). Le fleuve Mackenzie et le 4^e fleuve le plus important de l'océan Arctique, en terme de débit annuel (entre 249 et 333 km³) (Dittmar et Kattner 2003) et le premier en terme d'apport de sédiments (environ 124 x 10⁶ t j⁻¹) (Rachold et al. 2004). Dans le secteur canadien de la mer de Beaufort, les flux verticaux de particules dérivent principalement : (1) de la production biologique marine, (2) du panache du fleuve Mackenzie et (3) de l'érosion côtière et des fonds marins (O'Brien et al. 2006).

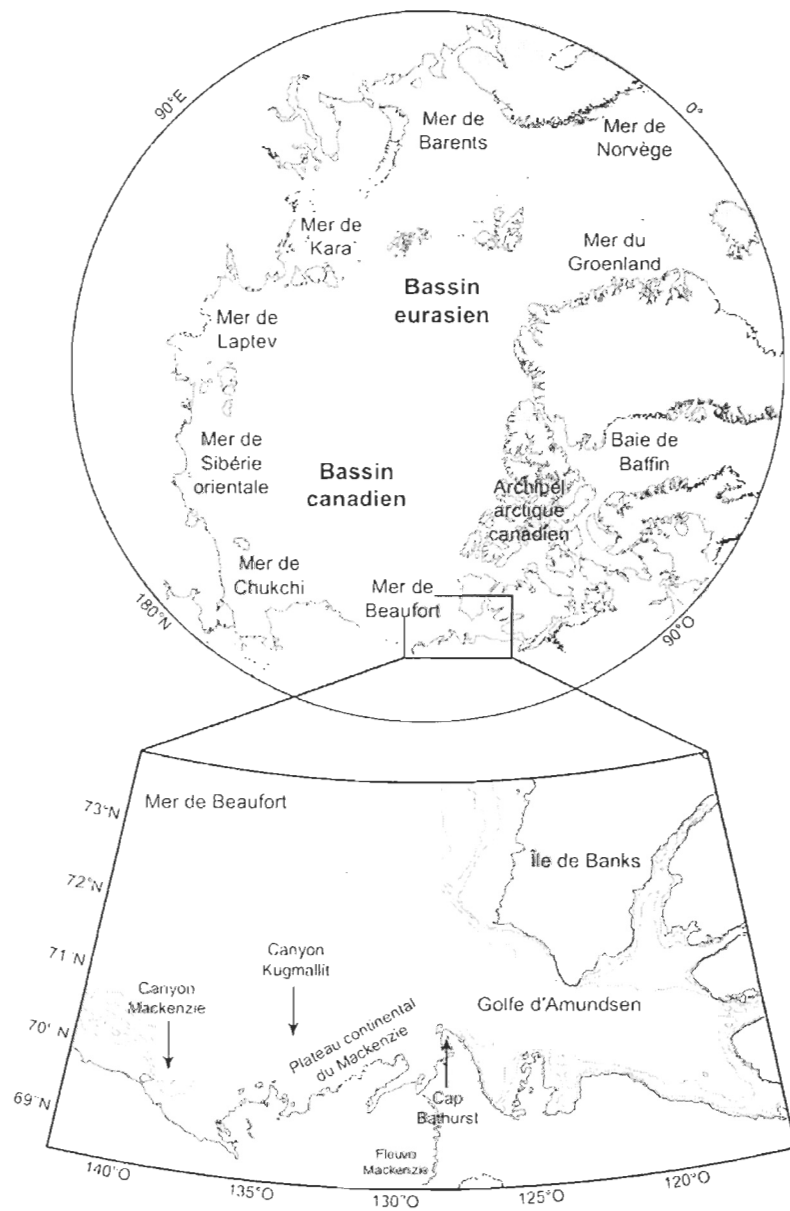


Figure 1 L'océan Arctique avec ses plateaux et bassins; et le secteur canadien de la mer de Beaufort.

Le golfe d'Amundsen est situé entre la bordure est du plateau continental et l'île de Banks et comprend la polynie de cap Bathurst. Les polynies récurrentes et les chenaux de séparation (« *flaw lead* » en anglais) occupent seulement une petite fraction de l'océan Arctique et des mers adjacentes et se forment le long des côtes entre le pack central qui est mobile et les glaces côtières qui sont fixées au rivage. Les polynies et les chenaux de séparation restent libres de glace pendant une longue période, ce qui augmente le rayonnement solaire dans les eaux de surface comparativement aux régions adjacentes englacées. Ils peuvent donc supporter une forte production et biomasse phytoplanctoniques (Tremblay et al. 2006b), offrant ainsi une abondante nourriture pour de nombreux consommateurs pélagiques et benthiques (Ashijan et al. 1995; Saunders et al. 2003). Invertébrés, poissons, oiseaux marins et mammifères marins se réunissent dans les polynies en partie à cause de leur production primaire élevée (Stirling 1980; Hardwood et Stirling 1992; Dickson et Gilchrist 2002; Karnovsky et Hunt 2002).

Le chenal de séparation localisé à l'ouest de l'île de Banks et au nord de cap Bathurst (Barber et Hanesiak 2004) sépare la glace côtière du golfe d'Amundsen de la glace dérivante de la mer de Beaufort. Il s'ouvre rapidement à la mi-mai-début juin et se referme en octobre-novembre (Stirling 1980; Arrigo et van Dijken 2004). Son ouverture et son maintien dépendent d'une combinaison de mécanismes de chaleur sensible et de chaleur latente (Barber et Massom 2007). La polynie de cap Bathurst a été peu étudiée avant les années 2000. Le programme Étude des échanges sur le plateau arctique canadien / Canadian Arctic Shelf Exchange Study (CASES), mené en 2002-2004, a permis la publication des premiers résultats concernant le cycle annuel de la production primaire (Arrigo et van Dijken 2004; Gosselin et al. 2008; Brugel et al. 2009). Ce programme a aussi mis au jour de nouvelles données sur l'exportation de la matière organique (Juul-Pedersen et al. 2008, 2010; Forest et al. 2010) dans le secteur canadien de la mer de Beaufort (Fortier et Cochran 2008). Il a été montré que le zooplancton joue un rôle important dans l'exportation de la matière organique particulaire (MOP) en période estivale (Morata et al. 2008; Lalande et al. 2009b; Juul-Pedersen et al. 2010) et qu'avec une production primaire et des flux d'exportation faibles par rapport à d'autres régions de l'Arctique, la polynie de

cap Bathurst se situe parmi les polynies les moins productives de l'océan Arctique (Klein et al. 2002; Caron et al. 2004; Lalande et al. 2007, 2009b; Reigstad et al. 2008).

L'analyse des signatures isotopiques ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) des sédiments a révélé que les apports en MOP sont principalement d'origine terrigène sur le plateau du Mackenzie et d'origine marine dans le golfe d'Amundsen (Morata et al. 2008). Selon Forest et al. (2010), les apports terrigènes dans les pièges à particules à long terme représentent 5 à 25% du flux total de COP à 100 m, dans le secteur canadien de la mer de Beaufort. Cependant, à partir de mesures de thorium-234 et du $\delta^{13}\text{C}$ sur la matière organique particulaire, Amiel et Cochran (2008) ont suggéré que les flux de COP terrigènes étaient 4 à 10 fois plus élevés que les flux de COP marin à 100 m dans le secteur canadien de la mer de Beaufort en juin-juillet 2004.

Objectifs et hypothèses

Cette étude s'intègre dans le programme international Étude du chenal de séparation circumpolaire / Circumpolar Flaw Lead (CFL) system study, projet canadien de l'Année polaire internationale (API) 2007-2008, qui a pour but d'étudier l'effet des changements physiques sur les processus biologiques de la zone du chenal de séparation localisée à l'ouest et au sud de l'île de Banks et au nord de cap Bathurst.

L'exceptionnel déclin de l'étendue de glace de mer observé en 2007-2008 (Stroeve et al. 2008; Comiso et al. 2008; NSIDC 2010), l'augmentation du débit des rivières arctiques (Holmes et al. 2002; Peterson et al. 2002; White et al. 2007), l'augmentation de la fréquence et de l'intensité des tempêtes (Yang et al. 2004; Barber et al. 2008), le réchauffement des eaux de surface (Steele et al. 2008) et la fonte du pergélisol (Camill 2005) sont des indices du réchauffement global dans l'océan Arctique. Ces changements soulignent la nécessité d'approfondir notre compréhension du cycle du carbone biogénique et des voies de transfert de la matière et de l'énergie sur les plateaux arctiques et d'étudier leurs impacts sur le fonctionnement de l'écosystème marin.

L'objectif central de ce travail est d'étudier les principales voies d'exportation de la matière organique depuis la zone euphotique dans le secteur canadien de la mer de Beaufort durant l'été 2008. Les objectifs spécifiques sont : (1) de caractériser les patrons spatiaux et temporels de l'amplitude et de la composition de la MOP exportée depuis la zone euphotique et d'évaluer les récents changements par rapport aux observations passées dans cette même zone, et (2) d'identifier les sources de la matière organique en sédimentation (allochtone *vs* autochtone) dans la zone d'étude.

Nos hypothèses de travail stipulent que (1) l'amplitude et la composition du matériel exporté seraient étroitement liées à la production primaire, et (2) qu'en raison de l'augmentation de l'érosion côtière, la matière organique en sédimentation aux stations proches des côtes, serait principalement d'origine allochtone.

II. TOP-DOWN VERSUS BOTTOM-UP CONTROL OF ORGANIC MATERIAL SINKING EXPORT FROM THE EUPHOTIC ZONE IN THE CANADIAN BEAUFORT SEA, DURING SUMMER 2008

RÉSUMÉ

La production primaire et les flux d'exportation de la matière organique ont été mesurés à l'aide de pièges à particules à court terme, dans le secteur canadien de la mer de Beaufort à l'été 2008. La combinaison du retrait précoce de la glace de mer et les événements d'upwelling côtiers, qui ont enrichi les eaux de surface en nutriments, a contribué à une production primaire exceptionnellement élevée ($500 \pm 312 \text{ mg C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$), dominée par des cellules de grande taille ($> 5 \mu\text{m}$, $73 \pm 15\%$). Cependant, à l'exception d'une station située au nord du cap Bathurst, les flux verticaux de carbone organique particulaire sont demeurés faibles (38.3 à $104 \text{ mg C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$) comparés aux autres plateaux arctiques. Malgré une contribution élevée des substances exopolymériques (EPS) aux flux de COP, les EPS ne semblent pas avoir favorisé l'export des particules vers le benthos, puisque les taux de perte journaliers du COP et de la chlorophylle *a* ($< 5\% \text{ j}^{-1}$) et le rapport d'exportation ($19 \pm 20\%$) sont restés faibles pendant toute la durée de l'étude. Nos données suggèrent qu'en moyenne $81 \pm 47\%$ de la production primaire journalière a été recyclée par le zooplancton métazoaire ou le réseau microbien. Les signatures isotopiques ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) et les ratios carbone:azote du matériel particulaire contenu dans les pièges à particules n'ont permis de distinguer que deux stations avec une signature franchement marine ou terrestre; l'une influencée par l'upwelling côtier au large du cap Bathurst et l'autre par l'érosion côtière à l'ouest de l'île de Banks. La composition et/ou l'intensité des flux verticaux à ces deux stations étaient nettement différentes de celles aux autres stations visitées au cours de cette étude. L'ensemble de ces résultats permet de mettre en évidence le rôle fondamental joué par les patrons de circulation à la méso-échelle et des singularités hydrodynamiques sur les flux verticaux du matériel organique sur le plateau continental arctique.

Mots clés : Sédimentation • Production primaire • Carbone • Substances exopolymériques • Isotopes stables • Mer de Beaufort • Arctique

Cet article, intitulé « *Top-down versus bottom-up control of organic material sinking export from the euphotic zone in the Canadian Beaufort Sea, during summer 2008* », fut corédigé par moi-même ainsi que par le Dr Christine Michel et le professeur Michel Gosselin. Il fut soumis dans un numéro spécial de la revue scientifique *Polar Biology*. En tant que première auteure, ma contribution à ce travail fut l'essentiel de la

recherche de l'état de l'art, l'échantillonnage, les analyses en laboratoires et la rédaction de l'article. Le Dr Christine Michel, deuxième auteure, a fourni l'idée originale. Elle a aidé à la recherche de l'état de l'art ainsi qu'à la révision de l'article. Le professeur Michel Gosselin, troisième auteur, a contribué à la recherche de l'état de l'art ainsi qu'à la révision de l'article. Les résultats de cet article ont été présentés à plusieurs conférences mentionnées dans l'avant-propos.

ABSTRACT

Primary production and the sinking export of organic material, using short-term particle interceptor traps, were measured in the Canadian Beaufort Sea during summer 2008. The combined influence of early ice retrieval and coastal upwelling contributed to exceptionally high primary production ($500 \pm 312 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$), dominated by large cells ($> 5 \mu\text{m}$, $73 \pm 15\%$) in summer 2008. However, except for one station located north of Cape Bathurst, the sinking export of particulate organic carbon (POC) was low (range: $38.3\text{-}104 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) compared to other Arctic shelves. Exopolymeric substances were abundant in the sinking material but did not appear to accelerate POC sinking export, since chlorophyll *a* and POC daily loss rates ($< 5\% \text{ d}^{-1}$) and export-ratios (mean: $19 \pm 20\%$) were low. Estimates indicate that 81 ± 47 of the primary production was cycled through large copepods or the microbial food web. Microscopic observations of the sinking material showed a seasonal decrease in the sinking export of diatoms in favor of flagellates. The use of isotopic signatures ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) and carbon:nitrogen ratios to identify sources of the sinking material was successful only at two stations with a strong marine or terrestrial signature. At these two stations, influenced by either coastal upwelling or erosion, the composition and/or magnitude of particulate sinking fluxes were markedly different from other stations visited during the study. These observations emphasize the fundamental role played by mesoscale circulation patterns and hydrodynamic singularities for the sinking export of organic material on Arctic shelves.

Keywords Sedimentation • Primary production • Carbon • Exopolymeric substances • Stable isotopes • Beaufort Sea • Arctic

INTRODUCTION

Global warming is intensified in the Arctic (IPCC 2007; Kauffman et al. 2009). Models and observations show a rapid decline in the summer minimum sea ice extent over the past ten years (Serreze et al. 2007; Barber et al. 2009; Wang and Overland 2009; Polyak et al. 2010) and an increase in the extent and duration of open water areas (Comiso et al. 2008; Pabi et al. 2008). Climate-related impacts on the biodiversity, ecosystem structure (Gradinger and Bluhm 2005; Grebmeier et al. 2006), from planktonic communities to large mammals (Wassmann et al. 2011) and on pathways of carbon cycling (Wassmann et al. 2004) are already documented for the Arctic Ocean.

The variety of responses of the marine Arctic to on-going changes makes it difficult to predict the magnitude, let alone the direction, of potential impacts of climate-associated change for the transfer of primary-produced organic matter to the benthos. For example, while an increase in primary production has been associated with an increased duration of the open water period (Arrigo et al. 2008), a shift in phytoplankton community structure, from a dominance of large cells to small cells, has also been observed (Li et al. 2009). Other studies conclude that global phytoplankton concentrations have declined over the past century, associated with increasing sea surface temperature and shallowing of the surface mixed layer (Montes-Hugo et al. 2009; Boyce et al. 2010). In the Arctic, it has been suggested that warming and shallowing of the mixed layer will increase the flow of carbon towards the microbial food web at the expense of larger organisms (Kirchman et al. 2009). Contrasting this perspective, other studies suggest that an increase in primary production associated with the decrease of sea ice extent will increase the vertical export of particulate organic carbon to the benthos, as observed in the northern Laptev Sea (Lalande et al. 2009a).

To complicate matters further, the coupling between surface primary production and its export to the seafloor does not only depend on the magnitude and composition of primary-produced material but also on the transformation of this material during its

descent, which itself is dependent on physical and biological processes (e.g. Tréguer et al. 2003; Boyd and Trull 2007; Buesseler and Boyd 2009). For example, bacteria play a key role in controlling carbon fluxes in the ocean through their production and consumption of dissolved organic matter, respiratory CO₂ production and nutrient recycling (Rivkin and Legendre 2001; Kirchman et al. 2009). As another example, the production of exopolymeric substances by phytoplankton and bacteria can accelerate the sinking export of organic carbon to depth (Passow and Alldredge 1994; Verdugo et al. 2004).

