

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

VARIATIONS HORIZONTALES DES TAUX DE PRISE DE L'AZOTE PAR LE
PHYTOPLANCTON DE LA RÉGION DES EAUX DU NORD, MER DE BAFFIN, EN
AOÛT-SEPTEMBRE 1999

MÉMOIRE
PRÉSENTÉ À
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
comme exigence partielle
du programme de maîtrise en océanographie

PAR
MARIE-ÈVE GARNEAU

Juin 2002

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.

AVANT-PROPOS

Le chapitre I, présenté sous la forme d'un article qui sera soumis à une revue scientifique, fait état du travail réalisé dans le cadre de l'Étude internationale de la polynie des Eaux du Nord (connu sous l'acronyme « NOW Project »). L'objectif principal de cette étude de quatre ans était d'identifier les mécanismes responsables de l'ouverture et du maintien de la polynie des Eaux du Nord et d'examiner le couplage entre les phénomènes physiques et biologiques. Mon mémoire porte plus précisément sur la prise de l'azote dissous par le phytoplancton de la région des Eaux du Nord en fin de saison de floraison. Les résultats obtenus au cours de cette étude ont été présentés à différents congrès. En février 2000, une affiche portant sur la répartition des sels nutritifs et de la chlorophylle *a* dans les Eaux du Nord fut présentée au *Second International Symposium on Environmental Research in the Arctic and Fifth Ny-Alesund Scientific Seminar* au *National Institute of Polar Research* à Tokyo, Japon. En février 2001, les mesures des taux de prises de l'azote dissous ont fait l'objet d'une conférence présentée au *2001 Aquatic Sciences Meeting* de l'*American Society of Limnology and Oceanography* (ASLO) qui s'est tenue à Albuquerque (Nouveau-Mexique, États-Unis). Ces résultats ont également été présentés sous la forme d'une affiche au *Forum québécois en sciences de la mer* qui s'est tenu à Rimouski en avril 2001.

Je dédie mon mémoire aux quatre personnes les plus importantes de ma vie, celles qui ont su m'encourager et me faire rire. Sur cette liste de personnes exceptionnelles, il y a : Jocelyne, ma maman, qui m'a fait découvrir très tôt le merveilleux monde des livres et qui a

toujours veillé à ce que je n'oublie rien tant au quotidien que lors de mes voyages ; Claude, mon papa, qui m'a toujours expliqué la vie simplement et qui m'a aidé à surmonter les « détails » grâce à son optimisme et sa grande détermination ; Sabrina, ma sœur, qui fut ma première amie et ma première compagne de voyage, et que j'adore par dessus tout ; et finalement Gisèle, ma petite grand-maman, qui avait si peur que je prenne froid dans la lointaine région des Eaux du Nord. Je voudrais aussi remercier mes amis Amélie, Nadine, Marie-Joële, Louise, Dominique et Pascale sans qui la vie universitaire aurait perdu de son éclat et avec qui j'ai vécu de superbes moments de franche amitié, de sushis et de folles heures de danse. Un merci particulier à René Bouillon et à Josée Nina Bouchard qui m'ont si chaleureusement accueilli lors de ma première mission en Arctique, et qui, par leur enthousiasme, leur grand professionnalisme et leur folie, m'ont rassuré et ont fait de la mission NOW 98 l'aventure scientifique la plus incroyable de ma vie.

Je remercie tout spécialement mon directeur de maîtrise, le professeur Michel Gosselin de l'Institut des sciences de la mer (ISMER) de l'Université du Québec à Rimouski, pour m'avoir entraîné dans une grande aventure en Arctique, pour m'avoir fait confiance en me remettant la tâche de mener à terme un si grand projet, pour m'avoir ouvert les portes du monde scientifique et pour m'avoir assisté tout au cours de mon travail.

Plusieurs personnes ont contribué de près ou de loin à mon travail, non seulement par leur enthousiasme, mais aussi par une aide sur le terrain ou en laboratoire ou encore par leurs commentaires judicieux sur mon manuscrit. Je remercie premièrement les membres du jury de mon mémoire pour leurs corrections et commentaires, soit les Drs Louis Legendre,

Maurice Levasseur et Jean-Éric Tremblay. J'aimerais aussi remercier Éric Fouilland, Rachel Bérêt et Bernard LeBlanc pour leur aide durant la mission en mer, de même que Marcel Gagnon, maître d'équipage du *Pierre-Radisson* ; Line McLaughlin et Marie-Lyne Dubé pour l'analyse des sels nutritifs et Gilles St-Jean (G. G. Hatch Isotope Laboratories, Université d'Ottawa) pour l'analyse isotopique ; Yves Gratton pour avoir fourni les données de la salinité et de la température de l'eau ainsi que la profondeur de la couche mélangée de surface ; Bert Klein et Dominique Hamel pour avoir lu et relu et corrigé mes écrits.

Finalement, je remercie les organismes qui m'ont supporté financièrement, soit le *Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada* (CRSNG), la *Fondation de l'UQAR* (bourse Estelle-Laberge), l'*Institut des sciences de la mer de Rimouski* (ISMER) et le *ministère des Affaires indiennes et du Nord*. Ce travail a bénéficié de l'appui logistique de l'Étude du plateau continental polaire (ministère des Ressources naturelles du Canada) et de la Garde côtière canadienne. Merci aussi au capitaine Richard Dubois et à tout l'équipage du *Pierre-Radisson* pour l'incroyable mission scientifique vécue lors de l'expédition de l'automne 1999. Cette étude est une contribution aux programmes scientifiques de l'ISMER.

RÉSUMÉ

L'étude se concentre sur la physiologie du phytoplancton marin des milieux polaires. Dans ces régions aux conditions environnementales difficiles, le phytoplancton est non seulement influencé par les apports en sels nutritifs, mais également par les fortes variations saisonnières de l'intensité lumineuse, de la stratification de la colonne d'eau et de la circulation océanique. En certains endroits, appelés polynies, le couvert de glace est plus faible. Comparativement aux régions adjacentes couvertes de glace, la floraison printanière du phytoplancton dans les polynies est précoce et la production primaire totale annuelle y est plus élevée. La région arctique des Eaux du Nord (entre l'île d'Ellesmere, Canada, et le Groenland, Danemark) renferme la polynie la plus importante de l'Arctique en termes de dimensions et de biodiversité. Deux principales masses d'eau en surface circulent dans la région des Eaux du Nord. Au nord, une intrusion d'eau froide provenant de l'océan Arctique descend le long de la côte canadienne. Au sud, le long de la rive du Groenland, une branche du courant groenlandais de l'ouest entraîne les eaux plus chaudes et plus salées de l'océan Atlantique vers le nord. Ces deux masses d'eau sont susceptibles d'influencer la répartition horizontale de la production et de la biomasse du phytoplancton dans les Eaux du Nord.

Ce mémoire a pour principal objectif de décrire les variations horizontales des taux de prise de l'azote dissous, soit du nitrate, de l'ammonium et de l'urée, par le phytoplancton de la région des Eaux du Nord en relation avec les caractéristiques physiques, chimiques et biologiques des eaux éclairées de surface à la fin de l'été (leg 1 : 27 août-10 septembre) et au début de l'automne (leg 2 : 11 septembre-1 octobre) 1999. L'azote est généralement

reconnu comme étant le sel nutritif qui limite la production phytoplanctonique estivale dans près de la moitié des océans mondiaux. Ainsi, la mesure de la prise totale des différentes formes de l'azote dissous ensuite convertie en équivalent de carbone (i.e. $\text{g C m}^{-2} \text{j}^{-1}$) permet de déterminer le taux de production primaire totale. Il est également possible de déterminer le rapport- f , défini comme étant la prise de nitrate par le phytoplancton sur la prise totale d'azote, et ainsi de calculer la fraction de la production primaire issue du nitrate seulement. Cette fraction, provenant de l'utilisation de sels nutritifs azotés provenant de l'extérieur de la zone euphotique, est appelée « production nouvelle ». Dans un système à l'équilibre, la production nouvelle est considérée comme étant quantitativement équivalente à l'exportation de matière organique de la zone euphotique vers les chaînes trophiques supérieures et vers les fonds marins. L'exportation de la matière organique vers les profondeurs de l'océan est un élément important du cycle biogéochimique du carbone. L'objectif secondaire du mémoire est de calculer, pour la première fois, cette production nouvelle dans les Eaux du Nord à la fin de la saison productive.