The Arctic Ocean, on a volume basis, is the ocean with the highest terrestrial input in terms of freshwater and organic matter (Dittmar and Kattner 2003). The Mackenzie River, flowing into the Canadian Beaufort Sea, is the fourth largest of all rivers entering the Arctic Ocean, in terms of annual discharge of water (Dittmar and Kattner 2003) and the first in terms of sediment input to the Arctic (Rachold et al. 2004). Therefore, the vertical flux of particles in the Canadian Beaufort Sea derives primarily from three sources: marine biological production, input from the Mackenzie River, and coastal and seabed erosion (O'Brien et al. 2006). Global warming in the Arctic Ocean is leading to accelerated coastal erosion (Carmack and Macdonald 2002; Guo et al. 2007) and increased river discharge (Holmes et al. 2002; Peterson et al. 2002; White et al. 2007), such that an increase in the input of allochthonous material is expected on Arctic shelves (Guo et al. 2007; Lalande et al. 2009a; Mucci et al. 2010). Tracers such as stable isotopes ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) and compositional ratios (e.g. carbon:nitrogen ratios) are commonly used to distinguish between marine and terrigenous organic matter in sediments and sinking matter (Macdonald et al. 2004; Morata et al. 2008; Magen et al. 2010).

The annual cycle of primary production (Gosselin et al. 2008; Brugel et al. 2009) and sinking export of organic material (Juul-Pedersen et al. 2008, 2010; Forest et al. 2010) in the Canadian Beaufort Sea was recently (2002-2004) characterized during the Canadian Arctic Shelf Exchange Study (CASES). During summer, zooplankton played an important role in the sinking export of particulate organic material (POM) (Morata et al. 2008; Lalande et al. 2009b; Juul-Pedersen et al. 2010) and primary production and vertical export sinking fluxes were low compared to other Arctic regions (Klein et al. 2002; Caron et al.

2004; Reigstad et al. 2008; Lalande et al. 2007, 2009b; Forest et al. 2010; Juul-Pedersen et al. 2010). It was also shown, using isotopic signatures ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$), that the material reaching the seafloor was influenced by terrestrial inputs on the Mackenzie Shelf but was more of marine origin in the Amundsen Gulf (Morata et al. 2008). To that effect, results from long-term sediment trap moorings, in the Canadian Beaufort Sea, indicate that terrigenous input would account for 5 – 25% of particulate organic carbon (POC) sinking fluxes at 100 m (O'Brien et al. 2006; Forest et al. 2010). In contrast, estimates derived from ^{234}Th distributions and $\delta^{13}\text{C}$ measurements in June/July 2004 (Amiel and Cochran 2008) showed that terrigenous POC fluxes were 4 to 10 fold higher than marine POC fluxes in the Canadian Beaufort Sea.

The exceptional decline in the sea ice extent in summer 2007 (Comiso et al. 2008; Stroeve et al. 2008), the increase Arctic river discharge (Holmes et al. 2002; Peterson et al. 2002; White et al. 2007), the increase in frequency and intensity of storms (Yang et al. 2004; Barber et al. 2008), the sea surface warming (Steele et al. 2008) and the thawing of permafrost (Camill 2005) are all evidences of global warming in Arctic. These changes stress the need to further increase our understanding of biogenic carbon cycling and energy transfer pathways on Arctic shelves and to study the impact of the recent intensification of environmental changes taking place in the Arctic.

The overall objective of this study was to investigate the main pathways of sinking export of organic material from the euphotic zone in the Canadian Beaufort Sea, in summer 2008, following the extreme low ice year of 2007. Specific objectives were to: (1) characterize spatial and temporal patterns in the magnitude and composition of POM exported from the euphotic zone and evaluate recent changes with respect to previous observations in the same area, and (2) identify sources of the sinking organic material (allochthonous *vs* autochthonous) in the study area. We hypothesized that, in the study area: (1) the magnitude and composition of the sinking material would be tightly linked to primary production, (2) the sinking organic material would mainly be of allochthonous origin at coastal stations due to increased coastal erosion.

MATERIAL AND METHODS

Sampling

This study was carried out on board the Canadian research icebreaker CCGS *Amundsen* under the Framework of the International Polar Year, Circumpolar Flaw Lead (CFL) system study. Short-term free-drifting particle interceptor traps were deployed below the euphotic zone at 100 m, on 12 occasions in the Canadian Beaufort Sea, from 23 June to 30 July 2008, over two sampling periods (late June/early July and late July) (Fig. 2 and Table 1). The euphotic zone depth (Z_{eu}), defined as the depth receiving 0.2% of surface irradiance, was determined with a Secchi disk (Holmes 1970). During summer 2008, Z_{eu} ranged from 54 to 108 m, with a mean of 84 ± 17 m (Table 1). The depth of the surface mixed layer (Z_{mix}) was determined as the depth of shallowest extreme curvature of density and temperature profiles (Tremblay et al. 2009; Table 1). Particle interceptor trap deployment and handling were carried out in accordance with JGOFS protocols (Knap et al. 1996) and recommendations of Gardner (2000). Five particle interceptor traps were deployed at 100 m from the ship for 12 to 26 h, except at two stations (station CA16: 41 h; station CA04: 8.2 h). Details on the particle interceptor traps and deployment procedures are given in Juul-Pedersen et al. (2008). The traps were filled with seawater filtered onto $0.22 \mu\text{m}$ polyvinylidene fluoride (PVDF) Millipore Durapore membrane filters and collected below 200 m, prior to deployment. Upon recovery, a clean lid was placed on each trap and the material collected was left to sediment for a period of 8 h at 4°C in the dark. After the sedimentation period, the supernatant was gently removed and the remaining sample was sieved through $450 \mu\text{m}$ mesh in order to remove large swimmers. Particle interceptor trap samples from the same depth horizon were pooled together to obtain one sample for which the volume was measured prior to analysis.

Water column samples were collected at seven optical depths (100, 50, 30, 15, 5, 1 and 0.2% of surface irradiance), at the depth of maximum chlorophyll fluorescence (Z_{DCM}) and at two aphotic depths between Z_{eu} and 100 m with a rosette sampler equipped with 12 l

Niskin-type bottles (Ocean Test Equipment), an *in situ* fluorometer (SeaPoint model 2465) and a SBE-911 plus CTD probe (Sea-Bird Electronics, Inc.). Biochemical analyses were performed on the particle interceptor trap and water column samples as described below.

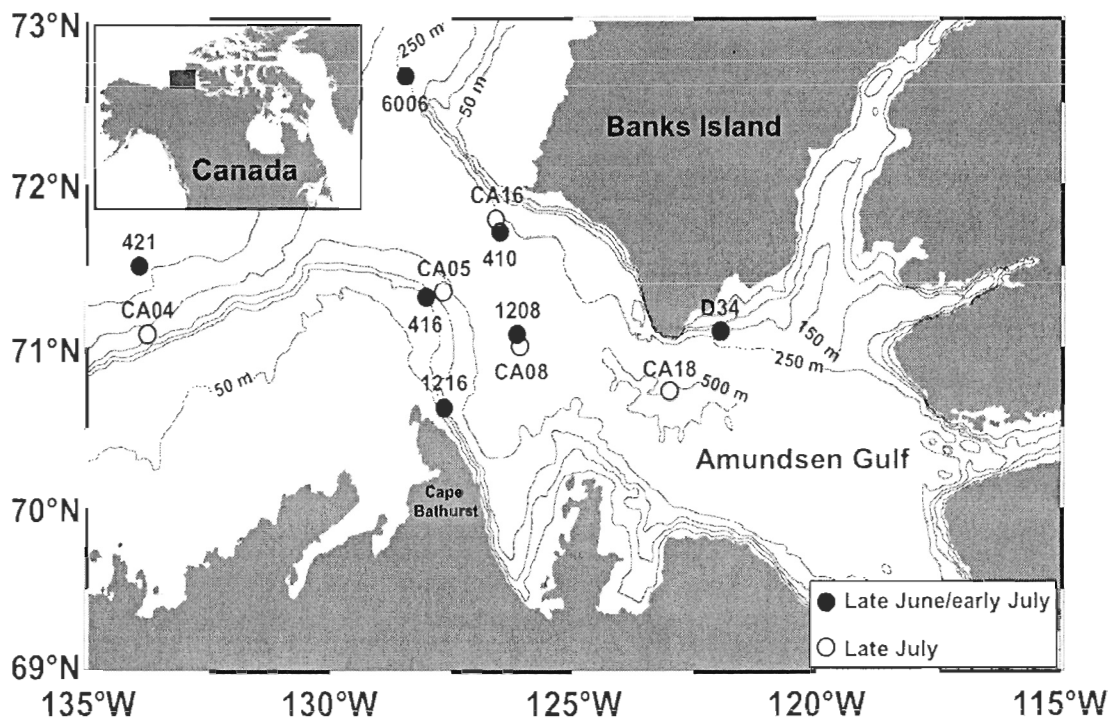


Figure 2 Location of the sampling stations in the Canadian Beaufort Sea, during summer 2008

Table 1 Characteristics of free-drifting particle interceptor trap moorings and of the water column (Z_{eu} : euphotic zone depth; Z_{mix} : surface mixed layer depth), in the Canadian Beaufort Sea, during summer 2008.

| Station | Deployment date | Duration (d) | Deployment | | Recovery | | Distance travelled (km) | Mean speed (cm s^{-1}) | Water depth (m) | Z_{eu} (m) | Z_{mix} (m) |
|---------|-----------------|--------------|---------------------------------|----------------------------------|---------------------------------|----------------------------------|-------------------------|-----------------------------------|-----------------|--------------|---------------|
| | | | Latitude ($^{\circ}\text{N}$) | Longitude ($^{\circ}\text{W}$) | Latitude ($^{\circ}\text{N}$) | Longitude ($^{\circ}\text{W}$) | | | | | |
| 1216 | 23 June | 0.50 | 70°37.2' | 127°35.8' | 70°33.0' | 127°31.9' | 7.9 | 18.3 | 173 | 58 | 9 |
| 1208 | 28 June | 0.68 | 71°04.4' | 126°04.8' | 71°05.3' | 126°16.6' | 7.4 | 12.6 | 410 | 60 | 8 |
| 421 | 30 June | 0.79 | 71°28.2' | 133°55.6' | 71°30.4' | 133°38.6' | 10.7 | 15.7 | 1184 | 78 | 8 |
| 6006 | 03 July | 0.66 | 72°39.8' | 128°22.1' | 72°39.3' | 128°20.8' | 1.0 | 1.7 | 224 | 100 | 11 |
| 410 | 08 July | 0.68 | 71°42.3' | 126°30.4' | 71°43.9' | 126°18.9' | 7.2 | 12.2 | 400 | 108 | 14 |
| 416 | 09 July | 0.75 | 71°17.9' | 127°76.5' | 71°18.1' | 127°46.7' | 17.9 | 27.6 | 160 | 108 | 22 |
| D34 | 13 July | 0.59 | 71°04.8' | 121°49.9' | 71°03.7' | 122°00.1' | 6.8 | 10.5 | 181 | 86 | 13 |
| CA18 | 20 July | 0.76 | 70°40.5' | 122°57.9' | 70°42.9' | 123°06.1' | 6.6 | 10.0 | 584 | 84 | 12 |
| CA16 | 22 July | 1.71 | 71°44.2' | 126°29.8' | 71°41.5' | 126°26.8' | 5.7 | 3.9 | 363 | 95 | 13 |
| CA05 | 25 July | 1.09 | 71°19.2' | 127°35.5' | 71°15.1' | 127°30.4' | 8.0 | 8.5 | 207 | 80 | 9 |
| CA08 | 26 July | 0.55 | 71°00.2' | 126°02.6' | 70°58.8' | 126°05.5' | 3.9 | 8.2 | 391 | 80 | 11 |
| CA04 | 30 July | 0.34 | 71°04.3' | 133°45.5' | 71°01.1' | 133°45.0' | 5.6 | 19.1 | 292 | 70 | 18 |

Analyses

Particle interceptor traps

For chlorophyll *a* (chl *a*) and pheopigment determination, duplicate subsamples were filtered onto Whatman GF/F glass-fiber filters (nominal pore size of 0.7 μm ; total biomass) and onto 5 μm Poretics polycarbonate membrane filters (biomass of large cells, i.e. $> 5 \mu\text{m}$). After 24 h extraction in 90% acetone at 4°C in the dark, fluorescence was measured before and after acidification using a Turner Designs 10-AU fluorometer (Parsons et al. 1984), previously calibrated using pure chl *a* extract from *Anacystis nidulans* (Sigma).

For POC and particulate organic nitrogen (PON) determination, duplicate subsamples were filtered onto precombusted (450°C for 5 h) Whatman GF/F filters. The filters were dried at 60°C for 24 h aboard the ship and analyzed in the laboratory on a Costech ECS 4010 CHN analyzer without prior acidification of the sample. The underlying assumption, that particulate inorganic carbon contributed little to total particulate carbon (TPC), is supported by the recent results of Juul-Pedersen et al. (2008) and Forest et al. (2010) showing that POC made up $> 90\%$ of TPC concentrations in surface waters and particle interceptor traps in the Canadian Beaufort Sea. Carbon and nitrogen isotopic ratios of duplicate trap samples were determined on combusted GF/F filters using an Isotope Ratio Mass Spectrometer (IRMS) Delta^{Plus} XP of Thermo Electron Co coupled to the CHN analyzer.

Triplicate subsamples were filtered on 47 mm 0.4 μm Nuclepore polycarbonate membrane filters and stained with Alcian Blue for the analysis of exopolymeric substances (EPS). EPS, defined as $> 0.4 \mu\text{m}$ acidic exopolysaccharides, were measured colorimetrically (at 787 nm) after a 2 h extraction in 80% H₂SO₄ (Passow and Alldredge 1995). EPS concentrations were estimated as μg gum xanthan equivalent (Xeq) l⁻¹ and converted to carbon equivalents (EPS-C) according to Engel (2004).

Samples for protist cells and zooplankton fecal pellets were preserved with acidic Lugol's solution (0.4% final concentration) and buffered formaldehyde (1% final concentration), respectively. Identification and enumeration of protist cells were performed under an inverted microscope (WILD Heerbrugg) equipped with phase contrast optics, according to Lund et al. (1958). For each sample, at least 400 cells were counted over a minimum of three transects. The abundance of protists was calculated according to the equation of Horner (2002). Thirty individual cells were measured to obtain average cell sizes of the dominant protist taxa. For the least abundant taxa, average cell sizes were obtained from the literature (Tomas 1997; Bérard-Therriault et al. 1999). Together, these taxa represented, on average 91% of total cell numbers. The biovolume of each taxon was estimated using the appropriate geometric equation (Hillebrand et al. 1999). Biovolumes were converted into protist carbon biomass (protist-C) using the factors of Menden-Deuer and Lessard (2000) for diatoms, dinoflagellates and flagellates and of Putt and Stoecker (1989) for ciliates. Fecal pellets were also counted and measured using inverted microscopy. Two types of fecal pellets were identified, i.e. cylindrical and ellipsoidal fecal pellets, assumed to be copepod or appendicularian feces, respectively. The length and width of complete and broken fecal pellets were measured and the total biovolume of each type of pellets was calculated using the appropriate geometric equations. Biovolumes were then converted into fecal pellet carbon biomass (FPC), using a conversion factor of $0.057 \text{ mg C mm}^{-3}$ for cylindrical pellet and $0.029 \text{ mg C mm}^{-3}$ for ellipsoidal pellets (González and Smetacek 1994).

Water column

Primary production rates were measured at the seven optical depths (including the depth of maximum chlorophyll fluorescence) using the ^{14}C -assimilation method (Knap et al. 1996; Gosselin et al. 1997) with on-deck *in situ* simulated incubations for 24 h. As in Gosselin et al. (1997), particulate primary production rates were determined for small ($0.7 - 5 \mu\text{m}$) and large ($> 5 \mu\text{m}$) phytoplankton cells. Concentrations of chl *a* for small ($0.7 - 5 \mu\text{m}$) and large ($> 5 \mu\text{m}$) phytoplankton cells were determined at all sampled depths,

as described above. POC concentrations were determined at 3 – 4 depths (i.e. 50% and 15% of surface irradiance, Z_{DCM} , and 100 m), as described above. Rates and concentrations were integrated over Z_{eu} and the upper 100 m of the water column, respectively, using trapezoidal integration (Knap et al. 1996).

Calculations and statistical analysis

Sinking fluxes were calculated, for each variable, using the following equation (Juul-Pedersen et al. 2008):

$$S = (C_{trap} \times V_{trap}) / (A_{trap} \times T_{dep}) \quad (1)$$

where S ($\text{mg m}^{-2} \text{d}^{-1}$) is the sinking flux of a variable, C_{trap} (mg m^{-3}) is the concentration of the measured variable in the particle interceptor trap sample at 100 m, V_{trap} (m^3) is the volume of the particle interceptor trap sample, A_{trap} (m^2) is the particle interceptor trap surface area and T_{dep} (d) is the deployment time.

Daily loss rates ($\% \text{d}^{-1}$) were calculated using the following equation (Olli et al. 2002):

$$D = S / C_{int} \times 100 \quad (2)$$

where D ($\% \text{d}^{-1}$) is the daily loss rate of variable, S is the sinking flux ($\text{mg m}^{-2} \text{d}^{-1}$) estimated from equation (1) and C_{int} (mg m^{-2}) is the integrated concentration of chl *a* or POC in the 0 to 100 m stratum. The export-ratio was calculated as the ratio of the POC sinking flux at 100 m to the total particulate phytoplankton production integrated over Z_{eu} . This ratio is dimensionless.

Mann-Whitney test was used to assess any significant difference between sampling periods (Zar 1999). Kendall's coefficient of rank correlation (τ) was used to determine relationships between two variables. Statistical analyses were carried out using JMP version 5 (SAS Institute).

RESULTS

During summer 2008, POC sinking fluxes at 100 m ranged from $38.3 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ at Stn CA05 in late July to $257 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ at the Cape Bathurst Stn 1216 in late June/early July, with a mean of $93 \pm 56 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ for all stations visited (Fig. 3a, b, Table 2). There was no significant difference in POC sinking fluxes between late June/early July and late July (Mann-Whitney test, $p > 0.05$).

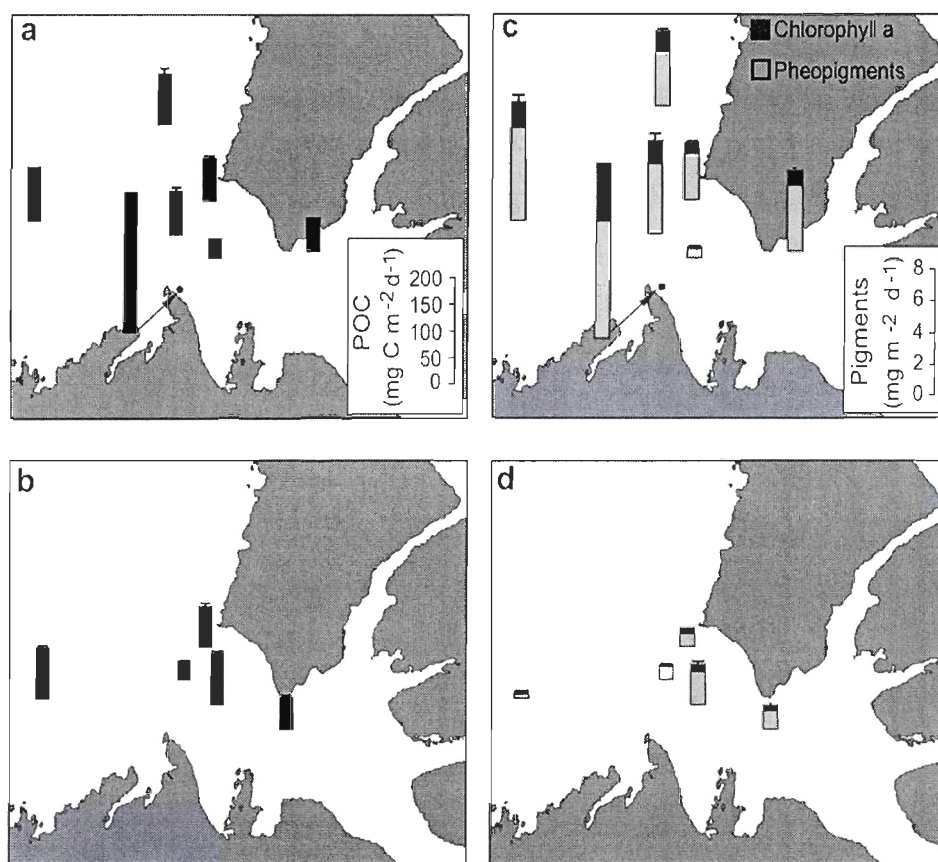


Figure 3 Spatial variations in sinking fluxes of (a, b) particulate organic carbon (POC) and (c, d) pigments (chlorophyll *a* and pheopigments) at 100 m, in the Canadian Beaufort Sea, during (a, c) late June/early July and (b, d) late July. Bars and vertical lines represent means and standard deviations for duplicate samples.

Total pigment (i.e. chlorophyll *a* + pheopigments) sinking fluxes ranged from $0.4 \text{ mg m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ at Stn CA04 to $11 \text{ mg m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ at the Cape Bathurst Stn 1216, with a mean of $3.8 \pm 3.3 \text{ mg m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (Fig. 3c, d). Pheopigments made up, on mean, $76 \pm 6\%$ of the total pigment sinking flux during the study. Sinking fluxes of total pigments, pheopigments, and chl *a* were significantly higher in late June/early July (mean of 5.6 ± 3.2 , 4.1 ± 2.2 and $1.4 \pm 1.1 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, respectively) than in late July (mean of 1.3 ± 0.8 , 1.0 ± 0.7 and $0.3 \pm 0.2 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, respectively) (Mann-Whitney tests, $p < 0.05$).

Table 2 presents sinking fluxes of protist-C, FPC and EPS-C, the contribution of protist-C and FPC to POC sinking flux at 100 m, during summer 2008. The maximum sinking fluxes of protist-C, FPC and EPS-C, as well as their maximum percent contribution to POC sinking fluxes, were observed in late June/early July (Table 2). Sinking fluxes of protists-C, FPC and EPS-C and their percent contribution to POC sinking fluxes were not significantly different between the two sampling periods (Mann-Whitney tests, $p > 0.05$). EPS-C sinking fluxes were strongly correlated with POC sinking fluxes ($\tau = 0.82$, $p < 0.01$; Fig. 4).

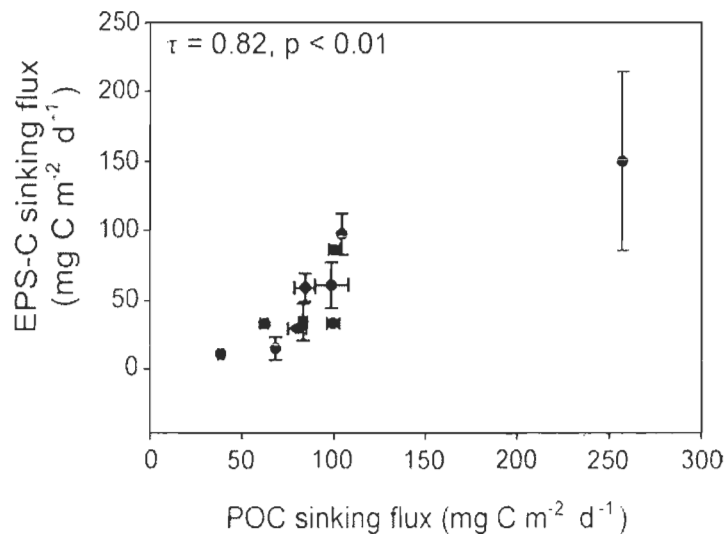


Figure 4 Relationship between exopolymeric substance carbon (EPS-C) and particulate organic carbon (POC) sinking fluxes at 100 m, in the Canadian Beaufort Sea, during summer 2008. Symbols and vertical lines represent means and standard deviations for triplicate samples.

Table 2 Sinking fluxes of chlorophyll *a* (chl *a*), particulate organic carbon (POC), protist carbon (protist-C), fecal pellet carbon (FPC) and exopolymeric substances carbon (EPS-C) at 100 m, in the Canadian Beaufort Sea, during summer 2008. Italic numbers in parentheses indicate the percent contribution of protist-C and FPC to total POC sinking flux. Values are mean \pm SD when applicable. nd: not determined.

| Period | Station | Sinking flux ($\text{mg m}^{-2} \text{d}^{-1}$) or percent carbon contribution (%) | | | | |
|----------------------|---------|--|-----------------|--------------------------------------|--------------------------------------|-----------------|
| | | Chl <i>a</i> | POC | Protist-C | FPC | EPS-C |
| Late June/early July | 1216 | 3.64 | 257 | 109 (42.3) | 17.2 (6.70) | 150 \pm 64.2 |
| | 1208 | 0.12 \pm 0.01 | 41.9 \pm 0.47 | 4.89 (11.7) | 17.8 (42.5) | nd |
| | 421 | 1.70 \pm 0.17 | 104 | 48.1 (46.3) | 51.2 (49.3) | 97.4 \pm 14.9 |
| | 6006 | 1.28 \pm 0.02 | 98.4 \pm 9.26 | 21.7 (22.0) | 27.4 (27.9) | 61.1 \pm 16.2 |
| | 410 | 0.75 \pm 0.02 | 83.1 \pm 2.36 | 15.0 (18.0) | 25.6 (30.9) | 34.5 \pm 13.5 |
| | 416 | 1.48 \pm 0.14 | 84.2 \pm 5.72 | 35.9 (42.6) | 42.4 (50.4) | 59.3 \pm 10.1 |
| | D34 | 0.93 \pm 0.02 | 68.1 | 38.3 (56.3) | 24.5 (36.0) | 15.1 \pm 8.32 |
| Late July | CA18 | 0.36 \pm 0.07 | 62.0 \pm 2.20 | 23.6 (38.1) | 23.5 (37.9) | 33.1 \pm 1.19 |
| | CA16 | 0.40 | 80.0 \pm 4.90 | 6.75 (8.43) | 34.5 (43.2) | 29.6 \pm 1.34 |
| | CA05 | 0.16 \pm 0.01 | 38.3 \pm 1.29 | 3.96 (10.3) | 18.0 (47.1) | 10.8 |
| | CA08 | 0.49 \pm 0.01 | 99.4 \pm 3.64 | 23.9 (24.0) | 39.8 (40.1) | 33.4 \pm 2.63 |
| | CA04 | 0.11 \pm 0.01 | 100 \pm 3.03 | 12.3 (12.3) | 43.8 (43.7) | 86.2 \pm 1.52 |
| Late June/early July | | 1.41 \pm 1.11 | 105 \pm 70.0 | 38.9 \pm 34.2 (34.2 \pm 16.8) | 29.4 \pm 12.7 (34.8 \pm 15.1) | 69.6 \pm 48.2 |
| Late July | | 0.30 \pm 0.16 | 76.0 \pm 26.2 | 14.1 \pm 9.31 (18.6 \pm 12.5) | 31.9 \pm 10.9 (42.4 \pm 3.53) | 38.6 \pm 28.2 |
| All periods | | 0.95 \pm 1.00 | 93.0 \pm 56.1 | 28.6 \pm 28.9 (27.7 \pm 16.6) | 30.5 \pm 11.5 (38.0 \pm 12.0) | 55.5 \pm 41.7 |

In late June/early July, diatoms dominated the protist sinking fluxes, in terms of cell abundance and carbon biomass, throughout the sampling area, except at Stn 1208 where both fluxes were dominated by flagellated cells (i.e. flagellates + dinoflagellates) (Fig. 5a, b). In late July, the cell sinking flux was dominated by diatoms at Stns CA16 and CA18 and by flagellated cells at the other stations (Fig. 5a). In terms of protist-C, the sinking flux was dominated by diatoms throughout the sampling area, except at Stn CA04 where ciliates were the main sinking protist group (Fig. 5b). The contribution of diatoms to total cell sinking fluxes decreased significantly from late June/early July ($79 \pm 21\%$) to late July ($44 \pm 14\%$) whereas the contribution of flagellates increased from late June/early July ($18 \pm 18\%$) to late July ($46 \pm 13\%$) (Mann-Whitney tests, $p < 0.05$; Fig. 5a).

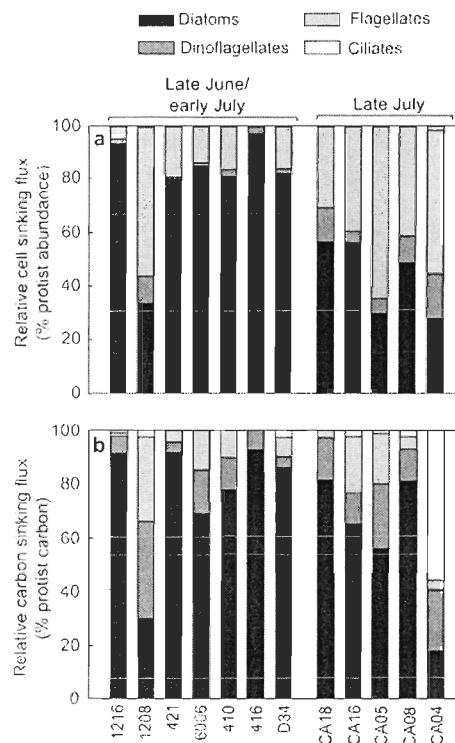


Figure 5 Percent contribution of different protist groups to the total sinking flux in terms of (a) abundance and (b) carbon biomass at 10 m, in the Canadian Beaufort Sea, during summer 2008. Empty cells not included in these estimates.

The flagellate, dinoflagellate and ciliate assemblages in the particle interceptor traps were mainly composed (cell abundance and carbon biomass) of cryptophytes, unidentified *Gymnodinium/Gyrodinium* spp. (21-50 μm) and *Protoperidinium ovatum*, respectively. The pennate diatom *Fragilariopsis cylindrus* and centric diatoms of the genus *Chaetoceros* numerically dominated the diatom community at 50% and 17% of the stations, respectively (Fig. 6a). The other stations were composed of a mixed assemblage of diatom species (Fig. 6a). The sinking fluxes of intact diatoms and diatom frustules were significantly higher in late June/early July than in late July (Mann-Whitney tests, $p < 0.05$; Fig. 6b). Spores were observed at all stations, with sinking fluxes ranging from 1 to 51×10^6 cells $\text{m}^{-2} \text{d}^{-1}$ (Fig. 6b).

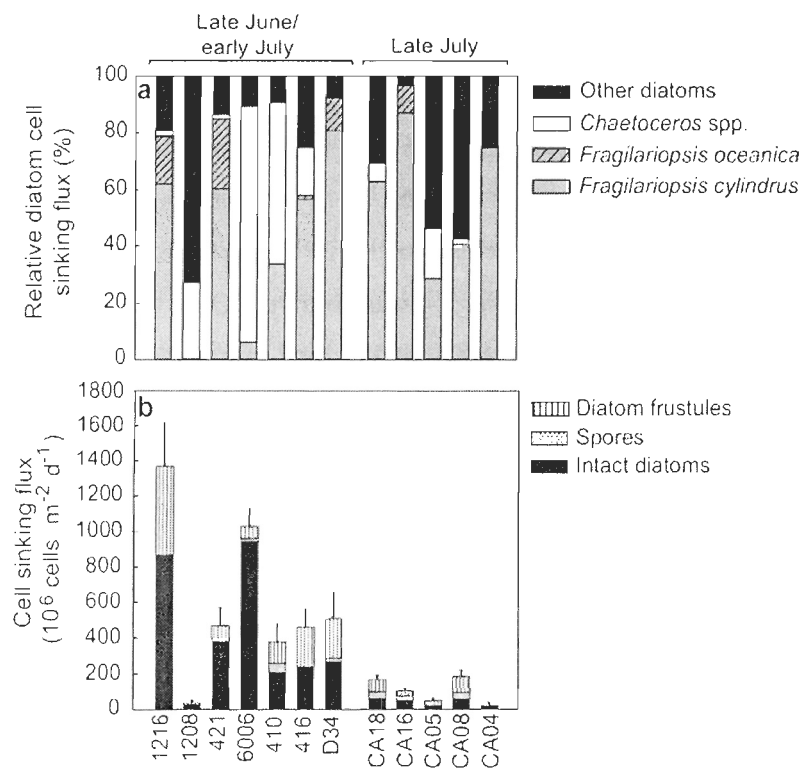


Figure 6 (a) Percent contribution of dominant diatom taxa to total diatom cell number sinking flux and (b) sinking flux of intact diatoms, spores and empty diatom frustules at 100 m, in the Canadian Beaufort Sea, during summer 2008. In (b), bars and vertical lines represent means and standard deviations for total cell abundances. Empty cells not included in these estimates.