Dans l'ensemble, les taux de prise du nitrate, de l'ammonium et de l'urée ont significativement diminué d'environ 70% entre la fin de l'été et le début de l'automne 1999, et ce, principalement en raison de la diminution de l'éclairement moyen dans la zone euphotique. Tout au cours de la période d'échantillonnage, le phytoplancton a utilisé préférentiellement l'ammonium et l'urée comme substrats azotés, au détriment du nitrate. À la fin de l'été, aucune différence dans les taux de prise des trois sels azotés ne fut observée entre les côtés canadien et groenlandais des Eaux du Nord. Cependant, au début de l'automne, deux groupes distincts de stations ont pu être formés à l'aide de la contribution

relative du nitrate à la prise totale de l'azote dissous et de la contribution relative du phytoplancton de grande taille ($>5 \mu\text{m}$) à la biomasse chlorophyllienne totale. Le premier groupe de stations est situé du côté canadien des Eaux du Nord où les eaux de la zone euphotique sont plus froides (-1.38°C) et plus douces ($S=30.57$). Le deuxième groupe de stations est situé dans une région plus chaude (0.53°C) et plus salée ($S=32.45$) le long de la côte groenlandaise et au sud des Eaux du Nord. Comparées aux stations du groupe 1, les stations du groupe 2 étaient caractérisées par des concentrations en nitrate plus élevées (153 vs. 51 mmol m^{-2}) et par des taux relatifs de la prise phytoplanctonique du nitrate également plus élevés (0.47 vs. 0.23). La présente étude a également permis de distinguer deux types de production nouvelle : la production nouvelle particulaire et la production nouvelle totale, i.e. la somme de la production nouvelle particulaire et de la production nouvelle dissoute. La production nouvelle particulaire, basée sur la production phytoplanctonique particulaire et le rapport- f , était de $270 \text{ mg C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ à la fin de l'été et de $85 \text{ mg C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ au début de l'automne. À la fin de l'été et au début de l'automne 1999, la production nouvelle totale variait entre $317\text{-}340 \text{ mg C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ selon la méthode de calcul utilisée. En 1998-1999, la production nouvelle totale annuelle de la région des Eaux du Nord était de 147 g C m^{-2} , soit 59% de la production primaire totale annuelle. Les résultats indiquent que la production nouvelle dans le nord de la mer de Baffin est substantielle, même à la fin de la période de croissance du phytoplancton, et que les taux de prise des différents sels azotés sont d'une part sous l'influence des variations de la température de l'eau et de la salinité et d'autre part, sous l'influence des changements de l'intensité lumineuse.

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS.....	II
RÉSUMÉ	V
TABLE DES MATIÈRES.....	VIII
LISTE DES TABLEAUX.....	X
LISTE DES FIGURES	XII
I. INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
Le cycle du carbone en milieux marins	5
La polynie des Eaux du Nord	8
La notion de production nouvelle	14
II. PHYTOPLANKTON NITROGENOUS NUTRITION IN THE NORTH WATER, NORTHERN BAFFIN BAY, IN AUGUST-OCTOBER 1999	20
ABSTRACT.....	21
RÉSUMÉ	23
INTRODUCTION	25
MATERIAL AND METHODS	30
Chemical and biological measurements	31
Nitrogen uptake rate measurements.....	32
Calculations	34

Statistical analysis.....	35
RESULTS	36
Physical environment.....	36
Particulate organic nitrogen and phytoplankton biomass	43
Nitrogen uptake rates	46
<i>f</i> -ratios and new production	55
DISCUSSION.....	58
Phytoplankton dynamics in late growth season.....	58
Spatial distribution in early autumn.....	62
Phytoplankton nitrogenous nutrition	64
New and export production in the North Water	66
Annual total and new production in the North Water.....	73
III. CONCLUSION GÉNÉRALE.....	76
IV. RÉFÉRENCES	80

LISTE DES TABLEAUX

II. PHYTOPLANKTON NITROGENOUS NUTRITION IN THE NORTH WATER, NORTHERN BAFFIN BAY, IN AUGUST-OCTOBER 1999

- Table 1.** Station number, position of the stations (from north to south), sampling date, ice cover, day length, incident irradiance (E), average irradiance in the euphotic zone ($E_{0-Z_{eu}}$), mean water temperature ($T_{0-Z_{eu}}$) and salinity ($S_{0-Z_{eu}}$) in the euphotic zone, and depths of the euphotic zone (Z_{eu}) and of the surface mixed layer (Z_m) in the North Water in late summer (leg 1) and early autumn (leg 2)37-38
- Table 2.** Relative contribution of ambient nitrate (NO_3^-) to total ambient dissolved nitrogen ($\text{NO}_3^- + \text{NH}_4^+ + \text{urea}$), relative contribution of nitrate uptake (ρNO_3^-) to the total uptake of nitrogen [$\rho\text{NO}_3^- / (\rho\text{NO}_3^- + \rho\text{NH}_4^+ + \rho\text{urea})$] and the relative preference indices of nitrate ($\text{RPI}_{\text{NO}_3^-}$), ammonium ($\text{RPI}_{\text{NH}_4^+}$) and urea (RPI_{urea}) in the North Water in late summer (leg 1) and early autumn (leg 2). Values were depth-integrated from surface down to 0.1% surface irradiance.....51
- Table 3.** Average values and ranges (in parentheses) of absolute uptake rates of nitrate (ρNO_3^-), ammonium (ρNH_4^+) and urea (ρurea) and total nitrogen (ρN , sum of ρNO_3^- , ρNH_4^+ and ρurea), depth integrated f -ratio calculated on daily rates, total primary production (particulate plus dissolved), total particulate primary production and new production for late summer (leg 1) and early autumn (leg 2).....57

- Table 4.** Early autumn physical, chemical and biological characteristics of the two distinct water regions determined in the North Water by clustering analysis. Values were depth-integrated from surface down to 0.1% surface irradiance.....64
- Table 5.** Comparison of total primary production, new production and export production in the North Water in late summer, early autumn, and for the entire sampling period (weighted average).....68

LISTE DES FIGURES

I. INTRODUCTION GÉNÉRALE

Figure 1. Carte des stations échantillonnées dans la région des Eaux du Nord.....9

II. PHYTOPLANKTON NITROGENOUS NUTRITION IN THE NORTH WATER, NORTHERN BAFFIN BAY, IN AUGUST-OCTOBER 1999

Figure 1. Location of the sampling stations in the North Water in late summer and early autumn. The stations sampled during late summer and early autumn are identified with a letter and with a number, respectively. The dashed line is the boundary between two groups of stations in early autumn (see Results).....27

Figure 2. Moran's I coefficient as a function of distance classes between stations for a) water temperature in early autumn and b) salinity during late summer-early autumn in the North Water. Mathematical expectancy of I , under the hypothesis of a completely random spatial distribution, is not zero but $E(I) = -0.1$ for a) and -0.05 for b). Black dots represent significant ($p \leq 0.05$) I coefficient.....40

Figure 3. Horizontal variations in concentrations of a) nitrate, b) ammonium and c) urea in the North Water in late summer (black bar) and early autumn (hatched bar). Values were depth-integrated from surface to 0.1% surface irradiance. Black dots represent urea concentration under detection level.....42

- Figure 4.** Horizontal variations in concentrations of a) particulate organic nitrogen (PON) and b) total chlorophyll *a* (chl_a_T) in the North Water in late summer (black bar) and early autumn (hatched bar). Values were depth-integrated from surface to 0.1% surface irradiance.....44
- Figure 5.** Moran's *I* coefficient as a function of distance classes between stations for total chlorophyll *a* concentration during early autumn in the North Water. Mathematical expectancy of *I*, under the hypothesis of a completely random spatial distribution, is not zero but $E(I) = -0.1$. Black dots represent significant ($p \leq 0.05$) *I* coefficient.....45
- Figure 6.** Horizontal variations in absolute uptake rates ($\text{mg-at N m}^{-2} \text{ h}^{-1}$) of a) nitrate, b) ammonium and c) urea in the North Water in late summer (black bar) and early autumn (hatched bar). Values were depth-integrated from surface to 0.1% surface irradiance.....47
- Figure 7.** Variation of absolute uptake rates of nitrate for small (0.7-5 μm) and large (>5 μm) phytoplankton cells and the depth-integrated *f*-ratio (see text) at selected stations in the North Water in late summer (leg 1) and early autumn (leg 2). The percent contribution of large phytoplankton to total nitrate uptake is indicated above each bar. At station N2, the daily *f*-ratio was calculated without the ρNH_4^+ value.....53

Figure 8. Typical time-course measurements of nitrate, ammonium and urea uptake by surface phytoplankton in late summer. The relative nitrogen uptake rate is the uptake rate, expressed in mg-at N m^{-3} , divided by the maximum uptake measured for each nitrogenous nutrient. Only values indicated by filled symbols were used for the calculations of the regressions. Maximum uptake values of nitrate, ammonium and urea were 0.31, 0.18 and 0.73 mg-at N m^{-3} , respectively.....54

I. INTRODUCTION GÉNÉRALE

Récemment, plusieurs articles ont fait état du rétrécissement et de l'amincissement du couvert de glace de l'Arctique (Cavalieri et al. 1997, Johannessen et al. 1999, Macdonald et al. 1999, Rothrock et al. 1999, Vinnikov et al. 1999, Deser et al. 2000, Vincent et al. 2001). Entre 1978 et 1998, l'étendue hivernale de la glace pluriannuelle (>200 cm, *sensu* Mundy & Barber 2001) a subi une réduction de 14% (Johannessen et al. 1999). La barrière de glace d'Ellesmere (Ellesmere Ice Shelf), qui était une vaste formation de 2327 km² en 1906, a vu sa superficie diminuer de 90% au cours du XX^e siècle (Vincent et al. 2001). La plus grande part de cette réduction se serait produite entre 1987 et 1999 (Vincent et al. 2001). Selon Rothrock et al. (1999), l'épaisseur de la glace couvrant le bassin Arctique central et le bassin Arctique de l'Est aurait subi une réduction de 40% entre la période de 1958-1976 et les années 90. Cette estimation controversée a dernièrement été réévaluée à 12% seulement (Holloway & Sou 2001). Un récent modèle de la circulation générale atmosphérique et océanique estimait qu'en l'an 2000, il ne resterait que 79% du volume de la glace de mer arctique (i.e. la glace située au nord du 67° parallèle) qui existait en 1955 (Dixon & Vahlenkamp 2001). Si la fonte de la glace continue au taux estimé par le modèle, le volume du couvert glaciaire sera réduit d'environ la moitié entre 1950 et 2050 (Dixon & Vahlenkamp 2001). D'autres modélisations climatiques prévoient une réduction de 20 à 50% du couvert de glace arctique à la fin du XX^e siècle (Vinnikov et al. 1999). En plus de constituer une perte d'habitat pour une flore et une faune microbienne unique (Vincent et al. 2001), la réduction de la partie glacée de la surface terrestre (i.e. cryosphère, Vinnikov et al. 1999,

Vincent et al. 2001) modifie déjà la circulation océanique (Johnson et al. 1999) par le biais d'un changement du niveau de la mer (Maslanik et al. 1996) et risque d'influencer la structure verticale des masses d'eau de même que les échanges calorifiques et gazeux entre l'océan et l'atmosphère (Johannessen et al. 1999). Il a aussi été avancé que la disparition de la glace pourrait contribuer en partie à amplifier le réchauffement climatique observé aux hautes latitudes (Holloway & Sou 2001) ; une plus grande superficie d'eau libre de glace réduit l'albédo planétaire en plus de permettre à l'océan Arctique de capter davantage de chaleur provenant du rayonnement solaire.