Figure 7 presents the contributions of three size-classes of cylindrical fecal pellets (based on width: $\leq 100 \mu\text{m}$, $100\text{-}120 \mu\text{m}$ and $> 120 \mu\text{m}$) (Fig. 7a) and of cylindrical and elliptical fecal pellets (Fig. 7b) to total FPC sinking fluxes, at 100 m. The mean contribution of the three fecal pellet size-classes ($\leq 100 \mu\text{m}$, $100\text{-}120 \mu\text{m}$ and $> 120 \mu\text{m}$) to total FPC sinking fluxes were 19 ± 16 , 23 ± 12 and $57 \pm 20\%$, respectively. All stations, except Stn 1216, fecal pellets $> 100 \mu\text{m}$ (i.e. $100\text{-}120 \mu\text{m}$ and $> 120 \mu\text{m}$) dominated the FPC in the sinking material, with percent contributions ranging from 68 to 94% (Fig. 7a). When excluding Stn 1216, there was a significant increase in the percent contribution of fecal pellets ($\leq 100 \mu\text{m}$ to FPC) from late June/early July to late July (from $10 \pm 4\%$ to $22 \pm 6\%$, Mann-Whitney test, $p < 0.05$). The contribution of other fecal pellet size classes to FPC sinking fluxes did not vary significantly between the two periods (Mann-Whitney tests, $p > 0.05$). From late June/early July to late July, the percent contribution of cylindrical fecal pellets to FPC sinking fluxes increased significantly, from $61 \pm 23\%$ to $95 \pm 4\%$ (Mann-Whitney test, $p < 0.05$; Fig. 7b). Concomitantly, a significant decrease in the percent contribution of elliptical pellets to the FPC sinking flux (from $39 \pm 23\%$ to $5 \pm 4\%$; Mann-Whitney test, $p < 0.05$; Fig. 7b) was observed. Over the study period, broken fecal pellets contributed, on mean, $90 \pm 8\%$ of the total number of sinking fecal pellets (data not shown).

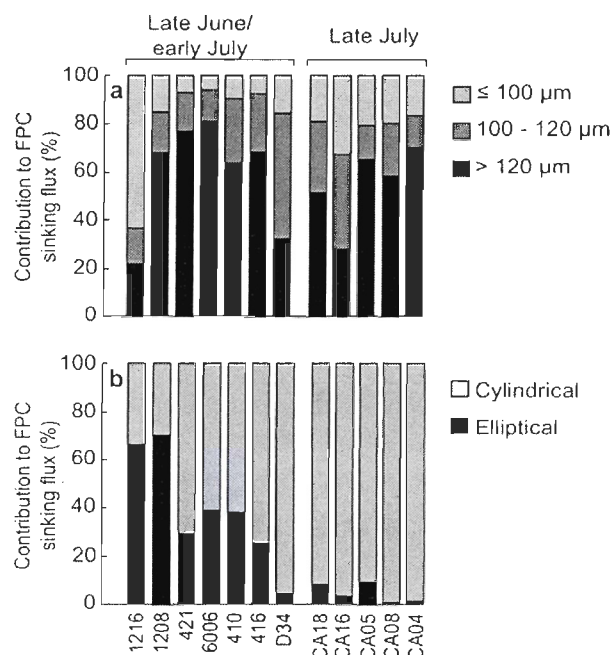


Figure 7 Percent FPC carbon contribution for (a) three size-classes of fecal pellets (based on width, $\leq 100 \mu\text{m}$, $100-120 \mu\text{m}$ and $> 120 \mu\text{m}$) and (b) cylindrical and elliptical fecal pellets at 100 m, in the Canadian Beaufort Sea, during summer 2008.

Table 3 presents phytoplankton production and chl *a* biomass integrated over the euphotic zone, together with daily loss rates of chl *a* and POC, and export ratios at 100 m. Primary production and chl *a* biomass varied between $105 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ at Stn CA16 and $926 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ at Stn 1208 and between 16.4 mg m^{-2} at Stn CA16 and 291 mg m^{-2} at the coastal Stn D34. Primary production and chl *a* biomass were generally dominated by large phytoplankton cells ($> 5 \mu\text{m}$) (73 ± 15 and $68 \pm 22\%$, respectively). Daily loss rates of chl *a* and POC ranged from 0.2 to $4.6\% \text{ d}^{-1}$ and 0.4 to $2.5\% \text{ d}^{-1}$, respectively. Export-ratios varied between 0.05 at Stn 1208 and 0.76 at Stn CA16. There was no significant difference between late June/early July and late July for any of these variables (Mann-Whitney tests, $p > 0.05$). POC and EPS-C sinking fluxes at 100 m were significantly correlated with daily loss rates of chl *a* ($\tau = 0.67$, $p < 0.05$, $\tau = 0.59$, $p < 0.05$; respectively).

Table 3 Primary production and chlorophyll *a* (chl *a*) biomass integrated over the euphotic zone, daily loss rates of chl *a* and particulate organic carbon (POC) at 100 m, particulate primary production exported through sinking (export ratio) in the Canadian Beaufort Sea, during summer 2008. Integrated or mean values \pm SD when applicable. nd: not determined.

| Period | Station | Primary production | | Chl <i>a</i> biomass | | Daily loss rate | | Export-ratio |
|-------------------------|-----------|--|-------------------------------------|--------------------------------|-------------------------------------|--------------------------------------|-----------------------------|-----------------|
| | | Total (mg C m ⁻² d ⁻¹) | Large cells (> 5 μ m) (%) | Total (mg m ⁻²) | Large cells (> 5 μ m) (%) | Chl <i>a</i> (% d ⁻¹) | POC (% d ⁻¹) | |
| Late June/early July | 1216 | nd | nd | 50.5 | 91.3 | 4.6 | 2.5 | nd |
| | 1208 | 926 \pm 22.6 | 40.2 | 49.3 \pm 0.80 | 31.9 | 0.2 \pm 1.2 | 0.4 | 0.05 |
| | 421 | 178 \pm 2.81 | 77.3 | 68.8 \pm 3.51 | 79.8 | 2.5 \pm 4.8 | 1.1 | 0.58 |
| | 6006 | 874 \pm 131 | 79.6 | 66.9 \pm 3.67 | 76.5 | 1.9 \pm 0.5 | 1.7 | 0.11 |
| | 410 | 510 \pm 2.57 | 77.3 | 80.7 \pm 4.51 | 80.4 | 0.9 \pm 0.4 | 2.0 | 0.16 |
| | 416 | 456 \pm 40.5 | 76.6 | 135 \pm 20.2 | 63.4 | 1.1 \pm 0.7 | 0.9 | 0.18 |
| | D34 | nd | nd | 291 \pm 68.8 | 68.0 | 0.3 \pm 0.03 | nd | nd |
| | Late July | CA18 | nd | nd | 104 \pm 2.96 | 73.1 | 0.3 \pm 2.4 | 0.5 |
| CA16 | | 105 \pm 6.71 | 85.5 | 16.4 \pm 0.10 | 90.8 | 2.4 | 1.9 | 0.76 |
| CA05 | | 454 \pm 26.1 | 74.7 | 22.0 \pm 0.27 | 27.1 | 0.7 \pm 3.7 | 0.5 | 0.08 |
| CA08 | | nd | nd | nd | nd | nd | nd | nd |
| CA04 | | nd | nd | nd | nd | nd | nd | nd |
| Late June/early July | | 589 \pm 311 | 70.2 \pm 19.1 | 106 \pm 86.5 | 70.2 \pm 19.1 | 1.6 \pm 1.5 | 1.4 \pm 0.8 | 0.22 \pm 0.21 |
| Late July | | 279 \pm 247 | 80.1 \pm 7.64 | 47.5 \pm 49.0 | 63.7 \pm 32.9 | 1.0 \pm 1.0 | 1.0 \pm 0.8 | 0.42 \pm 0.48 |
| All periods | | 500 \pm 312 | 73.0 \pm 15.0 | 88.5 \pm 79.5 | 68.2 \pm 22.2 | 1.4 \pm 1.4 | 1.3 \pm 0.8 | 0.27 \pm 0.28 |

Figure 8 shows stable isotopic signatures ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) and particulate organic carbon:nitrogen (C:N) molar ratios of the material in the short-term particles interceptor traps at 100 m (June/July) in our sampling area. The isotopic signatures ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) of the sinking material varied between -28.1 at Stn CA16 and -21.3‰ at Stn 1216, and 4.7 at Stn 1216 and 7.8‰ at Stn CA16, respectively. The C:N ratios ranged from 8.4 at Stn 416 to 14.6 at Stn CA16. These variables did not show any significant difference between the two sampling periods (Mann-Whitney tests, $p > 0.05$). The scatter plots for compositional ratios in Figure 8 follows the approaches of Parsons et al. (1989) and Macdonald et al. (2004). According to Macdonald et al. (2004), we assumed a marine end-member of $\delta^{13}\text{C} = -23.4$ to -24 ‰, C:N = 6 to 7 and a terrigenous organic carbon end-member of $\delta^{13}\text{C} = -27$ ‰, and C:N = 10 to 20 (Fig. 8). According to Figure 8, Stn 1216 and Stn CA16 had strong marine and terrestrial signatures, respectively, whereas the remaining stations reflect a mixed composition of the material. Compared to the other stations, Stn CA16, situated at the northwestern entrance of Amundsen Gulf, had a low $\delta^{13}\text{C}$ isotopic signature (-28.1‰) and C:N ratio (14.6), whereas Stn 1216, north of Cape Bathurst, had a high $\delta^{13}\text{C}$ isotopic signature (-21.3‰) and a C:N ratio (11.1) in the upper range of values measured at the other stations (8.4 – 11.6).

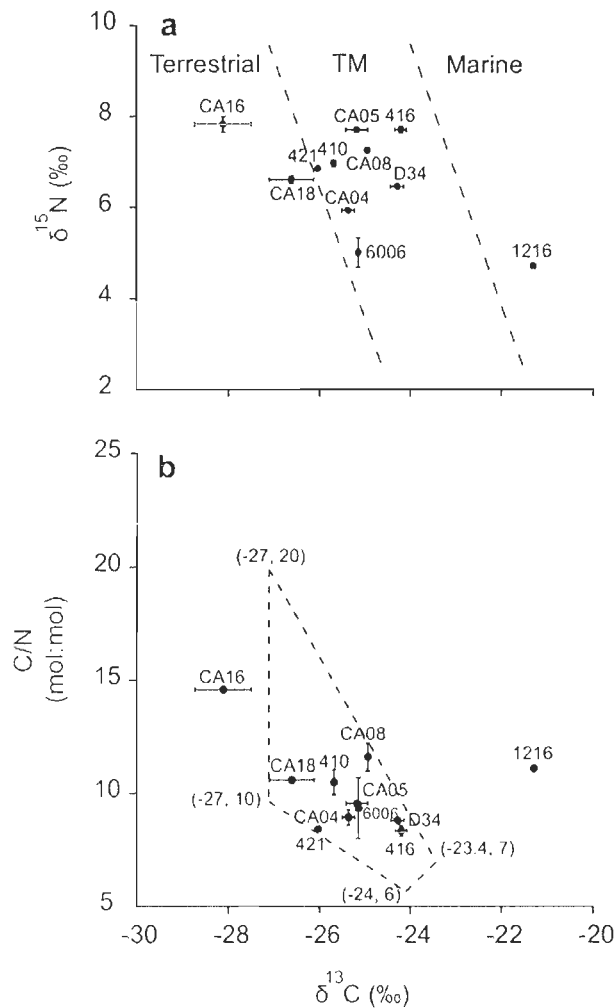


Figure 8 Compositional signatures of the sinking material at 100 m, in the Canadian Beaufort Sea, during summer 2008. Bars and vertical lines represent means and standard deviations for duplicate samples. (a) Scatter plot of $\delta^{15}\text{N}$ versus $\delta^{13}\text{C}$ signatures. Dashed lines represent Parsons' delineating lines (Parsons et al. 1989) for terrestrial (T) and marine (M) origin. TM represents an area of mixing between terrestrial and marine origin. (b) Scatter plot of C:N ratios versus $\delta^{13}\text{C}$ signature. Dashed lines delineate terrestrial and marine organic carbon. Approximate organic composition shown assumes a marine end-member of $\delta^{13}\text{C} = -23.4$ to -24‰ , C:N = 6 to 7 and a terrigenous organic carbon end-member of $\delta^{13}\text{C} = -27\text{‰}$ and C:N = 10 to 20 (Macdonald et al. 2004).

DISCUSSION

Pelagic-benthic coupling in the Canadian Beaufort Sea

Our study improves the spatial and temporal coverage for sinking flux measurements in the Canadian Beaufort Sea during summer and offers insight into recent changes, especially in the context of the extreme low ice year of 2007, by revisiting stations, which have previously been characterized. Stns CA05 and CA04 correspond to long-term sediment trap mooring described in O'Brien et al. (2006) for the period June to August 1987 and April to July 1987, respectively. Stns 1216 and CA04 were also sampled, using short-term particles interceptor traps, in June 2004 (corresponds to Stns 303 and 708 of Juul-Pedersen et al. 2010, respectively). Stn CA08 corresponds to long-term sediment trap mooring for the period September 2005 to October 2006, as described in Forest et al. (2010).

The POC sinking flux at Stn CA04 ($100 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$; Fig. 3, Table 2) on the Mackenzie slope in late July (this study) was comparable to that measured at the end of June 2004 (Stn 708, ca. $100 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$; Juul-Pedersen et al. 2010), but higher than that from long-term sediment trap deployments for the same period in 1987 ($< 15 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ at 125 m; O'Brien et al. 2006). The POC sinking flux at Stn 1216 ($257 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$; Fig. 3, Table 2) was almost three times higher than that measured in summer 2004 (Stn 303, ca. $90 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$; Juul-Pedersen et al. 2010). POC sinking fluxes at Stns CA05 and CA08 (38.3 ± 1.3 and $99 \pm 3.6 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$; Fig. 3a, b, Table 2) were comparable to those measured in 1987 and 2006 in long-term sediment trap moorings ($< 30 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ at 118 m and $< 75 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ at 100 m, respectively; O'Brien et al. 2006; Forest et al. 2010).

Overall, the POC sinking fluxes measured during summer in the Canadian Beaufort Sea (this study) were low, ranging from 38.3 to $104 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, except for Stn 1216 ($257 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$; Fig. 3a, Table 2). Excluding this station, the POC sinking fluxes measured during our study were similar to those in summer 2004 (see Juul-Pedersen et al.

2010; Mann-Whitney test, $p > 0.05$). The POC sinking fluxes in summer 2008 were lower than summer POC sinking fluxes estimated from short-term particle interceptor traps in the Barents Sea (58 to 720 mg C m⁻² d⁻¹ at 90 m; Reigstad et al. 2008), the Chukchi Sea (129 to 442 mg C m⁻² d⁻¹ between 30 and 100 m; Lalande et al. 2007) and northern Baffin Bay (142 to 554 mg C m⁻² d⁻¹ between 50 and 150 m; Caron et al. 2004). This confirms that the Canadian Beaufort Sea is characterized by low POC sinking export compared to other Arctic shelves.

Primary production was ca. 3 to 5 times higher in 2008 (mean 500 ± 312 mg C m⁻² d⁻¹; Table 3) than in summer 2004 (mean 162 mg C m⁻² d⁻¹; Juul-Pedersen et al. 2010) and fall 2002-03 (mean 75 mg C m⁻² d⁻¹; Brugel et al. 2009). Primary production was also dominated by large cells during our study ($73 \pm 15\%$; Table 3) whereas it was dominated by small cells in summer 2004 ($> 70\%$; Gosselin et al. 2008). Upwelling events in spring-summer 2008 (Mundy et al. 2009; Tremblay et al. ms) and a rapid decrease in ice extent in early May, ca. one month earlier than usual (Forest et al. ms) contributed to the observed increase in primary production in the Canadian Beaufort Sea in 2008. Daily primary production values in summer 2008 were comparable to mean summer values in the Chukchi Sea (458 mg C m⁻² d⁻¹; Kirchman et al. 2009) and in the Barents Sea (466 mg C m⁻² d⁻¹; Hodal and Kristiansen 2008), but lower than those in northern Baffin Bay (2468 and 907 mg C m⁻² d⁻¹ in June and July 1998, respectively; Klein et al. 2002). In addition suspended chl *a* biomass in the euphotic zone was almost one order of magnitude higher during our study than in summer 2004 (mean 88 ± 79 versus 18.8 ± 8.9 mg chl *a* m⁻²; Brugel 2008) and large cells ($> 5 \mu\text{m}$) dominated the chl *a* biomass during our study (mean $68 \pm 22\%$; Table 3), except in the central Amundsen Gulf (Stn 1208) and at Stn CA05 where small cells represented 68 and 73%, respectively, of the total chl *a* biomass (Table 3). This is in contrast with summer 2004 when large cells ($> 5 \mu\text{m}$) made up only $32 \pm 16\%$ of the total phytoplankton biomass throughout the study area (Brugel 2008).

Despite a high primary production, chl *a* biomass, and a phytoplankton size-structure based on the production and biomass of large cells in summer 2008 relative to summer 2004, POC sinking fluxes were comparable during both years (except for Stn 1216, see

below). The low daily loss rates of chl *a* and POC in summer 2008 ($< 5\% \text{ d}^{-1}$; Table 3) were similar to those in summer 2004 ($< 4\% \text{ d}^{-1}$; Juul-Pedersen et al. 2010), indicating little transfer of suspended biomass to the benthos but rather channeling towards the pelagic food web. These results are in agreement with observations of a high biomass of copepods, dominated by the large calanoid species *C. hyperboreus*, *C. glacialis* and *M. longa*, in the Amundsen Gulf in summer 2008 (Forest et al. ms). Consistent with these observations, we found (except for Stn 1216, see below) a high percent contribution of cylindrical fecal pellets and of fecal pellets $> 100 \mu\text{m}$ to the total FPC sinking flux ($75 \pm 25\%$ and $81 \pm 16\%$, respectively; Fig. 7). The FPC sinking fluxes in the Canadian Beaufort Sea during summer 2008 (range: $17 - 51 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) and their contribution to POC sinking fluxes (range: $7 - 50\%$) were similar to those reported for summer 2004 (ranges: $2.4 - 84 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ and $10 - 54\%$; Juul-Pedersen et al. 2010). In addition, the percent FPC sinking flux explained by cylindrical pellets ($81 \pm 16\%$) was in close agreement with that observed in the Amundsen Gulf during summer 2004 (Juul-Pedersen et al. 2010). Our results show that, regardless of the much higher primary production and high copepod biomass (2.6 to 9.7 g C m^{-2} ; Forest et al. 2011) in summer 2008, the FPC sinking fluxes were low and comparable to those in summer 2004. This clearly indicates that high recycling took place in the water column during summer 2008. Microscopic observation of the fecal pellets collected in the sinking material supports these findings as 90% of the pellets were broken and many were in an advanced state of degradation.

We estimated the potential mesozooplankton ingestion rate (I) from the FPC sinking flux (E), assuming an assimilation efficiency (AE) of 70% (Carlotti et al. 2000) and using the relationship $I = E / (1 - AE)$ (Båmstedt et al. 2000). Potential ingestion rates ranged from 59 to $171 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (Stns 1216 and 421, respectively). These ingestion rates could represent underestimations due to potential coprophagy/coprorhexy, as indicated above. Yet, this simple estimate indicates that the mesozooplankton could have ingested between 6% (Stn 1208) and 96% (Stn 421) of the daily primary production during summer 2008, with a regional mean of $29 \pm 34\%$ (data not shown). Unfortunately, these estimates cover only stations where primary production was measured and exclude Stn CA16 for reasons

explained in the next Section. We can further estimate, based on the difference between the export-ratio (ranging from 5 to 58%; mean: $19 \pm 20\%$) and the percent production grazed by mesozooplankton (mean: $29 \pm 34\%$), that, on mean, $52 \pm 32\%$ of the primary production would have been recycled or channeled through the microbial food web. Since, on mean, $81 \pm 47\%$ of the primary production in the euphotic zone would have been grazed by zooplankton (mainly large copepods) and recycled before reaching 100 m, only a small fraction of that primary production was readily available for export to the benthos. Accordingly, Forest et al. (ms), estimated that 3% of the primary production in the central Amundsen Gulf was exported to the benthos, during spring-summer 2008. Overall, our results highlight the central role of top-down and recycling processes in the Canadian Beaufort Sea during summer 2008, contrary to our hypothesis that the magnitude and composition of the sinking material would be tightly linked to primary production.

Sedimentation of phytoplankton-derived material

During summer 2008, we observed the same dominant species and a similar seasonal trend in the sinking protist assemblage as in summer 2004 (Juul-Pedersen et al. 2010). The pennate diatoms *Fragilariopsis* spp., especially *Fragilariopsis cylindrus*, were the dominant diatom species throughout the sampling area except at Stns 6006 and 410, where centric diatoms *Chaetoceros* spp. were the dominant diatom species in early July (Stn 6006 was not visited in 2004). Also, as in summer 2004 (Juul-Pedersen et al. 2010), we observed a seasonal decrease in the contribution of diatom cells in favor of flagellates between late June/early July and late July, corresponding to the maximum copepod biomass recorded in mid-July, in the Amundsen Gulf (Forest et al. ms). However, the contribution of algal cells to POC sinking fluxes was more than twice that observed in summer 2004 (34.2 and 18.6% of POC sinking fluxes in late June/early July and late July, respectively; Table 2; 11.7 and 7.6% of POC sinking fluxes in June and July/August 2004, respectively; Juul-Pedersen et al. 2010). The contribution of algal cells and EPS to the sinking fluxes of organic material

(Table 2), and the low abundance of empty frustules (Fig. 6) indicated the presence of fresh algal material sinking at 100 m in the Canadian Beaufort Sea, during summer 2008. To that effect, Stn 1216 showed particularly high sinking flux of algal cells, as further discussed below.

During this study, concentrations of EPS-C contributed, on mean, $53 \pm 23\%$ of the POC sinking fluxes (Table 2); therefore these substances appeared to play a significant role in the sinking export of organic material. Phytoplankton and ice algae are known producers of EPS (Krembs et al. 2002; Passow 2002; Meiners et al. 2003; Riedel et al. 2006), yet our results did not show any correlation between sinking fluxes of EPS-C and sinking fluxes of total protist carbon nor carbon from individual protist groups (diatoms, flagellates, dinoflagellates, ciliates; data not shown). This could reflect that sinking of EPS-C may be associated with aggregates (Verdugo et al. 2004; Wotton 2004) composed of diverse material, obscuring a direct correlation between EPS and protists. Indeed, we observed a significant correlation between EPS-C and POC sinking fluxes (Fig. 4), supporting the potential role of EPS as biological glue (Wotton 2004). While the role of EPS in the formation of aggregates is documented (Azetsu-Scott and Passow 2004; Verdugo et al. 2004; Wotton 2004), evidence of their contribution to the sinking flux of organic matter from the euphotic zone is presented here for the first time. Yet, our results on EPS-C sinking fluxes are somewhat ambiguous as the sum of the sinking fluxes of EPS-C, protist-C and FPC in the sinking material was sometimes higher than the measured POC sinking fluxes (Table 2). A few directions can be explored to explain these results. Firstly, there is a potential error associated with the use of carbon conversion factors that are either experimentally-derived or estimated in different field conditions for chl *a*, FPC, protist-C and EPS-C. Secondly, EPS was retained on filters with porosity of $0.4 \mu\text{m}$ whereas POC was quantified on GF/F filters with nominal porosity of $0.7 \mu\text{m}$. It is therefore possible that a significant proportion of the EPS-C was in the size-range $0.4 - 0.7 \mu\text{m}$ and would not have been accounted for in POC estimates. This agrees with previous result showing that a large fraction (i.e. $> 50\%$) of transparent exopolymeric substances can pass through GF/F or $0.6 \mu\text{m}$ filters (Passow and Alldredge 1995; Engel and Passow 2001).

Despite the high contribution of EPS-C to POC sinking fluxes, EPS-C and POC sinking fluxes were relatively low during this study; therefore EPS did not appear to accelerate the export of POC to the benthos. Instead, it is possible that the presence of EPS coatings on algal cells and their possible role in the formation of aggregates would have benefited the active microbial food web during summer 2008, in the Canadian Beaufort Sea. Indeed, EPS were known to facilitate bacterial attachment to particules (Parsmore and Costerton 2003). In sea-ice, on the Mackenzie shelf, Riedel et al. (2007a, b) demonstrated that EPS may be an important substrate stimulating heterotrophic activity in newly formed sea ice.

Autochthonous vs allochthonous origin of the sinking material

Elemental (C:N) ratios and isotopic composition are often used to distinguish between marine and terrigenous organic matter in sediments and sinking matter (Macdonald et al. 2004). Typically, fresh marine organic material has C:N molar ratios of ca. 6.6 (i.e. Redfield ratio, Redfield et al. 1963), whereas terrigenous organic matter has C:N molar ratios > 15 (Stein and Macdonald 2004). A common approach to estimate the relative proportions of marine and terrigenous organic matter is derived from the different isotopic signatures of organic matter from these two sources (i.e. marine and terrigenous end-members) (e.g. Stein and Macdonald 2004). A key challenge with this approach is to define end-members, as they vary widely depending on the region of study, as well as seasonally. For example literature values for marine and terrestrial $\delta^{13}\text{C}$ range from -18.0 to -25.5‰ and -28.0 to -24.0‰, respectively (Parsons et al. 1989; Goericke and Fry 1994; Naidu et al. 1993, 2000; Goñi et al. 2000; Macdonald et al. 2004; Amiel and Cochran 2008; Magen et al. 2010). While these ranges of values clearly illustrate a demarcation between marine and terrestrial material, it is apparent that even a slight change in the isotopic signature used for the end-member can have a disproportionate impact when estimating their relative contributions. For example, a decrease of 1‰ in the $\delta^{13}\text{C}$ value of the marine

end-member could increase the fraction of marine POC by ca. 10% (this study) to 20% (Amiel and Cochran 2008).

The isotopic signature combined with C:N ratios of the sinking material allowed to single out two stations with distinct hydrographic and/or biological characteristics (Stns 1216 and CA16; Fig. 8). Stn 1216, located north of Cape Bathurst, presented the highest isotopic value for $\delta^{13}\text{C}$ (-21.3‰; Fig. 8), comparable to values deriving from sedimentation of fresh phytoplankton material during/after a bloom (Tremblay et al. 2006a). In addition, Stn 1216 was characterized by the highest POC, chl *a*, protist-C and diatom cell sinking fluxes and by the lowest FPC sinking flux (Figs. 3a, b, 6b and 7a; Tables 2 and 3). Bathymetric and oceanographic features at this station are conducive to upwelling of nutrient-rich Pacific waters (Williams and Carmack 2008). There is evidence that such upwelling took place in mid-June 2008, increasing primary production by almost three orders of magnitude relative to 2004 (Tremblay et al. ms). The sedimentation pattern observed at Stn 1216 is associated with the direct sinking of high phytoplankton biomass during the productive bloom induced by wind-driven upwelling (Tremblay et al. ms). This sedimentation pattern reflects a tight bottom-up linkage (i.e. primary production – sedimentation) and contrasts markedly with the top-down export model proposed above for the other stations visited during our study.

Stn CA16, located at the shelf-break in proximity of Banks Island (see Fig. 2), had a dominant terrigenous signature, likely associated to the presence of sediments from coastal erosion off Banks Island. Banks Island has been identified as the most important source of sea ice sediments in the Beaufort Sea, via coastal erosion and entrainment of suspended sediments (Darby 2003). The presence of allochthonous material at Stn CA16 precludes a classic interpretation of variables such as the export ratio, which was highest at this station (0.75; Table 3) and would not reflect export *sensu stricto*. Storms have increased in frequency and intensity in the Beaufort Sea over the past decade (Yang et al. 2004; Barber et al. 2008), leading to increases in coastal erosion/horizontal advection near the coast (Hill et al. 1991; Dunton et al. 2006; Walker et al. 2008). We cannot evaluate if the terrigenous signature at Stn CA16 was of transient nature or if it reflects such broader changes in Arctic

coastal dynamics. However, our results point to the relevance of particle interceptor traps to trace sources, and possibly transports, of material on Arctic shelves.

According to the compositional analysis based on the scatter plots (Fig. 8), all other stations visited would comprise a significant (from 20% to 90%) proportion of terrigenous material. Microscopic observation of the sinking material did not reveal the presence of terrigenous material, but rather an abundance of zooplankton fecal pellets and phytoplankton cells. Therefore, we conclude that the wide, and sometimes overlapping, range of isotopic values and C:N ratios documented for different components of marine food webs in the Beaufort Sea (summarized in Table 4) casts a doubt on the interpretation of isotopic signatures in terms of terrestrial/marine components. This is even more exacerbated for particle interceptor traps as they collect a variety of primary- (e.g. phytoplankton cells, spores) and secondary- (e.g. fecal pellets, pteropod shells) produced material, together with allochthonous material from rivers (e.g. Juul-Pedersen et al. 2008) and coastal erosion in susceptible areas (e.g. Stn CA16). Such complexity is reflected in the wide range of stable isotope ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$; -28.11 to -21.29‰, +4.71 to +7.83‰, respectively) and C:N ratios (8.4 to 14.6) during our study. Our results indicate that in the Beaufort Sea, isotopic signatures are useful to trace the origin of the material when conditions are extreme, i.e. in samples with an abundance of sediment or fresh phytoplankton cells. This agrees with results from the North Water polynya, where the narrow isotopic signatures of an intense phytoplankton bloom were reflected in particle interceptor traps during its sedimentation (Tremblay et al. 2006b).