La réduction de l'albédo due à la diminution du couvert glaciaire contribue à rendre les régions arctiques et subarctiques particulièrement sensibles au réchauffement climatique planétaire. Au cours des années à venir, les effets déjà ressentis risquent de s'accroître et d'y être les plus prononcés du globe (Vinnikov et al. 1999, Barber et al. 2001b, Holloway & Sou 2001). Alors que les modèles climatiques prévoient un réchauffement de 1.7 à 2.2°C de la température moyenne à la surface de la Terre entre 1950 et 2050, la température au-dessus de l'Arctique (région s'étendant du cercle Arctique jusqu'au pôle Nord) pourrait s'élever de 3.9 ou 4.5°C (Dixon & Vahlenkamp 2001). Actuellement, l'océan Arctique, ses mers périphériques et la température atmosphérique aux hautes latitudes subissent un réel réchauffement (Overpeck et al. 1997, Dickson et al. 1999, Vincent et al. 2001). Depuis 1840, la température de l'Arctique a augmenté de 1.5°C, atteignant ainsi ses plus hautes températures en quatre siècles (Overpeck et al. 1997). Des études portant sur la modélisation de la circulation océanique générale montrent une très forte relation entre la

réduction du couvert de glace aux pôles et l'augmentation des concentrations de gaz à effet de serre (Cavalieri et al. 1997, Vinnikov et al. 1999, Flato et al. 2000). L'augmentation des gaz à effet de serre, due aux activités humaines depuis le milieu du XIX^e siècle, pourrait jouer un rôle dans le recul des marges de la banquise arctique (Cavalieri et al. 1997, Macdonald et al. 1999). Pour Vinnikov et coll. (1999), la réduction et l'amincissement du couvert de glace résultent de l'effet combiné du réchauffement climatique, dû à l'augmentation de l'effet de serre, et des variations naturelles du climat. Cependant, pour Holloway & Sou (2001), le réchauffement global ne jouerait qu'un faible rôle dans les modifications observées sur le couvert de glace arctique.

Au cours du dernier siècle, des variations du gradient de pression atmosphérique au-dessus de l'Arctique ont été enregistrées (Thompson & Wallace 1998). Ces variations sont causées par des changements de la température de surface de l'océan Atlantique Nord. Lorsque la température de surface de l'océan Atlantique Nord est plus chaude, il se forme au-dessus de cet océan une zone de basse pression atmosphérique orientée vers l'Arctique qui peut provoquer une circulation atmosphérique arctique cyclonique ; lorsque la température de surface de l'océan Atlantique Nord passe sous 0°C, une zone de haute pression atmosphérique au-dessus de la masse d'eau cause une circulation atmosphérique arctique anticyclonique (Proshutinsky & Johnson 1997). La circulation atmosphérique agit directement sur la circulation océanique de l'Arctique qui alterne, elle aussi, entre un régime cyclonique et un régime anticyclonique à tous les 5-7 ans (Proshutinsky & Johnson 1997). Cette variation naturelle des vents et de la circulation océanique, connue sous l'appellation « d'oscillation arctique », pourrait également être responsable de la diminution

de la superficie et de l'épaisseur du couvert de glace (Macdonald et al. 1999, Deser et al. 2000) et du réchauffement de la température observé au-dessus de l'Arctique (Proshutinsky & Johnson 1997, Corti et al. 1999). Durant les années 80 et 90, l'oscillation arctique a été principalement dans une période de régime positif (cyclonique) qui tend à augmenter la température atmosphérique et l'occurrence des grands vents sur le nord de l'Europe et l'océan Pacifique Nord-Ouest (Stricherz 2001). Les vents d'ouest transportent la glace à l'extérieur de l'Arctique central, amincissent la glace restante et compactent la glace transportée vers la côte canadienne (Holloway & Sou 2001). Selon Wallace (professeur en sciences atmosphériques à l'Université de Washington), l'actuelle réduction de la superficie et l'amincissement de la glace de mer due au régime positif de l'oscillation arctique se poursuivrait, du moins pour le moment, suivant les tendances des deux dernières décennies (Stricherz 2001). Même si la fonte de la glace semble associée à un phénomène cyclique naturel, l'oscillation arctique peut être amplifiée par l'émission de gaz à effet de serre (Shindell et al. 1999, Stricherz 2001). Au cours des 1000 dernières années, l'Hémisphère Nord a connu des fluctuations naturelles de son climat, comme la période de réchauffement observée au Moyen-Âge entre le XI^e et le XIII^e siècle et la période de refroidissement du Petit Âge Glaciaire ayant eu lieu entre le XVI^e et le XIX^e siècle (Baede et al. 2002). Il n'en demeure pas moins que le réchauffement climatique de la fin du XX^e siècle est sans précédent (Baede et al. 2002), ce qui tend à prouver l'importance de l'influence de l'activité humaine sur le climat planétaire.

Le cycle du carbone en milieux marins

La forte capacité de l'océan à emmagasiner le dioxyde de carbone (CO_2) atmosphérique par dissolution (Gross & Gross 1996) en fait un élément majeur du cycle biogéochimique du carbone. Premièrement, le CO_2 dissous dans les eaux de surface des océans est entraîné vers les fonds marins lors de la formation des eaux profondes froides à la hauteur des régions subarctiques (Duxbury & Duxbury 1989, Brown et al. 1992). Le carbone inorganique sera isolé de l'atmosphère pour quelques centaines voire un millier d'années, soit jusqu'au retour des masses d'eau profondes vers les grandes zones d'upwelling de la divergence tropicale. À ces latitudes, le CO_2 dissous dans l'eau est de retour en surface et pourra être dégazé vers l'atmosphère (Duxbury & Duxbury 1989). Deuxièmement, le carbone est également exporté vers les fonds marins sous forme de matière organique qui a été élaborée par la photosynthèse du phytoplancton dans la zone éclairée de la surface des océans. Le carbone organique particulaire descend dans la colonne d'eau, soit sous forme de cellules phytoplanctoniques entières, de pelotes fécales, de neige marine ou encore via les migrations verticales des organismes (Legendre & Le Fèvre 1991). L'advection horizontale et verticale du matériel organique dissous réfractaire à la dégradation est aussi considérée comme une voie d'exportation importante (Legendre & Gosselin 1989, Legendre & Le Fèvre 1991, Carlson et al. 1994). L'exportation de cette matière organique produite par les microalgues vers les profondeurs est appelée « la pompe biologique » (Volk & Hoffert 1985, Legendre & Le Fèvre 1991).

Dans les milieux polaires, l'intensité de la pompe biologique à CO₂ est affectée par les couvertures de glace et de neige puisque celles-ci influencent, dans un premier temps, les échanges calorifiques et gazeux entre l'atmosphère et la surface de l'océan (Maykut 1978). Dans un deuxième temps, le couvert de glace diminue substantiellement le niveau de pénétration de la lumière dans la colonne d'eau (Massom 1988), ce qui influence l'initiation printanière de la floraison du phytoplancton (Legendre et al. 1992, Rysgaard et al. 1999). La glace de mer sert également de support pour le développement de communautés d'algues unicellulaires (Horner & Schrader 1982, Horner et al. 1992, Gosselin et al. 1997). Au printemps, ces algues de glace représentent une source de nourriture hâtive pour les organismes des maillons trophiques supérieurs vivant à la base de la glace, à l'interface glace-eau et dans la colonne d'eau (Michel et al. 1996, Nozais et al. 2001). Il est possible de formuler une première hypothèse qui stipule que la réduction du couvert de glace permettrait une augmentation de la photosynthèse en raison d'une pénétration accrue de la lumière dans la couche de surface de l'océan. En outre, la fonte du couvert glaciaire entraînerait la formation d'une couche stratifiée sous la glace qui permettrait aux cellules phytoplanctoniques de se maintenir dans la zone euphotique. Cependant, le couvert de glace réduit non seulement la lumière mais aussi la turbulence dans la colonne d'eau. En l'absence de couvert de glace, le vent peut mélanger très fortement la couche de surface. C'est pourquoi une hypothèse contraire pourrait stipuler qu'à l'inverse, le mélange des eaux de surface par le vent et la marée après la fonte de la glace risque de réduire la production phytoplanctonique. Actuellement, il est difficile de prévoir lequel de ces deux scénarios serait prédominant suite à la fonte de la banquise de glace arctique. Dans les régions

arctiques, les flux verticaux de carbone atmosphérique par voie d'échanges gazeux à l'interface air-eau (Yager et al. 1995, Miller et al. sous presse) et les flux de carbone organique particulaire par voie de sédimentation (Michel et al. 1996, sous presse) et par voie de transport de carbone organique dissous par advection (Wheeler et al. 1996) sont profondément influencés par la présence de glace annuelle et pluriannuelle.