Table 4 Mean or range of stable isotope signatures and compositional ratios ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ and C:N molar ratios) from different constituents in the Beaufort Sea and North Water Polynya. nd: no data

| Constituent | $\delta^{13}\text{C}$ (‰) | $\delta^{15}\text{N}$ (‰) | C:N ratios | Region (Period) | References |
|---------------------------------------|---------------------------|---------------------------|--------------|--|-------------------------|
| Pelagic POM | -27 to -21 | 1 to 8 | 6 to 14 | Mackenzie shelf (summer 2004) | Morata et al. 2008 |
| | -27 to -22 | 0 to 6 | 6 to 12 | Amundsen Gulf (summer 2004) | Morata et al. 2008 |
| | -31 to -25 | 5.5 to 12 | 5 to 7 | Amundsen Gulf (summer 2008) | Forest et al. 2011 |
| Bottom ice POM | -29 to -24 | 5 to 7 | 7.5 to 10.5 | Amundsen Gulf (April/May 2008) | Forest et al. 2011 |
| | -26.8 to -11.0 | 5.0 to 9.1 | 7.6 to 14.8 | Amundsen Gulf (May 2008) | C. Michel, unpubl. data |
| | -26 to -9.0 | 4 to 8 | nd | NOW (April to July 1998) | Tremblay et al. 2006a |
| | -14.2 | 6.6 | nd | NOW (May and June 1998) | Tremblay et al. 2006b |
| Plankton/phytoplankton | -27 to -20 | 4 to 9 | nd | NOW (April to July 1998) | Tremblay et al. 2006a |
| | -22.4 | 6.7 | nd | NOW (May and June 1998) | Tremblay et al. 2006b |
| Zooplankton | | | nd | | |
| <i>Calanus hyperboreus</i> | -23.5 ± 0.24 | 11.2 ± 0.88 | 7.71 ± 0.40 | Amundsen Gulf (Summer 2008) | Forest et al. 2011 |
| | -21.1 | 7.9 | nd | NOW (April/July 1998) | Tremblay et al. 2006a |
| <i>Calanus glacialis</i> | -24.1 ± 0.21 | 12.4 ± 0.59 | 7.90 ± 0.43 | Amundsen Gulf (Summer 2008) | Forest et al. 2011 |
| | -20.6 | 9.1 | nd | NOW (April/July 1998) | Tremblay et al. 2006a |
| <i>Metridia longa</i> | -22.6 ± 0.28 | 12.0 ± 0.74 | 8.85 ± 0.61 | Amundsen Gulf (summer 2008) | Forest et al. 2011 |
| <i>Euchaeta glacialis</i> | -21.9 | 11.8 | nd | NOW (April/July 1998) | Tremblay et al. 2006a |
| Small copepods | -21.2 | 8.5 | nd | NOW (April/July 1998) | Tremblay et al. 2006a |
| Birds | | | | | |
| <i>Alle alle</i> | -18.4 | 11.3 | nd | NOW (April/July 1998) | Tremblay et al. 2006a |
| Long-term sediment traps | -26.8 to -26.0 | 5.8 to 10.3 | 7.1 to 9.5 | Mackenzie 100 m (2004) | Magen et al. 2010 |
| | -27.7 to -25.5 | 6.5 to 5.7 | 9.3 to 10.1 | Mackenzie 200 m (2004) | Magen et al. 2010 |
| | -26.3 to -24.5 | 11.9 to 15.8 | 6.4 to 8.9 | Amundsen Gulf 100 m (2004) | Magen et al. 2010 |
| | -25.5 to -25.3 | 6.7 to 10.7 | 7.3 to 9.5 | Amundsen Gulf 200 m (2004) | Magen et al. 2010 |
| | -25.3 to -22.4 | 5.6 to 7 | nd | Mackenzie (summer 1987) | O'Brien et al. 2006 |
| | -26.2 to -21.0 | 8 to 9 | nd | Amundsen Gulf (summer 1987) | O'Brien et al. 2006 |
| Thorium pump | -28 to -21.5 | nd | nd | Eastern Beaufort Sea (2004) | Amiel and Cochran 2008 |
| Short-term particle interceptor traps | -28.11 to -21.29 | 4.71 to 7.83 | 8.36 to 14.6 | Eastern Beaufort Sea 100 m (summer 2008) | This study |
| | -22 | 6.4 | nd | NOW (May/June 1998) | Tremblay et al. 2006a |
| Seafloor sediments | -26 to -23 | 1 to 6 | 8 to 12 | Mackenzie (Summer 2004) | Morata et al. 2008 |
| | -26 to -21 | 3 to 7 | 8 to 12 | Amundsen Gulf (Summer 2004) | Morata et al. 2008 |
| | -25.9 to -24.4 | 3.5 to 6.1 | 8.7 to 10.4 | Mackenzie (2003-2004) | Magen et al. 2010 |
| | -23.6 to -23.4 | 7.2 to 7.9 | 8.3 to 9.2 | Amundsen Gulf (2003-2004) | Magen et al. 2010 |

Conclusions

The combination of a rapid decrease in ice extent that occurred in early May, one month earlier than usual (Forest et al. ms), and of upwelling events have contributed to unprecedented high primary production (mainly large cells $> 5 \mu\text{m}$) in the Canadian Beaufort Sea in summer 2008 (see Tremblay et al. ms). Yet, except for one upwelling station (Stn 1216), the sinking export of organic material remained low, amongst the lowest documented for Arctic shelves. Bulk estimates indicate that $81 \pm 47\%$ of the primary production in the euphotic zone was grazed by mesozooplankton or recycled in the upper 100 m, and that only a small fraction of primary production was exported to the benthos in summer 2008. This points to a strong influence of top-down and recycling processes in shaping the sinking export and transfer of organic material within the marine food web of the Canadian Beaufort Sea. It also suggests that future increases in primary production associated with changes in sea ice conditions would be channeled towards pelagic grazers and the microbial food web rather than towards the benthos.

Highest sinking fluxes of organic carbon and fresh algal material were measured at productive upwelling Stn 1216. Given that the transfer of primary-produced biomass to pelagic grazers requires a tight coupling between biomass availability and the presence/activity of grazers (i.e. match/mismatch hypothesis), it is possible that such coupling may not be established in areas of high primary production relative to historical values, leading to significant sinking export of fresh algal material at these new productive sites. Interestingly, at two stations influenced by either coastal upwelling or erosion, the composition and/or magnitude of particulate sinking fluxes were markedly different from other stations visited during the study. We can hypothesize that these observations emphasize the fundamental role played by mesoscale circulation patterns and hydrodynamic singularities for the sinking export of organic material on Arctic shelves.

III. CONCLUSION GÉNÉRALE

Les observations et modèles indiquent une intensification des changements climatiques et prévoient que l'océan Arctique sera complètement libre de glace durant l'été en 2037 (Comiso 2003; Johannessen et al. 2004; Stroeve et al. 2008; Wang et Overland 2009). Il est donc crucial d'étudier l'impact de ces changements sur le cycle biogénique et les voies de transfert d'énergie sur le plateau continental arctique. Cette étude a permis d'améliorer la couverture spatiale et temporelle concernant les flux verticaux du matériel organique particulaire dans le secteur canadien de la mer de Beaufort au cours de l'été 2008. Elle offre un aperçu des changements récents, en particulier dans le contexte du retrait spectaculaire du couvert de glace de mer mesuré en 2007-2008 (NSIDC 2010).

En 2008, les événements d'upwelling qui ont enrichi la couche supérieure de la colonne d'eau en nutriments au printemps (Forest et al. ms; Tremblay et al. ms) et le déclin hâtif du couvert de glace au début du mois de mai ont permis le développement d'un bloom phytoplanctonique estival supportant une biomasse et une production exceptionnellement élevées, dans le secteur canadien de la mer de Beaufort. Ce bloom était dominé par des cellules de grande taille ($> 5 \mu\text{m}$), en termes de production ($73 \pm 15\%$) et de biomasse chlorophyllienne ($68 \pm 22\%$). La production primaire était 3 à 5 fois plus élevée à l'été 2008 ($500 \pm 312 \text{ mg C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$) qu'à l'été 2004 ($162 \text{ mg C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$; Juul-Pedersen et al. 2010) et à l'automne 2002 et 2003 ($75 \text{ mg C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$; Brugel et al. 2009). Toutefois, malgré une production primaire et une biomasse chlorophyllienne élevées dominées par des cellules de grande taille à l'été 2008, les flux de COP à 100 m étaient comparables à ceux de l'été 2004, à l'exception d'une station située au large de cap Bathurst (Stn 1216) où le flux a atteint $257 \text{ mg C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$. En période estivale, ces flux restent faibles par rapport aux flux mesurés dans d'autres mers arctiques. Bien que les substances exopolymériques (EPS) contribuent largement aux flux verticaux de COP, les EPS ne semblent pas accélérer l'exportation de COP vers le benthos, comme l'indiquent les faibles taux de perte journalier de la chlorophylle *a* et du COP ($< 5\% \text{ j}^{-1}$) et le rapport d'exportation ($19 \pm 20\%$).

Cependant, une corrélation significative entre les flux verticaux des EPS-C et ceux du COP a été observée, appuyant l'hypothèse selon laquelle les EPS peuvent agir comme colle biologique (Wotton 2004). Bien que le rôle des EPS dans la formation des agrégats soit déjà documenté (Azetsu-Scott et Passow 2004; Verdugo et al. 2004; Wotton 2004), cette étude démontre pour la première fois que ces substances sont une composante importante des flux d'exportation du carbone organique. En couvrant les cellules algales et en favorisant la formation d'agrégats, les EPS pourraient avoir favorisé le fonctionnement du réseau microbien durant l'été 2008. En effet, les EPS sont bien connues pour faciliter la fixation des bactéries sur les particules (Parsmore et Costerton 2003).

Au cours de l'été 2008, seulement $19 \pm 20\%$ de la production primaire formée en surface a été exportée hors de la zone euphotique principalement sous forme de pelotes fécales ($38 \pm 12\%$) et de cellules phytoplanctoniques intactes ($28 \pm 17\%$), comme l'indique la figure 9. À partir des flux carbonés de pelotes fécales (FPC) à 100 m, nous avons estimé que les taux d'ingestion potentielle par le mésozooplancton dans la zone euphotique représentaient de 59 à $171 \text{ mg C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ pendant la période estivale. Ces résultats suggèrent que le mésozooplancton pourrait avoir ingéré entre 6 et 96% (en moyenne $29 \pm 34\%$) de la production primaire journalière.

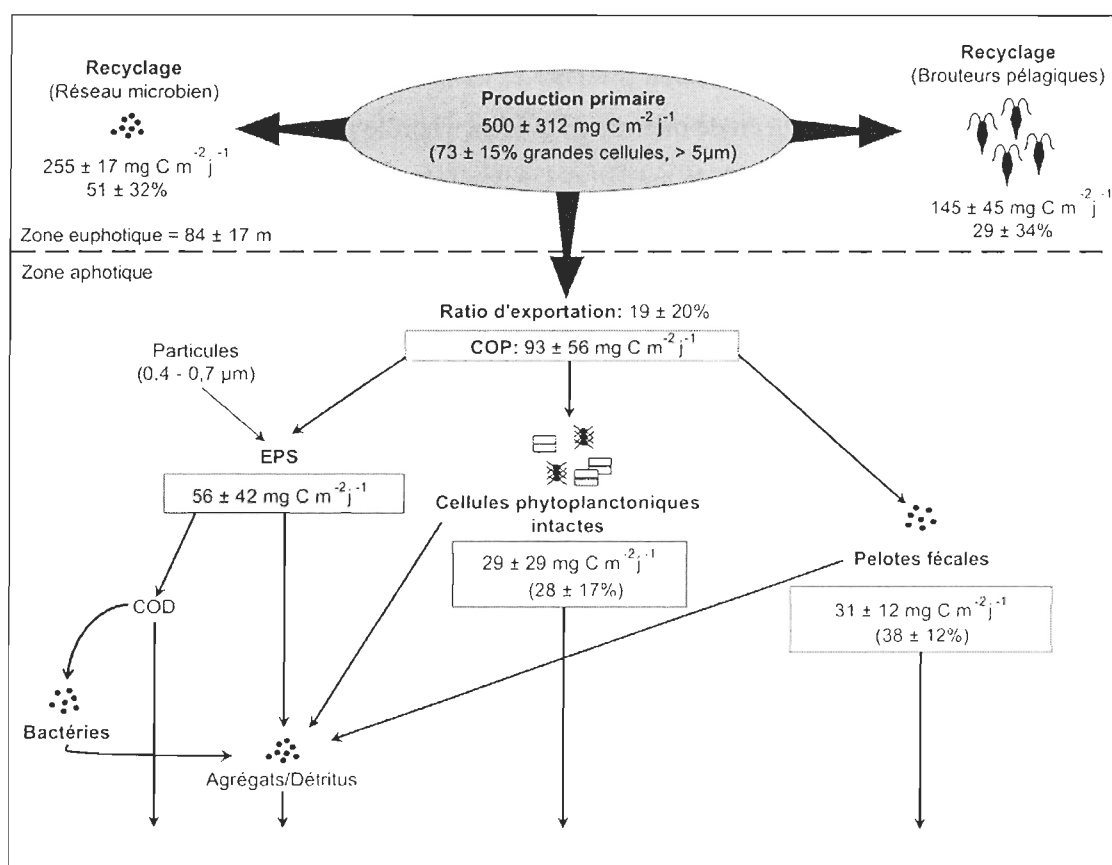


Figure 9 Principales voies de transfert du carbone phytoplanctonique dans le secteur canadien de la mer de Beaufort à l'été 2008. La production primaire est la production totale intégrée sur l'ensemble de la zone euphotique avec, entre parenthèses, la contribution des grandes cellules phytoplanctoniques (> 5 μm). Les voies de recyclage du carbone dans la zone euphotique via les brouteurs pélagiques et le réseau microbien ainsi que les flux de sédimentation du carbone organique particulaire (COP), des substances exopolymériques (EPS), des cellules phytoplanctoniques intactes et des pelotes fécales exportés à 100 m sont présentés. Pour les cellules phytoplanctoniques et les pelotes fécales, les valeurs entre parenthèses indiquent la contribution, en pourcentage, au flux total de COP. Les valeurs sont des moyennes ± écarts-types.

Contrairement à notre hypothèse de travail selon laquelle l'intensité de la sédimentation serait intimement liée à l'ampleur et à la composition de la production primaire, nos résultats ne permettent pas de mettre en évidence, sauf à une station d'upwelling, un lien entre la production primaire et l'exportation du carbone organique. À l'inverse, les résultats de cette étude mettent en évidence le rôle prépondérant des processus de recyclage, à travers le broutage du mésozooplancton (« top-down control », en anglais) et le réseau microbien, sur le devenir de la production primaire dans le secteur canadien de la mer de Beaufort à l'été 2008.

L'examen microscopique du matériel provenant des pièges à particules a montré que la composition taxonomique du phytoplancton ainsi que les changements saisonniers au cours de l'été 2008 étaient similaires à ceux observés durant l'été 2004 (Juul-Pedersen et al. 2010). Dans les pièges à particules à court terme, à 100 m, l'espèce dominante en termes d'abondance était la diatomée pennale *Fragilariopsis cylindrus*, sauf aux stations 6006 et 410 situées à l'ouest de l'île de Banks. À ces stations, la communauté phytoplanctonique était dominée par des diatomées centrales du genre *Chaetoceros*. En revanche, la contribution de la biomasse carbonée des protistes aux flux de COP à 100 m était deux fois plus élevée à l'été 2008 qu'à l'été 2004. Cette contribution accrue de cellules phytoplanctoniques reflète les changements dans la production primaire, entre ces deux années, qui n'ont pas eu d'effet sur la quantité du matériel exporté mais plutôt sur la qualité du matériel exporté.

L'utilisation des signatures isotopiques ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) et des ratios C:N afin d'identifier les sources du matériel en sédimentation n'a été fructueuse qu'à deux stations caractérisées par une forte signature marine ou terrestre. La station 1216, localisée au nord de cap Bathurst, a présenté des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ élevées, comparables à des valeurs dérivant de matériel phytoplanctonique frais provenant d'un bloom (Tremblay et al. 2006a). Les caractéristiques bathymétriques et océanographiques à cette station ont conduit à une remontée d'eaux du Pacifique riches en nutriments supportant une production primaire trois fois plus élevée à cette station à l'été 2008 qu'à l'été 2004 (Tremblay et al. ms). Le patron de sédimentation observé à la station 1216 reflète un lien étroit entre la production primaire

et le matériel en sédimentation soit une exportation de type « bottom-up » et contraste avec le modèle d'exportation de type « top-down » observé aux autres stations.

La station CA16, localisée au bord du plateau continental à proximité de l'île de Banks est caractérisée par une signature terrigène dominante susceptible d'être associée à la présence de sédiments due à l'érosion côtière. Cependant, nos résultats ne permettent pas de clarifier si la signature terrigène de cette station est passagère ou si elle reflète des changements plus importants dans la dynamique côtière de l'Arctique.

Selon l'analyse isotopique, toutes les autres stations comprendraient une proportion significative (20 à 50%) de matériel terrigène, ce qui n'est pas en accord avec l'analyse microscopique du matériel qui n'a pas révélé la présence de matériel terrigène mais plutôt une forte abondance de pelotes fécales de zooplancton et de cellules phytoplanctoniques. Ces résultats suggèrent que dans le secteur canadien de la mer de Beaufort, l'interprétation des signatures isotopiques en termes d'origine terrigène ou marine convient pour des conditions extrêmes, e.g., abondance de sédiments ou de cellules phytoplanctoniques, mais n'est pas nécessairement valide pour des conditions mixtes.

Cette étude vient bousculer les modèles théoriques conventionnels voulant que l'exportation de la matière organique hors de la zone euphotique soit tributaire de l'amplitude de la production primaire et de la structure de taille du phytoplancton. Selon ces modèles, une production primaire élevée dominée par des cellules de grande taille conduit à une forte exportation vers les communautés benthiques. Suite à notre étude, on peut suggérer que les augmentations potentielles futures de la production primaire associées aux modifications des conditions de couvert de glace sur le plateau continental arctique pourraient être acheminées vers les brouteurs pélagiques et le réseau trophique microbien plutôt que vers les communautés benthiques. D'autres études seront nécessaires afin de déterminer le rôle exact des EPS dans les flux d'exportation et pour identifier d'autres marqueurs que les isotopes stables dans la détermination du matériel terrigène. Les résultats de cette étude suscitent plusieurs interrogations. En effet, on peut se demander si tous les plateaux arctiques se comportent de la même manière que le secteur canadien de la mer de

Beaufort face aux changements climatiques. De plus, dans notre zone d'étude, il semble que le matériel produit en surface soit majoritairement recyclé, ce qui ne semble pas nécessairement applicable dans d'autres régions arctiques, par exemple en mer de Laptev où une augmentation de l'exportation a été observée (Lalande et al. 2009a). Dans un tel contexte, il est essentiel de pousser plus en avant l'analyse des processus qui déterminent l'exportation du matériel organique sur le plateau continental arctique.

IV. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ACIA (2005) Arctic climate impact assessment. Cambridge University Press, Cambridge.
- Amiel D, Cochran JK (2008) Terrestrial and marine POC fluxes derived from ^{234}Th distributions and $\delta^{13}\text{C}$ measurements on the Mackenzie Shelf. *J Geophys Res* 113:C03S06, doi:10.1029/2007JC004260
- Arrigo KR, van Dijken GL (2004) Annual cycles of sea ice and phytoplankton in Cape Bathurst polynya, southeastern Beaufort Sea, Canadian Arctic. *Geophys Res Lett* 31:L08304, doi:10.1020/2003GL018978
- Arrigo KR, van Dijken GL, Pabi S (2008) Impact of a shrinking Arctic ice cover on marine primary production. *Geophys Res Lett* 35:L19603, doi:10.1029/2008GL035028
- Ashijan CJ, Smith SL, Lane PVZ (1995) The Northeast Water polynya during summer 1992: Distribution and aspects of secondary production of copepods. *J Geophys Res* 100:4371–4388
- Azetsu-Scott K, Passow U (2004) Ascending marine particles: Significance of transparent exopolymer particles (TEP) in the upper ocean. *Limnol Oceanogr* 49:741–748
- Båmstedt U, Gifford DJ, Irigoien X, Atkinson A, Roman M (2000) Feeding. In: Harris RP, Wiebe PH, Lenz J, Skoldal HR, Huntley M (eds) ICES zooplankton methodology manual. Academic Press, San Diego, CA, pp 297–399
- Barber DG, Hanesiak JM (2004) Meteorological forcing of sea ice concentration in the southern Beaufort Sea over the period 1979 to 2000. *J Geophys Res* 109:C0614, doi:10.1029/2003JC002207
- Barber DG, Massom RA (2007) The role of sea ice in Arctic and Antarctic polynyas, In: Smith WO Jr, Barber DG (eds) *Polynyas: Windows to the World*. Elsevier

Oceanogr Ser 74, Elsevier, New York, pp 1–54

Barber DG, Lukovich JV, Keogak J, Baryluk S, Fortier L, Henry GHR (2008) The changing climate of the Arctic. *Arctic* 61:7–26

Barber DG, Galley R, Asplin M, De Abreu R, Warner K, Pucko M, Gupta M, Prinsenberg S, Julien S (2009) Perennial pack ice in the southern Beaufort Sea was not as it appeared in the summer of 2009. *Geophys Res Lett* 36:L24501, doi:10.1029/2009GL041434

Bérard-Therriault L, Poulin M, Bossé L (1999) Guide d'identification du phytoplancton marin de l'estuaire du Saint-Laurent, incluant également certains protozoaires. *Publ Spec Can Sci Halieut Aquat* 128:1–387

Boyce DG, Lewis MR, Worm B (2010) Global phytoplankton decline over the past century. *Nature* 466:591–596

Boyd PW, Trull TW (2007) Understanding the export of biogenic particles in oceanic waters: Is there consensus? *Prog Oceanogr* 72:276–312

Brugel S (2008) Étude des variations spatiales et temporelles du phytoplancton en mer de Beaufort : biomasse, production et structure de taille des communautés. PhD Thesis, Université du Québec à Rimouski

Brugel S, Nozais C, Poulin M, Tremblay JÉ, Miller LA, Simpson KG, Gratton Y, Demers S (2009) Phytoplankton biomass and production in the southeastern Beaufort Sea in autumn 2002 and 2003. *Mar Ecol Prog Ser* 377:63–77

Buesseler KO, Boyd PW (2009) Shedding light on processes that control particle export and flux attenuation in the twilight zone of the open ocean. *Limnol Oceanogr* 54:1210–1232

Camill P (2005) Permafrost thaw accelerates in boreal peatlands during late 20th century climate warming. *Clim Change* 68:135–152

Carmack EC, Macdonald RW (2002) Oceanography of the Canadian Shelf of the Beaufort

- Sea: a sitting for marine life. *Arctic* 55:29–45
- Carmack EC, Wassmann P (2006) Food webs and physical-biological coupling on pan-arctic shelves: unifying concepts and comprehensives. *Prog Oceanogr* 71:446–477
- Carmack EC, Macdonald RW, Jasper S (2004) Phytoplankton productivity on the Canadian Shelf of the Beaufort Sea. *Mar Ecol Prog Ser* 277:37–50
- Carlotti F, Giske J, Werner F (2000) Modeling zooplankton dynamics. In: Harris RP, Wiebe PH, Lenz J, Skoldal H, Huntley ME (eds) ICES zooplankton methodology manual. Academic Press, London, pp 571–667
- Caron G, Michel C, Gosselin M (2004) Seasonal contributions of phytoplankton and fecal pellets to the organic carbon sinking flux in the North Water (northern Baffin Bay). *Mar Ecol Prog Ser* 283:1–13
- Coachman LK, Aagaard K (1974) Physical oceanography of Arctic and Subarctic seas. In: Herman Y (ed) *Marine geology and oceanography of the Arctic seas*. Springer Verlag, New York, pp 1–72
- Comiso JC (2003) Warming trends in the Arctic from clear sky satellite observations. *J Clim* 16:3498–3510
- Comiso JC, Parkinson CL, Gersten R, Stock L (2008) Accelerated decline in Arctic sea ice cover. *Geophys Res Lett* 35:L01703, doi:10.1029/2007GL031972
- Darby DA (2003) Sources of sediment found in sea ice from the western Arctic Ocean, new insights into processes of entrainment and drift patterns. *J Geophys Res* 108:3257, doi:10.1029/2002JC001350
- Dickson DL, Gilchrist HG (2002) Status of marine birds of the southeastern Beaufort Sea. *Arctic* 55:S46–S58
- Dittmar T, Kattner G (2003) The biogeochemistry of the river and shelf ecosystem of the Arctic Ocean: a review. *Mar Chem* 83:103–120
- Dunton KH, Weingartner T, Carmack EC (2006) The nearshore western Beaufort Sea

ecosystem: Circulation and importance of terrestrial carbon in arctic coastal food webs. *Prog Oceanogr* 71:362–378

Engel A (2004) Distribution of transparent exopolymer particles (TEP) in the northeast Atlantic Ocean and their potential significance for aggregation processes. *Deep-Sea Res Part I* 51:83–92

Engel A, Passow U (2001) Carbon and nitrogen content of transparent exopolymer particles (TEP) in relation to their Alcian Blue adsorption. *Mar Ecol Prog Ser* 219:1–10

Fasham MJR (2003) *Ocean biogeochemistry: The role of the ocean carbon cycle in global change*. Springer-Verlag, Berlin

Forest A, Bélanger S, Sampei M, Sasaki H, Lalande C, Fortier L (2010) Three-year assessment of particulate organic carbon fluxes in Amundsen Gulf (Beaufort Sea): Satellite observations and sediment trap measurements. *Deep-Sea Res Part I* 57:125–142

Forest A, Galindo V, Darnis G, Pineault S, Lalande C, Tremblay JÉ, Fortier L (2011) Carbon biomass, elemental ratios (C:N) and stable isotopic composition ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) of dominant calanoid copepods during the winter-to-summer transition in the Amundsen Gulf (Arctic Ocean). *J Plankton Res* 33:161–178

Forest A, Tremblay JÉ, Gratton Y, Martin J, Gagnon J, Darnis G, Sampei M, Fortier L, Ardyna M, Gosselin M, Hattori H, Nguyen D, Maranger R, Vaqué D, Pedrós-Alió C, Sallon A, Michel C, Kellogg C, Deming J, Shadwick E, Thomas H, Link H, Archambault P, Piepenburg D (ms) Biogenic carbon flow pathways in the planktonic food web of the Amundsen Gulf (Arctic Ocean): A synthesis of field measurements and inverse modeling analyses

Fortier L, Cochran JK (2008) Introduction to special section on annual cycles on the Arctic Ocean shelf. *J Geophys Res* 113:C03S00, doi:10.1029/2007JC004457

Gardner WD (2000) Sediment trap sampling in surface waters: issues and recommendations. In: Hansen RB, Duclow HW, Field JG (eds) *The changing ocean*

- carbon cycle: a mid-term synthesis of the Joint Global Ocean Flux Study. Cambridge University Press, Cambridge, pp 240–281
- Goericke R, Fry B (1994) Variations of marine plankton $\delta^{13}\text{C}$ with latitude, temperature and dissolved CO_2 in the world ocean. *Global Biogeochem Cycles* 8:85–90
- Goñi MA, Yunker MB, Macdonald RW, Eglinton TI (2000) Distribution and sources of organic biomarkers in arctic sediments from the Mackenzie River and Beaufort Shelf. *Mar Chem* 71: 23–51
- González HE, Smetacek V (1994) The possible role of the cyclopoid copepod *Oithona* in retarding vertical flux of zooplankton faecal material. *Mar Ecol Prog Ser* 113:233–246
- Gosselin M, Levasseur M, Wheeler P, Horner R, Booth B (1997) New measurements of phytoplankton and ice algal production in the Arctic Ocean. *Deep-Sea Res Part II* 44:1623–1644
- Gosselin M, Brugel S, Demers S, Juul-Pedersen T, Larouche P, LeBlanc B, Michel C, Nozais C, Poulin M, Price N, Riedel A, Róžańska M, Simpson K, Tremblay JÉ (2008) Light, nutrients and primary production. In: Fortier L, Barber DG, Michaud J (eds) *On thin ice: A synthesis of the Canadian Arctic Shelf Exchange Study (CASES)*. Aboriginal Issues Press, Winnipeg, pp 69–83
- Gradinger R, Bluhm B (2005) Arctic Ocean exploration 2002. *Polar Biol* 28:169–170
- Grebmeier JM, Overland JE, Moore SE, Farley EV, Carmack EC, Cooper LW, Frey KE, Helle JH, McLaughlin FA, McNutt SL (2006) A major ecosystem shift in the northern Bering Sea. *Science* 311:1461–1464
- Guo L, Ping CL, Macdonald RW (2007) Mobilization pathways of organic carbon from permafrost to arctic rivers in a changing climate. *Geophys Res Lett* 34:L13603, doi:10.1029/2007GL030689
- Hardwood LA, Stirling I (1992) Distribution of ringed seals in the southeastern Beaufort Sea during late summer. *Can J Zool* 70:891–900

- Hill PR, Blasco SM, Harper JR, Fissel DB (1991) Sedimentation in the Canadian Beaufort Shelf. *Cont Shelf Res* 11:821–842
- Hill V, Cota G (2005) Spatial patterns of primary production on the shelf, slope and basin of the Western Arctic in 2002. *Deep-Sea Res Part II* 52:3344–3354
- Hillebrand H, Dürselen, CD, Kirschtel D, Pollinger U, Zohary T (1999) Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *J Phycol* 35:403–424
- Hodal H, Kristiansen S (2008) The importance of small-celled phytoplankton in spring blooms at the marginal ice zone in the northern Barents Sea. *Deep-Sea Res Part II* 55:2176–2185
- Holmes R (1970) The Secchi disk in turbid coastal waters. *Limnol Oceanogr* 15:688–694
- Holmes RM, McClelland JW, Peterson BJ, Shiklomanov IA, Shiklomanov AI, Zhulidov AV, Gordeev VV, Bobrovitskaya NN (2002) A circumpolar perspective on fluvial sediment flux to the Arctic Ocean. *Global Biogeochem Cycles* 16(4), 1098, doi:10.1029/2991GB001849
- Horner RA (2002) A taxonomic guide to some common marine phytoplankton. Biopress Ltd, Bristol, UK
- IPCC (2007) *Climate change 2007: The physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge and New York
- Jackson GA (1990) A model of the formation of marine algal flocs by physical coagulation processes. *Deep-Sea Res Part I* 37:1197–1211
- Jackson GA (2001) Effect of coagulation on a model planktonic food web. *Deep-Sea Res Part I* 48:95–123
- Jackson GA, Waite AM, Boyd PW (2005) Role of algal aggregation in vertical carbon export during SOIREE and in other low biomass environments. *Geophys Res Lett* 32:L13607, doi:10.1029/2005GL023180

- Jackson JM, Allen SE, Carmack EC, McLaughlin FA (2010a) Suspended particles in the Canadian Basin from optical and bottle data, 2003-2008. *Ocean Sci* 6:799–813
- Jackson JM, Carmack EC, McLaughlin FA, Allen SE, Ingram RG (2010b) Identification, characterization, and change of the near-surface temperature maximum in the Canada Basin, 1993-2008. *J Geophys Res* 115:C05021 doi:10.1029/2009JC005265
- Johannessen OM, Bengtsson L, Miles MW, Kuzmina SI, Semenov VA, Alekseev GV, Nagurnyi AP, Zakharov VF, Bobylev LP, Pettersson LH, Hasselmann K, Cattle HP (2004) Arctic climate change: observed and modelled temperature and sea-ice variability. *Tellus* 56A:328–341
- Juul-Pedersen T, Michel C, Gosselin M (2008) Influence of the Mackenzie River plume on the sinking export of particulate material on the shelf. *J Mar Syst* 74:810–824
- Juul-Pedersen T, Michel C, Gosselin M (2010) Sinking export of particulate organic material from the euphotic zone in the eastern Beaufort Sea. *Mar Ecol Prog Ser* 410:55–70
- Kahru M, Brotas V, Manzano-Sarabia M, Mitchell BG (2010) Are phytoplankton blooms occurring earlier in the Arctic? *Glob Change Biol*, no. doi:10.1111/j.1365-2486.2010.02312.x
- Karnovsky NJ, Hunt GL (2002) Carbon flux through dovekeys (*Alle alle*) in the North Water. *Deep-Sea Res Part II* 49:5117–5130
- Kauffmann DS, Schneider DP, McKay NP, Ammann CM, Bradley RS, Briffa KR, Miller GH, Otto-Bliesner BL, Overpeck JT, Vinther BM, Arctic Lakes 2K Project Members (2009) Recent warming reverses long-term Arctic cooling. *Science* 325:1236–1239
- Kirchman DL, Hill V, Cottrell MT, Gradinger R, Malmstrom RR, Parker A (2009) Standing stocks, production and respiration of phytoplankton and heterotrophic bacteria in the western Arctic Ocean. *Deep-Sea Res Part II* 56:1237–1248
- Klein B, LeBlanc B, Mei ZP, Beret R, Michaud J, Mundy CJ, Quillfeldt CH von, Garneau

- MÈ, Roy S, Gratton Y, Cochran JK, Bélanger S, Larouche P, Pakulski JD, Rivkin RB, Legendre L (2002) Phytoplankton biomass, production and potential export in the North Water. *Deep-Sea Res Part II* 49:4983–5002
- Knap A, Michaels A, Close A, Ducklow H, Dickson A (1996) Protocols for the Joint Global Ocean Flux Study (JGOFS). Core Measurements JGOFS Report Nr. 19. Reprint of the IOC Manuals and Guides No. 29, UNESCO, Bergen
- Krembs C, Eicken H, Junge K, Deming J (2002) High concentrations of exopolymeric substances in Arctic winter sea ice: implications for the polar ocean carbon cycle and cryoprotection of diatoms. *Deep-Sea Res Part I* 49:2163–2181
- Lalande C, Lepore K, Cooper L, Grebmeier J, Moran S (2007) Export fluxes of particulate organic carbon in the Chukchi Sea: A comparative study using $^{234}\text{Th}/^{238}\text{U}$ disequilibria and drifting sediment traps. *Mar Chem* 103:185–196
- Lalande C, Bélanger S, Fortier L (2009a) Impact of a decreasing sea ice cover on the vertical export of particulate organic carbon in the northern Laptev Sea, Siberian Arctic Ocean. *Geophys Res Lett* 36:L21604, doi:10.1029/2009GL040570
- Lalande C, Forest A, Barber DG, Gratton Y, Fortier L (2009b) Variability in the annual cycle of vertical particulate organic carbon export on Arctic shelves: Contrasting the Laptev Sea, Northern Baffin Bay and the Beaufort Sea. *Cont Shelf Res* 29:2157–2165
- Lampitt RS, Wishner KF, Turley CM, Angel MV (1993) Marine snow studies in the Northeast Atlantic Ocean: distribution, composition and role as a food source for migrating plankton. *Mar Biol* 116:689–702
- Legendre L, Le Fèvre J (1991) From individual plankton cells to pelagic marine ecosystems and to global biogeochemical cycles. In: Demers S (ed) *Particle analysis in oceanography*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 261–300
- Legendre L, Le Fèvre J (1995) Microbial food webs and the export of biogenic carbon in oceans. *Aquat Microb Ecol* 9:69–77