En certains endroits des régions polaires existent des étendues à faible couvert de glace ou d'eau libre entourée de glace de mer. Ces endroits, appelés polynies (Smith et al. 1990, Lewis et al. 1996), peuvent se reformer à chaque année en un point géographique fixe. Elles sont alors désignées sous le terme « polynies récurrentes » (Stirling 1980). Année après année, ces aires ouvertes soutiennent une faune importante et variée (Brown & Nettleship 1981, Stirling et al. 1981), probablement en raison de leur grande productivité (Stirling 1980, 1997, Smith & Rigby 1981). Selon la récente hypothèse de « rectification saisonnière » proposée par Yager et al. (1995), le cycle annuel du flux de CO₂ à l'interface air-eau qui prévaut dans les régions à couvert saisonnier de glace, notamment les polynies, différerait du flux typiquement rencontré dans les systèmes marins situés aux basses latitudes et exempts de glace de mer. Effectivement, la variation saisonnière du couvert de glace et la forte production primaire permettraient aux polynies arctiques d'être, sur une base annuelle, de nets pièges à CO₂ (Yager et al. 1995, Miller et al. sous presse). Au printemps et à l'été, le phytoplancton incorpore le carbone inorganique dissous dans les eaux de surface pour le transformer en carbone organique par voie de photosynthèse. À la fin de l'été, ce carbone organique est rapidement transféré vers les eaux profondes, réduisant ainsi les concentrations de CO₂ dans les eaux de surface. Le gradient de

concentration entre l'atmosphère et les eaux de surface ainsi créé provoque un flux de CO₂ de l'atmosphère vers la colonne d'eau. En hiver, la respiration des organismes surpasse la fixation du carbone ; la couche de surface est alors saturée en CO₂, mais le couvert de glace qui referme la polynie empêche tout dégazage vers l'atmosphère. Au printemps, avant la fonte de la couverture glacielle, les algues qui vivent à la base de la glace utilisent le CO₂ dissous avant qu'il ne retourne vers l'atmosphère. De plus, l'eau douce provenant de la fonte de la glace de mer crée, près de la surface, une mince couche fortement stratifiée qui isole le CO₂ dans la colonne d'eau. Sur une base annuelle, les eaux de surface saturées en CO₂ ne sont donc jamais en contact direct avec l'atmosphère, ce qui prévient le dégazage et conserve le CO₂ dans les eaux de la polynie. Par conséquent, les polynies et les régions du plateau continental arctique sous couvert saisonnier de glace pourraient agir comme des pièges annuels à CO₂ (Yager et al. 1995, Miller et al. sous presse).

La polynie des Eaux du Nord

Située dans le détroit de Smith, au nord de la baie de Baffin, la polynie des Eaux du Nord (North Water Polynya, 75-79°N, 66-80°W; Figure 1) est délimitée à l'ouest par l'île d'Ellesmere, Canada, et à l'est par le Groenland, Danemark (Smith et al. 1990). La frontière septentrionale de la polynie est une barrière de glace d'une très grande stabilité qui relie les deux rives du détroit de Smith (Dunbar 1969). Ce pont de glace, qui bloque l'entrée de la polynie à la glace formée plus au nord (Ito & Müller 1977), persiste habituellement jusqu'au mois d'août, mois au cours duquel il se brise à la hauteur du bassin de Kane

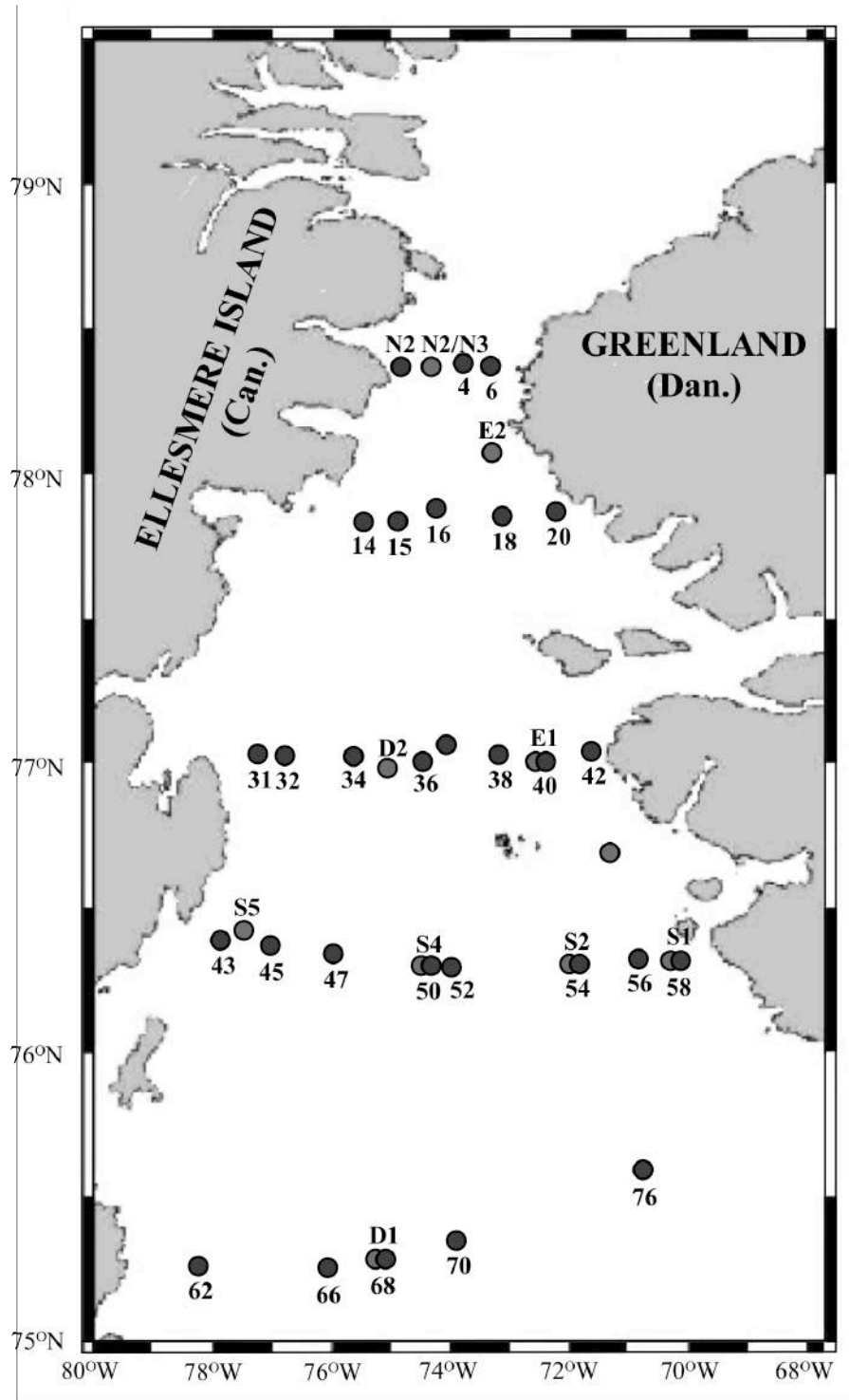


Figure 1. Carte des stations échantillonnées dans la région des Eaux du Nord

(Dunbar 1969). Au sud, la limite de la polynie varie considérablement selon les conditions climatiques et les saisons (Dunbar 1969, Stirling 1980, Smith & Rigby 1981, Smith et al. 1990). La région des Eaux du Nord est rarement ouverte pendant l'hiver (Steffen & Ohmura 1985) et le couvert de glace peut s'étendre sur 95% de sa surface en janvier (Melling et al. 2001). En saison estivale, l'expansion de la polynie est telle que la limite sud finit par disparaître complètement. La région n'est alors plus entourée de glace, et elle cesse d'être une polynie au sens technique du terme (Dunbar 1969). De toutes les polynies de l'Arctique canadien, la polynie des Eaux du Nord est non seulement la plus grande, avec une superficie maximale de 80 000 km² (Steffen & Ohmura 1985), mais aussi la plus riche en espèces d'oiseaux et de mammifères marins (Stirling et al. 1981, Brown & Nettleship 1981). Depuis deux à trois millénaires, les populations considérables de phoques annelés (*Phoca hispida*) et d'ours polaires (*Ursus maritimus*) des Eaux du Nord attirent les Inuits sur ce territoire de chasse exceptionnel (Schlederman 1980). La région des Eaux du Nord figure parmi les systèmes les plus productifs des deux pôles (Barber et al. 2001b, Klein et al. sous presse, Tremblay et al. sous presse b).

Le schéma général de la circulation de surface comprend deux principaux courants (Melling et al. 2001, Bâcle et al. sous presse). La région ouest des Eaux du Nord est dominée par un courant froid provenant de l'océan Arctique qui circule vers le sud le long de la côte canadienne. La portion orientale des Eaux du Nord est sous l'influence des eaux atlantiques. En effet, les eaux plus chaudes et plus salées de l'océan Atlantique entrent dans la baie de Baffin via le courant groenlandais de l'ouest (« West Greenland Current ») et une

partie de ces eaux circule vers le détroit de Lancaster. Une autre partie poursuit son cours vers le nord en suivant la côte du Groenland, et ce, jusqu'à la station E2 (Figure 1) dans la région des Eaux du Nord. En surface, une couche homogène d'eau froide de 30 à 100 m d'épaisseur isole cette masse d'eau plus chaude qui circule en profondeur. Dans cette colonne d'eau stratifiée, l'eau la plus chaude se situe à une profondeur variant entre 200 et 400 m (Lewis et al. 1996, Melling et al. 2001).

La formation d'une polynie repose sur des phénomènes atmosphériques et océaniques. Conventionnellement, on décrit deux mécanismes d'ouverture qui peuvent agir seuls ou ensemble (Smith et al. 1990). Lorsque les vents et les courants marins entraînent les glaces au large à la mesure qu'elles se forment, une polynie de chaleur latente (de l'anglais « latent heat polynya ») est créée. La formation continue de nouvelle glace libère de la chaleur latente de fusion, ce qui permet d'équilibrer les pertes de chaleur de l'océan au profit de l'atmosphère, et par conséquent, de garder la polynie libre de glace. Par contre, lorsqu'il y a une remontée d'eau suffisamment chaude pour éroder le couvert de glace en surface et empêcher ou ralentir la production de nouvelle glace, la polynie est dite de chaleur sensible (« sensible heat polynya »). L'existence de la polynie des Eaux du Nord est principalement due à un phénomène de chaleur latente par lequel les glaces sont chassées par les vents persistants provenant du nord et par le courant marin dominant issu de l'océan Arctique qui se dirige vers le sud (Muench 1971, Melling et al. 2001). La seule présence de la barrière de glace au nord, qui empêche le remplacement des glaces par d'autres glaces nordiques, est suffisante pour permettre à la polynie de s'ouvrir sans qu'aucun apport de chaleur d'origine océanique ne soit nécessaire (Melling et al. 2001).

Bien qu'il ne puisse pas provoquer directement la fonte précoce de la glace en surface, le flux de chaleur sensible entraîné en surface par turbulence à partir du courant groenlandais de l'ouest pourrait réduire d'environ un tiers le couvert de glace le long de la côte groenlandaise et ainsi contribuer à maintenir la polynie (Melling et al. 2001). À chaque année, la fonte de la glace le long de la côte du Groenland débute un mois avant l'ouverture du côté canadien de la polynie (Yackel et al. 2001). Le flux de chaleur sensible ou encore les plus chaudes températures atmosphériques observées sur la rive groenlandaise (Barber et al. 2001a) pourraient être responsables d'un tel événement puisqu'ils contribueraient à réduire l'épaisseur de la glace dans cette région.

Le mécanisme de chaleur latente permet à la polynie de s'ouvrir bien avant les régions adjacentes sous couvert de glace, ce qui confère à la région une plus longue période de floraison du phytoplancton et explique en partie sa grande productivité annuelle. Le cycle de production des Eaux du Nord débute avec l'ouverture de la polynie en avril et se prolonge jusqu'à la fin de septembre (Klein et al. sous presse). Les concentrations en chlorophylle *a* (chl *a*) dans la zone euphotique sont faibles en avril (ca. 21 mg chl *a* m⁻²), maximales en mai et juin (ca. 110 mg chl *a* m⁻²) et relativement constantes (ca. 75 mg chl *a* m⁻²) durant le reste de la saison de croissance (Klein et al. sous presse). Pour la période d'avril à juillet 1998, la biomasse du phytoplancton (incluant les protistes) était composée à 70% de diatomées (Lovejoy et al. sous presse). Selon Booth et al. (sous presse), le bloom printanier, dominé par la diatomée centrique *Thalassiosira* sp., débute en mai dans l'est et le sud de la polynie et progresse vers le nord dès juin. À cette période, la diatomée centrique *Chaetoceros socialis* domine la communauté phytoplanctonique au sud.

La période productive semble se poursuivre jusqu'au mois de septembre, les floraisons s'étendant à l'ouest et au nord. Les caractéristiques physiques de la colonne d'eau expliqueraient l'initiation du bloom dans la partie orientale de la polynie (Mei et al. sous presse). Tel que mentionné précédemment, la chaleur sensible entraînée par turbulence (voir Melling et al. 2001) de même que la température atmosphérique plus chaude observée par Barber et al. (2001a) contribueraient à réduire l'épaisseur du couvert de glace le long de la côte du Groenland, gardant ainsi un couvert glaciaire plus mince que celui retrouvé du côté canadien durant toute l'année. Ainsi, une pénétration accrue de la lumière dans la couche mélangée de surface recouverte d'une mince couche glaciaire favoriserait le développement précoce du phytoplancton de la région groenlandaise. Alors que la saison avance, la biomasse du phytoplancton augmente et absorbe davantage de lumière, ce qui, d'une part, réduit la profondeur de la zone euphotique, et d'autre part, permet d'emmagasiner de la chaleur dans l'eau en surface. La chaleur ainsi gagnée réchaufferait la couche de surface, et augmenterait donc la stratification verticale de la colonne d'eau, ce qui favoriserait le bloom du phytoplancton (Mei et al. sous presse). Ce bloom précoce contribue non seulement à la forte productivité dans la zone euphotique des Eaux du Nord, mais également à une exportation considérable de matière organique de la zone éclairée de surface vers les organismes des réseaux trophiques supérieurs et éventuellement vers les profondeurs marines. La production particulière moyenne annuelle des Eaux du Nord a été estimée à 152 g C m^{-2} , dont 92 g C m^{-2} sont susceptibles d'être exportés hors de la zone euphotique (Klein et al. sous presse).

La notion de production nouvelle

Dans un système marin à l'état d'équilibre (i.e. un système dans lequel les entrées de matière sont égales aux sorties), l'exportation du carbone organique de la zone euphotique vers les provinces méso- et bathypélagiques est quantitativement égale à la « production nouvelle » (Eppley & Peterson 1979). Telle que définie par Dugdale & Goering (1967), la production nouvelle est la fraction de la production primaire issue de l'azote nouvellement disponible dans la zone euphotique qui provient principalement des profondeurs, mais également du continent et de l'atmosphère. La fraction restante de la production primaire issue de l'azote régénéré dans la zone euphotique par minéralisation bactérienne ou excrétion animale est appelée « production régénérée » (Dugdale & Goering 1967). Quoique généralement reconnus par la communauté scientifique, ces termes doivent être utilisés avec précaution puisqu'ils ne s'appliquent qu'aux milieux marins où l'azote est la ressource élémentaire qui limite la production du phytoplancton, comme dans l'océan Atlantique (Ryther & Dunstan 1971, Kamykowski & Zentara 1985), l'océan Arctique (Gosselin et al. 1997, Wheeler et al. 1997, Tremblay et al. sous presse a) et certaines régions du Pacifique (Thomas 1970, Eppley et al. 1973, Kamykowski & Zentara 1985). Toutefois, il existe en certains endroits, plus précisément dans l'océan Austral et dans les océans Pacifique subarctique et équatorial (Cullen 1991, Coale et al. 1996, Dugdale & Wilkerson 1998), des régions océaniques dites « high-nitrate, low-chlorophyll » (HNLC, Minas et al. 1986, Kolber et al. 1994) où les eaux de surface sont riches en nitrate et en phosphate, mais relativement pauvres en biomasse phytoplanctonique (Martin & Fitzwater 1988, Cullen 1991, Kolber et al. 1994, Martin et al. 1994, de Baar et al. 1995, Longhurst

1996, Strom et al. 2000, Moore et al. 2002). Malgré l'abondance de nitrate dans le milieu naturel, celui-ci n'est jamais efficacement utilisé par le phytoplancton (Dugdale & Wilkerson 1991), soit en raison d'une forte pression de broutage par le microzooplancton (Strom et al. 2000) ou d'une limitation de la croissance du phytoplancton par un manque en fer (Martin et al. 1994, Kolber et al. 1994, Coale et al. 1996), en silicium dissous (Dugdale & Wilkerson 1991, 1998), en énergie thermique comme dans l'océan Austral (Dugdale & Wilkerson 1991) ou encore en lumière, tel qu'observé dans le courant circumpolaire antarctique où une couche de mélange supérieure à 50 m persiste toute l'année (Mitchell et al. 1991). Il a été démontré qu'un enrichissement en fer dans les eaux de surface du Pacifique équatorial entraîne une baisse des concentrations en nitrate et un accroissement de la biomasse phytoplanctonique (Coale et al. 1996). Les apports en fer qui permettent une utilisation efficace du nitrate favorisent davantage la croissance des diatomées (Coale et al. 1996). En raison de leur grande taille, ces cellules ont un fort potentiel d'exportation car elles sédimentent rapidement, comparativement aux petites cellules phytoplanctoniques (pico- et nanoplancton) qui dominent généralement dans les régions HNLC (Legendre & Le Fèvre 1991, Longhurst 1996). Les résultats de ces expériences suggèrent que la production potentiellement exportée vers les sédiments et la production nouvelle, ici définie comme étant issue d'un nutriment limitant importé dans la zone euphotique, pourraient être contrôlées par les apports éoliens de fer (Duce & Tindale 1991) ou par les apports verticaux en fer et en silicium dissous des eaux profondes vers la couche éclairée de surface (Dugdale & Wilkerson 1998). Dans les eaux où la production primaire est potentiellement limitée par l'approvisionnement en fer, en silicium ou en phosphate, le concept de la production

nouvelle et de la production régénérée est difficilement applicable. En effet, les formes chimiques de ces trois éléments nutritifs ne permettent pas de distinguer l'origine (allochtone ou autochtone) du nutriment utilisé par le phytoplancton dans la zone euphotique.

En milieu océanique limité en azote, la production primaire peut donc être divisée en production nouvelle et en production régénérée selon la source et le niveau d'oxydation du substrat azoté utilisé par le phytoplancton (Dugdale & Goering 1967). En milieu marin, les apports d'azote proviennent d'une variété de sources issues de la zone euphotique elle-même (azote autochtone) ou de l'extérieur de cette zone (azote allochtone) (Eppley & Peterson 1979). L'azote autochtone est le produit d'activités métaboliques telles que l'excrétion des organismes hétérotrophes et la reminéralisation bactérienne de l'azote organique dans les eaux de surfaces (Eppley & Peterson 1979). L'azote autochtone, ou azote régénéré, se retrouve principalement sous la forme d'ammonium (NH_4^+) et d'urée. La fraction de la production primaire totale issue de ces formes azotées autochtones est identifiée comme étant la production régénérée (Dugdale & Goering 1967). La principale source d'azote allochtone est le flux vertical d'eau profonde riche en nitrate (NO_3^-) (Eppley et al. 1973). Bien que considérées peu importantes dans la zone euphotique (Platt et al. 1989), d'autres sources d'azote allochtone peuvent être identifiées. Parmi celles-ci, on retrouve: (1) la fixation d'azote (N_2) atmosphérique en ammoniac (NH_3) par les cyanobactéries et les eubactéries, (2) les dépôts atmosphériques via les précipitations, (3) les intrusions d'eau souterraine dans les régions côtières (Eppley & Peterson 1979), et toujours dans les régions côtières, (4) les flux de NH_4^+ et NO_3^- des sédiments vers la

colonne d'eau (Aguilar et al. 1999). La production nouvelle, quantitativement équivalente à la magnitude du flux de carbone vers les fonds marins dans un système à l'équilibre, est basée sur la prise de l'azote allochtone par le phytoplancton (Dugdale & Goering 1967).

La production nouvelle peut être estimée à partir de la mesure des taux de prise de l'azote par le phytoplancton à l'aide du traceur isotopique ^{15}N (Dugdale & Goering 1967). Deux méthodes de calcul sont alors possibles. Premièrement, la production nouvelle peut être estimée en multipliant la production primaire totale (en $\text{mg C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$, préalablement mesurée à l'aide de l'isotope stable ^{13}C ou de l'isotope radioactif ^{14}C ; JGOFS 1996) par le rapport- f . Le rapport- f est la fraction de la production nouvelle (soit la prise du nitrate) sur la production totale (i.e. la somme de la prise du nitrate, de l'ammonium et de l'urée; Eppley & Peterson 1979). Une deuxième méthode consiste à multiplier le taux de prise du nitrate (exprimé en $\text{mg N m}^{-2} \text{ h}^{-1}$) par la durée du jour (en heures) et ensuite à convertir ce flux d'azote en flux de carbone (en $\text{mg C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$) en utilisant le rapport atomique C:N du phytoplancton et le poids moléculaire du carbone (JGOFS 1996). Les flux mesurés par ces deux méthodes de calcul sont rarement comparés dans la littérature.

Une autre façon d'estimer la production nouvelle est d'utiliser le taux de disparition du nitrate dans la zone euphotique ou dans la couche mélangée de surface au cours de la saison de croissance du phytoplancton (Smith et al. 1991, Sambrotto et al. 1993b). Cependant, l'utilisation de cette méthode implique trois postulats (Smith et al. 1991). Premièrement, on assume que la réduction de la concentration en nitrate dans la zone euphotique au cours de la période d'étude est due à son utilisation par le phytoplancton et

non pas causée par un quelconque mécanisme physique d'advection. Deuxièmement, il faut supposer que les apports et les pertes de nitrate par diffusion qui peuvent survenir entre la zone euphotique et l'atmosphère et entre la zone euphotique et la couche profonde sont négligeables comparativement au taux de prise biologique. Troisièmement, les processus de nitrification et dénitrification sont présumés négligeables. Pour obtenir le taux journalier de production nouvelle ($\text{mg C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$), la quantité de nitrate perdue (en mg m^{-2}) est convertie en production de carbone (en mg C m^{-2}) selon le rapport atomique C:N du phytoplancton et le poids moléculaire du carbone. Le résultat est ensuite divisé par le nombre de jours entre les concentrations initiale et finale de nitrate utilisées dans le calcul.

La pompe biologique, contrôlée par la disponibilité en azote et sa prise par le phytoplancton, est un élément majeur du cycle biogéochimique du carbone. La production primaire considérable des polynies (Stirling 1980, 1997, Smith & Rigby 1981, Arrigo & McClain 1994), leur grand potentiel d'exportation de matière organique (Hargrave et al. sous presse, Klein et al. sous presse, Michel et al. sous presse) et leur capacité d'agir en puits de carbone (Yager et al. 1995, Miller et al. sous presse) leur confèrent un rôle considérable dans le contexte actuel de réchauffement climatique dû à l'augmentation du CO_2 atmosphérique et autres gaz à effet de serre. D'ici quelques années, ce même réchauffement climatique pourrait accroître la production primaire des régions arctiques en augmentant la taille et le nombre des polynies. Il pourrait en résulter une plus grande séquestration de carbone dans les eaux profondes des régions polaires. La connaissance de l'amplitude de la production primaire totale et de la production nouvelle dans les milieux polaires, et plus spécialement dans les polynies, est donc primordiale. L'importance de la

polynie des Eaux du Nord, tant par sa superficie, par sa forte productivité que par sa grande sensibilité au réchauffement climatique, en font un lieu d'étude exemplaire. Le présent travail constitue une première estimation des productions nouvelle et régénérée dans une polynie arctique après la première moitié du mois d'août et il complète l'étude du cycle de production de la région des Eaux du Nord.

Les objectifs de ce mémoire sont : 1) de décrire les variations spatiales de la prise des sels azotés (i.e. nitrate, ammonium et urée) par le phytoplancton de la région des Eaux du Nord à la fin de l'été et au début de l'automne, 2) d'examiner les relations entre les différents facteurs du milieu, les taux de prise des différents sels azotés et la biomasse du phytoplancton et 3) d'estimer la production nouvelle et la production régénérée de cette région à la fin de la saison de production du phytoplancton.

**II. PHYTOPLANKTON NITROGENOUS NUTRITION IN THE NORTH
WATER, NORTHERN BAFFIN BAY, IN AUGUST-OCTOBER 1999**

ABSTRACT

Uptake rates of nitrate, ammonium and urea by phytoplankton were measured at various locations in the North Water (NOW, northern Baffin Bay) in late summer (27 August-10 September) and early autumn (11 September-1 October) 1999. Between these two periods, the depths of the euphotic zone (22-73 m) and of the surface mixed layer (6-29 m) did not change. However, the average irradiance and the mean water temperature in the euphotic zone decreased significantly from 1.9 to 0.9 $\text{Ein m}^{-2} \text{d}^{-1}$ and from 0.15 to -0.19°C , respectively. Surface waters were generally fresher ($30.15 < S < 32.20$) and colder ($T \leq -1.00^\circ\text{C}$) in the northwestern part of the NOW than in the eastern and southern regions ($32.30 < S < 33.20$; $T > -0.50^\circ\text{C}$). Overall, the uptake rates of nitrate, ammonium and urea decreased between the two sampling periods mostly due to the reduced average irradiance in the euphotic zone. Average uptake rates decreased from 0.53 to 0.16 $\text{mg-at N m}^{-2} \text{h}^{-1}$ for nitrate, from 0.46 to 0.10 $\text{mg-at N m}^{-2} \text{h}^{-1}$ for ammonium and from 0.35 to 0.10 $\text{mg-at N m}^{-2} \text{h}^{-1}$ for urea. In late summer, there was no difference in the nitrogen uptake rates between the Canadian side and the Greenland side of the NOW. In early autumn however, the highest nitrate uptake rates were observed in the northern part of the NOW while the highest urea uptake rates occurred in the southern part. During both periods, ammonium and urea were utilized in preference to nitrate. In early autumn, stations could be divided into two groups according to (1) the relative contribution of nitrate to total dissolved nitrogen uptake and to (2) the fraction of large-sized phytoplankton ($>5 \mu\text{m}$) to total phytoplankton biomass (chlorophyll *a*). The first group of stations was located on the

Canadian side north of 76°N where the water in the euphotic zone was cold ($T=-1.38^{\circ}\text{C}$) and fresh ($S=30.57$) while the second group was situated in a warmer ($T=-0.53^{\circ}\text{C}$) and saltier ($S=32.45$) part of the NOW, along the Greenland coast and south of 76°N. The nitrate concentration (50 vs. 153 mg-at m^{-2}), the daily f -ratio (0.16 vs. 0.36) and the relative preference indices of nitrate (0.43 vs. 0.66) and ammonium (2.03 vs. 4.03) were significantly lower at stations on the Canadian side of the NOW than elsewhere. For the entire area and sampling period, the average value of the depth-integrated daily f -ratio was 0.28. New production (nitrate-based production) was equal to 570-616 $\text{mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ in late summer and 147-152 $\text{mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ in early autumn. Based on these measurements, the potential loss of particulate and dissolved organic carbon from the euphotic zone was estimated to 12 g C m^{-2} over the 36-day period. Adding the monthly new production mean value from April to July previously computed elsewhere to the values obtained in this study, the total new production (particulate plus dissolved production) in the NOW in 1998-1999 was 147 $\text{g C m}^{-2} \text{y}^{-1}$, a value representing 59% of the total annual primary production.

RÉSUMÉ

Les taux de prise du nitrate, de l'ammonium et de l'urée ont été mesurés à différentes stations dans la région des Eaux du Nord à la fin de l'été (27 août-10 septembre) et au début de l'automne (11 septembre-1 octobre) 1999. Au cours de ces deux périodes, aucune variation de la profondeur de la zone euphotique (22-73 m) et de la couche de mélange de surface (6-29 m) ne fut observée. Cependant, l'irradiance et la température moyennes dans la zone euphotique ont significativement diminué de 1.9 à 0.9 Ein m⁻² j⁻¹ et de 0.15 à -0.19°C, respectivement. Les eaux de surface de la portion nord-ouest des Eaux du Nord étaient généralement plus douces (30.15<S<32.20) et plus froides (T≤-1.00°C) que celles retrouvées dans les portions est et sud (32.30<S<33.20; T>-0.50°C). Entre les deux périodes d'échantillonnage, les taux de prise du nitrate, de l'ammonium et de l'urée ont significativement diminué, principalement en raison de la réduction de l'irradiance moyenne dans la zone euphotique. En moyenne, les prises d'azote ont diminué de 0.53 à 0.16 mat-g N m⁻² h⁻¹ pour le nitrate, de 0.46 à 0.10 mat-g N m⁻² h⁻¹ pour l'ammonium et de 0.35 à 0.10 mat-g N m⁻² h⁻¹ pour l'urée. À la fin de l'été, aucune différence ne fut observée entre les taux de prise mesurés du côté canadien et ceux mesurés du côté groenlandais de la région des Eaux du Nord. Cependant, au début de l'automne, les taux de prise du nitrate les plus élevés ont été observés dans la portion nord des Eaux du Nord, tandis que les taux de prise maximums de l'urée ont été mesurés dans la portion sud. Durant toute la période étudiée, les cellules phytoplanctoniques prenaient préférentiellement l'ammonium et l'urée alors qu'elles prenaient le nitrate dans des proportions plus faibles que son abondance dans

le milieu. Au début de l'automne, les stations échantillonnées ont pu être divisées en deux groupes selon : 1) la contribution relative du nitrate à la prise totale de l'azote dissous et 2) la contribution relative du phytoplancton de grande taille ($>5 \mu\text{m}$) à la biomasse chlorophyllienne totale (chlorophylle *a*). Le premier groupe de stations était situé au nord de 76°N le long de la côte canadienne où l'eau de la zone euphotique était froide ($T=-1.38^\circ\text{C}$) et moins salée ($S=30.57$). Le deuxième groupe était situé dans une région où la température de l'eau était plus chaude ($T=-0.53^\circ\text{C}$) et plus salée ($S=32.45$), le long de la côte du Groenland et au sud de 76°N . La concentration en nitrate (50 vs. $153 \text{ } \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2}$), le rapport-*f* journalier (0.16 vs. 0.36) et les indices de préférence relative du nitrate (0.43 vs. 0.66) et de l'ammonium (2.03 vs. 4.03) étaient significativement plus faibles aux stations situées le long de la rive canadienne que partout ailleurs. Pour la durée totale de la période d'échantillonnage et sur l'ensemble de la région, la valeur moyenne du rapport-*f* journalier intégré sur la zone euphotique était de 0.28. La production nouvelle (i.e. la production basée sur la prise du nitrate) était de $570\text{-}616 \text{ mg C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ à la fin de l'été et de $147\text{-}152 \text{ mg C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ au début de l'automne. Pour les 36 jours d'échantillonnage, l'exportation potentielle du carbone organique particulaire et dissous de la zone euphotique vers les profondeurs a été estimée à 12 g C m^{-2} . En ajoutant les valeurs mensuelles moyennes des productions nouvelles des mois d'avril à juillet calculées dans le cadre d'autres travaux aux valeurs obtenues dans la présente étude, la production nouvelle totale (i.e. la somme de la production nouvelle particulaire et dissoute) de la région des Eaux du Nord en 1998-1999 était de $147 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$, une valeur représentant 59% de la production primaire totale annuelle.

INTRODUCTION

In various oceanic regions, like in Atlantic (Ryther & Dunstan 1971, Kamykowski & Zentara 1985), Arctic (Gosselin et al. 1997, Wheeler et al. 1997, Tremblay et al. in press a) and certain regions of the Pacific Ocean (Thomas 1970, Eppley et al. 1973, Kamykowski & Zentara 1985), the limiting nutrient for phytoplankton production is nitrogen, which may be found in various chemical forms coming from a variety of sources. Consequently, primary production in the illuminated surface layer of these oceanic regions can be divided into two components based on the sources and oxidation states of the nitrogen utilized by phytoplankton cells (Dugdale & Goering 1967, Eppley & Peterson 1979). The fraction of primary production driven by nitrogen coming from regeneration by heterotrophic organisms within the euphotic zone is referred to as regenerated production, whereas the fraction driven by externally supplied nitrogen to the euphotic zone is called new production. In the open ocean, the vertical flux of nitrate is the major contribution of new nitrogen in the euphotic zone (Eppley et al. 1973), while regenerated production depends only on reduced nitrogen compounds, especially ammonium and urea. Other components of the nitrogen cycle, such as nitrification and denitrification, are generally considered to be relatively unimportant in the euphotic zone (Platt et al. 1989). The sum of new and regenerated production is the total production. It is currently believed that in a steady state system, new production is equivalent in magnitude to the export of organic carbon from the surface to the deep ocean (Eppley & Peterson 1979). This export from surface water supports meso- and bathypelagic organisms, as well as benthic organisms. Furthermore, it

influences the air-sea exchange of gases like carbon dioxide and oxygen with the atmosphere.

In polar regions, populations of higher trophic level organisms such as birds and mammals are known for a long time to concentrate in areas called polynyas (Brown & Nettleship 1981, Stirling et al. 1981, Massom 1988). A polynya is a region of open water, or thin ice cover, surrounded by thick sea ice (Smith et al. 1990, Lewis et al. 1996). If it occurs at approximately the same time and place year after year, it is called a *recurring polynya* (Stirling 1980). In comparison to adjacent ice-covered regions, primary productivity in polynyas is high (Arrigo & McClain 1994, Pesant et al. 1996, Smith & Gordon 1997, Smith et al. 1997), which apparently contributes the most to the concentration of animals in these areas (Stirling 1997). Moreover, polynyas could be a net annual sink of atmospheric CO₂ if the ice cover prevents air-sea exchange during the winter. Indeed, while primary production tends to decrease CO₂ concentration in the upper water column during the growing season, the ice cover prevents the ventilation of CO₂ released by respiration during the winter months (Yager et al. 1995, Miller et al. in press). The recurring polynya North Water (NOW, Fig. 1), in northern Baffin Bay, is the most important Arctic polynya in terms of size and number of bird and mammal species (Stirling 1980, 1997) and among the most productive marine systems north of the Arctic circle (Barber et al. 2001b, Klein et al. in press, Tremblay et al. in press b).

The production cycle in the NOW extends from April through September, with low phytoplankton biomass in April (ca. 21 mg chl *a* m⁻² in the euphotic zone), highest

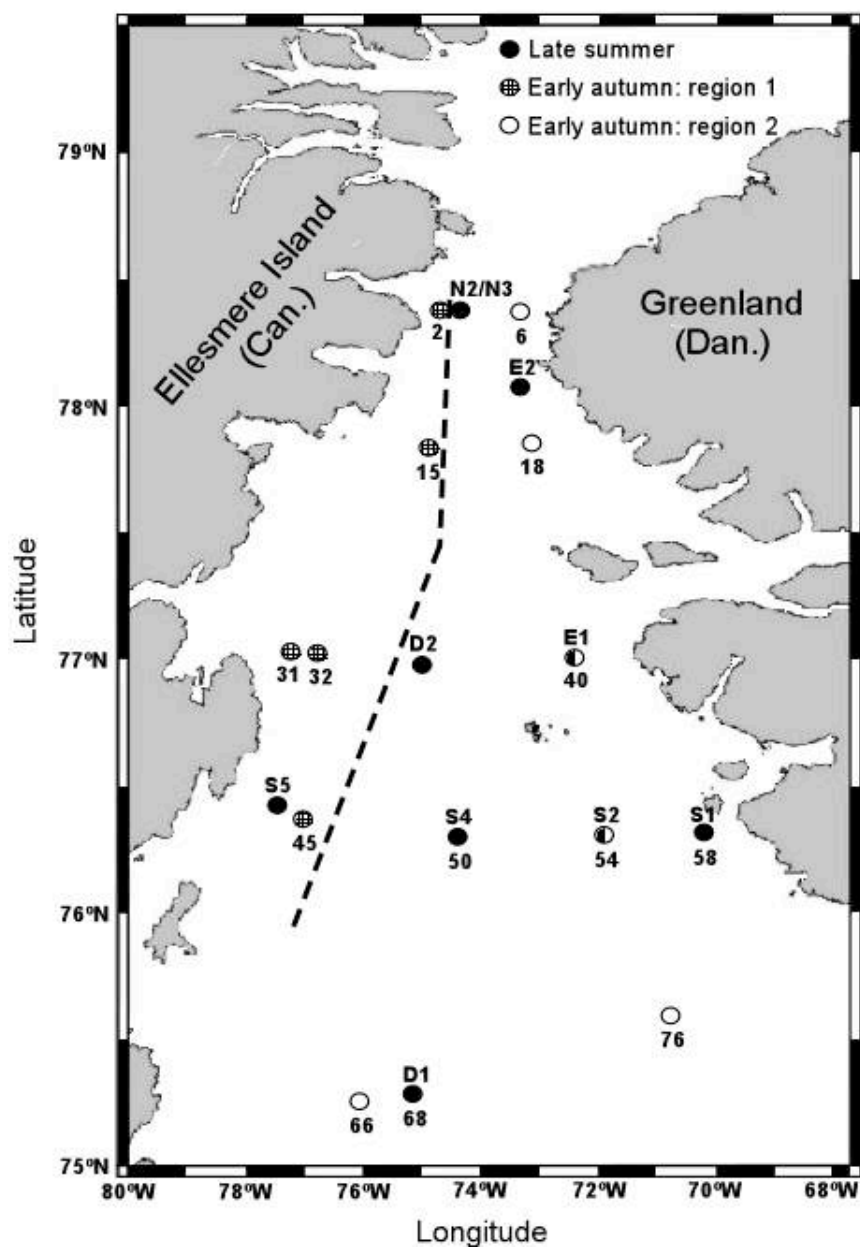


Fig. 1. Location of the sampling stations in the North Water in late summer and early autumn. The stations sampled during late summer and early autumn are identified with a letter and with a number, respectively. The dashed line indicates the boundary between two groups of stations in early autumn (see Results).

concentrations in May and June (mean ca. 110 mg chl *a* m⁻² for the whole NOW area, maximum value of ca. 300 mg chl *a* m⁻²) and relatively constant values (ca. 75 mg chl *a* m⁻²) for the rest of the growth period (Klein et al. in press). The total particulate production for the whole polynya region is estimated at 152 g C m⁻² y⁻¹ (254 g C m⁻² y⁻¹ for the eastern part of the region) and the total amount of dissolved organic carbon (DOC) released by the plankton at 98 g C m⁻² y⁻¹ (123 g C m⁻² y⁻¹ in the east) which makes the NOW the most productive region in the high Arctic (Klein et al. in press). From April to July 1998, it was estimated that 70% of total phytoplankton-protist biomass in the euphotic zone was diatom cells (Lovejoy et al. in press). Seemingly, a bloom dominated by the centric diatom *Thalassiosira* sp. starts in May in the eastern and the southern parts of the area and extends north by June; at this time, the southern bloom is dominated by *Chaetoceros socialis*, another centric diatom (Booth et al. in press). This bloom seems to continue through September, expanding in the west and in the north. Mei et al. (in press) concluded that the earlier start of the bloom on the Greenland side is governed by the physical characteristics of the water column, which create a positive retroaction phenomenon. Apparently, sensible heat coming from depth by turbulent exchange (Melling et al. 2001) and warmer air temperature observed on the Greenland side in late April and early May 1998 (Barber et al. 2001a) reduced new ice formation. This resulted in a thinner ice cover on the Greenland side and thus furthering the opening of the polynya in this region one-month before it happens on the Canadian side (Yackel et al. 2001). The thin ice allowed higher penetration of incident irradiance in the surface mixed layer, which could have facilitated the early growth of phytoplankton (Mei et al. in press). As the season advanced, the higher

phytoplankton biomass developed on the Greenland side absorbed incident light, which had the double effect of decreasing the euphotic zone depth and trapping heat in the surface layer. This is believed to cause the warming of the water and the consequent stabilization of the water column, which in turn favor the phytoplankton bloom (Mei et al. in press).

Nitrogen uptake studies in the Arctic are scarce. The Northeast Water Polynya (NEW, 77°-78°N, 5-10°W) is the only Arctic region to have been the subject of investigations on new and regenerated production (Smith 1995, Smith et al. 1997). However, only the 1997 study covered most of the growth season, i.e. late May through mid-August when the polynya's ice concentrations are minimal. Recent studies have shown that the NEW region was moderately productive (Smith 1995, Pesant et al. 1996, Smith et al. 1997, Daly et al. 1999), with new production rates ranging from ca. 0.25 to 0.47 g C m⁻² d⁻¹, depending on the year and the calculation method (Smith et al. 1997, Daly et al. 1999). Within the context of the International North Water Polynya Study, Tremblay et al. (in press b) determined new production from 11 April to 21 July 1998. For this period, the overall average new production was 1.11 g C m⁻² d⁻¹, ranking the NOW region among the most productive ecosystems of both Arctic and Antarctic waters (Tremblay et al. in press a, b). The present study is the first ever to describe new and regenerated production in an Arctic polynya in late summer-early autumn.

The NOW region is influenced by two distinctive water masses (Bâcle 2000, Melling et al. 2001, Bâcle et al. in press). First, relatively warm Atlantic waters of the West Greenland Current (WGC) enter the North Water from the southeast, flowing in the region

below 200 m. This warmer intermediate water, forced by Eckman transport, brings heat to the surface layer by turbulent exchange (Melling et al. 2001). Although the greatest part of that current crosses Baffin Bay towards Lancaster Sound, another part of the current flows northward along the west coast of Greenland. This warm water flow can be detected as far as 78°N near the coast of Greenland (Melling et al. 2001). There is also a strong southward cold outflow of Arctic Ocean Water coming through Kane Basin and Smith Sound and staying along the Canadian coast. This Arctic Water is colder and fresher than the Atlantic Water in the southeast. Therefore, it was hypothesized that different physico-chemical characteristics of these two waters masses may influence the spatial distribution of nitrogen uptake by phytoplankton in the NOW region.

The main goal of this study was to determine the spatial and temporal variations in the uptake rates of nitrate, ammonium and urea by phytoplankton in the North Water in late summer and early autumn. The specific objectives were: (1) to study the relations between the physical environment, the nitrogen uptake and the biomass of the phytoplankton and (2) to quantify new production in the North Water during the end of the growth season.

MATERIAL AND METHODS

Samples were collected in the North Water, northern Baffin Bay (75-79°N, 66-80°W) (Fig. 1), from the icebreaker CCGS *Pierre Radisson*, from 27 August to 1 October 1999 within the framework of the International NOW Polynya Study. In late summer

(leg 1: 27 August-10 September) and early autumn (leg 2: 11 September-1 October), ten and eleven sampling stations were visited, respectively. In order to determine the daily incident irradiance (E), incident irradiance (PAR: photosynthetically active radiation, 400-700 nm) was measured at 15 min intervals for the entire cruise on the deck of the ship, with a LI-COR 192SA quantum meter. The day prior to the sampling, which started before sunrise, a vertical PAR profile was obtained using a PNF-300 radiometer (Biospherical Instruments) whenever possible. Otherwise a Secchi disk was used to estimate coefficient of diffuse light attenuation (K_d , Holmes 1970). Water samples were collected at seven optical depths (100, 50, 30, 20, 10, 1 and 0.1% surface PAR) with 10-l water bottles (Brooke Ocean Technology Limited, Dartmouth, Nova Scotia) fixed on a sampling rosette (General Oceanics Inc.) equipped with a high precision CTD probe (ICTD, Falmouth Scientific, British Columbia). The 0.1% surface PAR depth was considered as the depth of the euphotic zone (Z_{eu}).

Chemical and biological measurements

Samples for dissolved inorganic and organic nutrients were filtered through pre-combusted (500°C for 5 h) Whatman GF/F filters (nominal pore size of 0.7 μm). The filtrate was immediately analyzed for ammonium (NH_4^+) using the colorimetric method of Solórzano (1969) as described by Parsons et al. (1984). The remainder of the filtrate was frozen immediately at -80°C in acid-cleaned polypropylene cryogenic vials and analyzed within 2 months for the determination of urea (diacetyl monoxime method: Price &

Harrison 1987), nitrite (NO_2^-) and nitrite plus nitrate (NO_3^-) using a Technicon II Autoanalyzer (Strickland & Parsons 1972). Samples for particulate organic carbon (POC) and nitrogen (PON) determination were filtered onto precombusted Whatman GF/F glass-fiber filters. The filters were then stored in sterile Petri dishes and kept frozen at -80°C until analysis with a CHN Perkin-Elmer 2400 Analyzer. For chlorophyll *a* (chl *a*) determination, subsamples were filtered onto Whatman GF/F filters (total algal biomass, chl *a_T*) and onto Nuclepore polycarbonate $5\ \mu\text{m}$ membranes (biomass of large phytoplankton, chl *a_L*). Concentrations of chl *a* were determined using a R010 Turner Designs fluorometer, after a 24-h extraction in 90% acetone in the dark at 5°C , without grinding (Parsons et al. 1984).

Nitrogen uptake rate measurements

The uptake rates of nitrate, ammonium and urea were estimated for the seven photic depths using the ^{15}N labelling method of Dugdale & Wilkerson (1986). Stock solutions of nitrate (K^{15}NO_3 , 99 atom %), ammonium ($(^{15}\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, 99 atom %) and urea (^{15}N -urea, 95 atom %) were stored in acid-cleaned Teflon bottles. Separate additions of the ^{15}N tracers were made to three Nalgene polycarbonate bottles (500-ml). The final tracer concentration was $0.1\ \text{mg-at N m}^{-3}$. The inoculated subsamples were subsequently incubated in a Plexiglas simulated *in situ* deck incubator at the appropriate irradiance level. The incubator was equipped with tubes wrapped with appropriate quantities of neutral density screen (LEE filters, Inc.) to reduce the irradiance to the levels from which the samples were

collected. To account for spectral quality changes with depth, the tubes simulating 30% or less surface irradiance were wrapped with one layer of blue filter (Laws et al. 1989, Smith et al. 1997). The temperature in the incubator, which was placed on a black board, was controlled with running seawater continuously pumped by the ship from a depth of about 5-7 m. After 4 to 6 h of incubation, samples were filtered onto precombusted Whatman GF/F filters and stored frozen at -80°C in sterile Petri dishes. At some selected stations, subsamples from 100 and 10% isolumes were also filtered through Nuclepore polycarbonate $5\ \mu\text{m}$ membranes and the filtrate was filtered