- Legendre L, Ackley SF, Dieckmann GS, Gulliksen B, Horner R, Hoshiai T, Melnikov IA, Reeburgh WS, Spindler M, Sullivan CW (1992) Ecology of sea ice biota. 2. Global significance. *Polar Biol* 12:429–444
- Li WKW, McLaughlin FA, Lovejoy C, Carmack EC (2009) Smallest algae thrive as the Arctic Ocean freshens. *Science* 326:539
- Lund JWG, Kipling C, Le Cren ED (1958) The inverted microscope method of estimating algal number and the statistical basis of estimations by counting. *Hydrobiologia* 11:143–170
- Macdonald RW, Wong CS, Erickson P (1987) The distribution of nutrients in the southeastern Beaufort Sea: implications for water circulation and primary production. *J Geophys Res* 92(C3):2939–2952
- Macdonald RW, Naudi SW, Yunker MB, Gobeil C (2004) The Beaufort Sea: distribution, sources, fluxes and burial of organic carbon. In: Stein R, Macdonald RW (eds) *The organic carbon cycle in the Arctic Ocean*. Springer, Berlin, pp 177–192
- Magen C, Chaillou G, Crowe SA, Mucci A, Sundby B, Gao A, Makabe R, Sasaki H (2010) Origin and fate of particulate organic matter in the southern Beaufort Sea-Amundsen Gulf region, Canadian Arctic. *Est Coast Shelf Sci* 86:31–41
- Makabe R, Hattori H, Sampei M, Ota Y, Fukuchi M, Fortier L, Sasaki H (2010) Regional and seasonal variability of zooplankton collected using sediment traps in the southeastern Beaufort Sea, Canadian Arctic. *Polar Biol* 33:257–270
- McLaren AS, Serreze MC, Barry RG (1987) Seasonal variations of sea ice motion in the Canadian Basin and their implications. *Geophys Res Lett* 14:1123–1126, doi:10.1029/GL014i011p01123
- Meiners K, Gradinger R, Fehling J, Civitarese G, Spindler M (2003) Vertical distribution of exopolymer particles in sea ice of the Fram Strait (Arctic) during autumn. *Mar Ecol Prog Ser* 248:1–13
- Menden-Deuer S, Lessard EJ (2000) Carbon to volume relationships for dinoflagellates,

diatoms, and other protist plankton. *Limnol Oceanogr* 45:569–579

Montes-Hugo M, Doney SC, Ducklow HW, Fraser W, Martinson D, Stammerjohn SE, Schofield O (2009) Recent changes in phytoplankton communities associated with rapid regional climate change along the western Antarctic Peninsula. *Science* 323:1470–1473

Morata N, Renaud P, Brugel S, Hobson K, Johnson B (2008) Spatial and seasonal variations in the pelagic–benthic coupling of the southeastern Beaufort Sea revealed by sedimentary biomarkers. *Mar Ecol Prog Ser* 371:47–63

Mucci A, Lansard B, Miller LA, Papakyriakou TN (2010) CO₂ fluxes across the air-sea interface in the southeastern Beaufort Sea: Ice-free period. *J Geophys Res* 115:C04003, doi:10.1029/2009JC005330

Mundy CJ, Gosselin M, Ehn J, Gratton Y, Rossnagel A, Barber DG, Martin J, Tremblay JÉ, Palmer M, Arrigo KR, Darnis G, Fortier L, Else B, Papakyriakou T (2009) Contribution of under-ice primary production to an ice-edge upwelling phytoplankton bloom in the Canadian Beaufort Sea. *Geophys Res Lett* 36:L17601, doi:10.1029/2009GL038837

Naidu AS, Scalan RS, Feder Hn, Goering JJ, Hameedi MJ, Parker PL, Behrens EW, Caughey ME, Jewett SC (1993) Stable organic carbon isotopes in sediments of the North Bering-South Chukchi Seas, Alaskan Soviet Arctic Shelf. *Cont Shelf Res* 13:669–691

Naidu AS, Cooper LW, Finney BP, Macdonald RW, Alexander C, Semiletov IP (2000) Organic carbon isotope ratios $\delta^{13}\text{C}$ of Arctic Amerasian Continental shelf sediments. *Int J Earth Sci* 89:522–532

Noji TT, Estep KW, Macintyre F, Norrbin F (1991) Image analysis of faecal material grazed upon by three species of copepods evidence for coprohexy, coprophagy and coprochaly. *J Mar Biol Assoc UK* 71:465–480

NSIDC (2010) National Snow and Ice Data Center. Arctic Sea Ice News and Analysis,

updated frequently, <http://nsidc.org/arcticeaicenews/index.html>

- O'Brien MC, Macdonald RW, Melling H, Iseki K (2006) Particles fluxes and geochemistry on the Canadian Beaufort Shelf: Implications for sediment transport and deposition. *Cont Shelf Res* 26:41–81
- Olli K, Riser CW, Wassmann P, Ratkova T, Arashkevich E, Pasternak A (2002) Seasonal variation in vertical flux of biogenic matter in the marginal ice zone and the central Barents Sea. *J Mar Syst* 38:189–204
- Pabi S, van Dijken GL, Arrigo KR (2008) Primary production in the Arctic Ocean, 1998–2006. *J Geophys Res* 113:C08005, doi:10.1029/2007JC004578
- Parsmore M, Costerton JW (2003) Biofilms, bacterial signaling, and their ties to marine biology. *J Ind Microbiol Biotechnol* 30:407–413
- Parsons TR, Maita Y, Lalli CM (1984) A manual of chemical and biological methods for seawater analysis. Pergamon Press, Toronto
- Parsons TR, Webb DG, Rokeby BE, Lawrence M, Hopky GE, Chipczak DB (1989) Autotrophic and heterotrophic production in the Mackenzie river / Beaufort Sea estuary. *Polar Biol* 9:261–266
- Passow U (2002) Transparent exopolymer particles (TEP) in aquatic environments. *Prog Oceanogr* 55:287–333
- Passow U, Alldredge AL (1994) Distribution, size and bacterial colonization of transparent exopolymer particles (TEP) in the ocean. *Mar Ecol Prog Ser* 113:185–198
- Passow U, Alldredge AL (1995) A dye-binding assay for the spectrophotometric measurement of transparent exopolymer particles (TEP). *Limnol Oceanogr* 40:1326–1335
- Peterson BJ, Holmes RM, McClelland JW, Vorosmarty CJ, Lammers RB, Shiklomanov AI, Shiklomanov IA, Rahmstorf S (2002) Increasing river discharge to the Arctic Ocean. *Science* 298:2171–2173

- Polyak L, Alley RB, Andrews JT, Brigham-Grett J, Cronin TC, Darby D, Dyke AS, Fitzpatrick JJ, Funder S, Holland M, Jennings AE, Miller GH, O'Regan M, Savelle J, Serreze M, St. John K, White JWC, Wolff E (2010) History of sea ice in the Arctic. *Quat Sci Rev* 29:1757–1778, doi:10.1016/j.quascirev.2010.02.010
- Putt M, Stoecker DK (1989) An experimentally determined carbon:volume ratio for marine oligotrichous ciliates from estuarine and coastal waters. *Limnol Oceanogr* 34:1097–1103
- Rachold V, Eicken H, Gordeev VV, Grigoriev MN, Hubberten HW, Lisitzin AP, Shevchenko VP, Schirrmeister L (2004) Modern terrigenous organic carbon input to the Arctic Ocean. In: Stein R, and Macdonald RW (eds) *The organic carbon cycle in the Arctic Ocean*. Springer, Berlin, pp 33–55
- Redfield AC, Ketchum BH, Richards FA (1963) The influence of organisms on the composition of sea water. In: Hill MN (ed) *The sea*. Wiley, New York, pp 26–77
- Reigstad M, Wexels Riser C, Wassmann P, Ratkova T (2008) Vertical export of particulate organic carbon: Attenuation, composition and loss rates in the northern Barents Sea. *Deep-Sea Res Part II* 55:2308–2319
- Revelante N, Gilmartin M (1991) The phytoplankton composition and population enrichment in gelatinous « macroaggregates » in the northern Adriatic during the summer of 1989. *J Exp Mar Biol Ecol* 146:217–233
- Richardson TL, Jackson GA (2007) Small phytoplankton and carbon export from the surface ocean. *Science* 315:838–840
- Riedel A, Michel C, Gosselin M (2006) Seasonal study of sea-ice exopolymeric substances on the Mackenzie shelf: implications for transport of sea-ice bacteria and algae. *Aquat Microb Ecol* 45:195–206
- Riedel A, Michel C, Gosselin M (2007a) Grazing of large-sized bacteria by sea-ice heterotrophic protists on the Mackenzie shelf during the winter-spring transition. *Aquat Microb Ecol* 50:25–38

- Riedel A, Michel C, Gosselin M, LeBlanc B (2007b) Enrichment of nutrients, exopolymeric substances and microorganisms in newly formed sea ice on the Mackenzie Shelf. *Mar Ecol Prog Ser* 342:55–67
- Rivkin RB, Legendre L (2001) Biogenic carbon cycling in the upper ocean: effects of microbial respiration. *Science* 291:2398–2400
- Rivkin RB, Legendre L, Deibel D, Tremblay JÉ, Klein B, Crocker K, Roy S, Silverberg N, Lovejoy C, Mesplé F, Romero N, Anderson MR, Matthews P, Savenkoff C, Vézina A, Therriault JC, Wesson J, Bérubé C, Ingram RG (1996) Vertical flux of biogenic carbon in the ocean: Is there food web control? *Science* 272:1163–1166
- Robinson C (2008) Heterotrophic bacterial respiration. In: Kirchman DL (ed) *Advances in microbial ecology of the oceans*. Wiley, New York, pp 299–334
- Saunders PA, Deibel D, Stevens CJ, Rivkin RB, Lee SH, Klein B (2003) Copepod herbivory rate in a large arctic polynya and its relationship to seasonal and spatial variation in copepod and phytoplankton biomass. *Mar Ecol Prog Ser* 261:183–199
- Serreze M, Holland M, Stroeve J (2007) Perspectives on the Arctic's shrinking sea-ice cover. *Science* 315:1533–1536
- Steele M, Ermold W, Zhang J (2008) Arctic Ocean surface warming trends over the past 100 years. *Geophys Res Lett* 35:L02614, doi:10.1029/2007GL031651
- Stein R, Macdonald RW (2004) Geochemical proxies used for organic carbon source identification in Arctic Ocean sediments. In: Stein R, Macdonald RW (eds) *The organic carbon cycle in the Arctic Ocean*. Springer, Berlin, pp 24–32
- Stirling I (1980) The biological importance of polynyas in the Canadian Arctic. *Arctic* 33:303–315
- Stroeve J, Sereze M, Drobot S, Gearheard S, Holland MM, Maslanik J, Meier W, Scambos T (2008) Arctic sea ice extent plummets in 2007. *EOS Trans Am Geophys Union* 89:13, 20, doi:10.1029/2008EO02001

- Suttle CA (2005) Viruses in the sea. *Nature* 437:356–361
- Takahashi T (1989) The carbon dioxide puzzle. *Oceanus* 32:22–29
- Tomas CR (1997) Identifying marine phytoplankton. Academic Press, San Diego
- Tréguer O, Legendre L, Rivkin RB, Ragueneau O, Dittert N (2003) Water column biogeochemistry below the euphotic zone. In: Fasham MJR (ed) *Ocean biogeochemistry: the role of the ocean carbon cycle in global change*. Springer-Verlag, Berlin, pp 145–156
- Tremblay G, Belzile C, Gosselin M, Poulin M, Roy S, Tremblay JÉ (2009) Late summer phytoplankton distribution along a 3500 km transect in Canadian Arctic waters: strong numerical dominance by picoeukaryotes. *Aquat Microb Ecol* 54:55–70
- Tremblay JÉ, Hattori H, Michel C, Ringuette M, Mei ZP, Lovejoy C, Fortier L, Hobson KA, Amiel D, Cochran K (2006a) Trophic structure and pathways of biogenic carbon flow in the eastern North Water Polynya. *Prog Oceanogr* 71:402–425
- Tremblay JÉ, Michel C, Hobson K, Gosselin M, Price N (2006b) Bloom dynamics in early opening waters of the Arctic Ocean. *Limnol Oceanogr* 51:900–912
- Tremblay JÉ, Bélanger S, Barber DG, Asplin M, Martin J, Darnis G, Fortier L, Gratton Y, Link H, Archambault P, Williams WG, Philippe B, Gosselin M, Sallon A, Michel C (ms) Climate forcing multiplies biological productivity in the coastal Arctic Ocean
- Turner JF (2002) Zooplankton fecal pellets, marine snow and sinking phytoplankton blooms. *Aquat Microb Ecol* 27:57–102
- Verdugo P, Alldredge AL, Azam F, Kirchman DL, Passow U, Santschi PH (2004) The oceanic gel phase: a bridge in the DOM-POM continuum. *Mar Chem* 92:67–85
- Waite AM, Safi KA, Hall JA, Nodder SD (2000) Mass sedimentation of picoplankton embedded in organic aggregates. *Limnol Oceanogr* 45:87–97
- Walker TR, Grant J, Cranford P, Lintern DG, Hill P, Jarvis P, Barrell J, Nozais C (2008) Suspended sediment and erosion dynamics in Kugmallit Bay and Beaufort Sea

- during ice-free conditions. *J Mar Syst* 74:794–809
- Wang M, Overland JE (2009) A sea ice free summer Arctic within 30 years? *Geophys Res Lett* 36:L07502, doi:10.1029/2009GL037820
- Wassmann P, Duarte CM, Agusti S, Sejr MK (2011) Footprints of climate change in the Arctic marine ecosystem. *Glob Change Biol* 17:1235–1249, doi:10.1111/j.1365-2486.2010.02311.x
- Wassmann P, Bauerfeind E, Fortier M, Fukuchi M, Hargrave B, Honjo S, Moran B, Noji T, Nöthig EM, Peinert R (2004) Particulate organic carbon flux to the Arctic Ocean sea floor. In: Stein R, Macdonald RW (eds) *The organic carbon cycle in the Arctic Ocean*. Springer, Berlin, pp 101–138
- White D, Hinzman L, Alessa L, Cassano J, Chambers M, Falkner K, Francis J, Gutowski WJ, Holland M, Holmes RM, Huntington H, Kane D, Kliskey A, Lee C, McClelland J, Peterson B, Rupp TS, Straneo F, Steele M, Woodgate R, Yang D, Yoshikawa K, Zhang T (2007) The arctic freshwater system: changes and impacts. *J Geophys Res* 112:G04S54, doi:10.1029/2006JG000353
- Williams WJ, Carmack EC (2008) Combined effect of wind-forcing and isobath divergence on upwelling at Cape Bathurst, Beaufort Sea. *J Mar Res* 66:645–663
- Williams WJ, Carmack EC, Shimada K, Melling H, Aagaard K, Macdonald RW, Ingram RG (2006) Joint effects of wind and ice motion in forcing upwelling in Mackenzie Trough, Beaufort Sea. *Cont Shelf Res* 26:2352–2366
- Wotton RS (2004) The ubiquity and many roles of exopolymers (EPS) in aquatic systems. *Sci Mar* 68:13–21
- Yang J, Comiso J, Walsh D, Krishfield D, Honjo S (2004) Storm-driven mixing and potential impact on the Arctic Ocean. *J Geophys Res* 109:C04008, doi:10.1029/2001JC001248
- Zar JH (1999) *Biostatistical analysis*, 4th ed. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey

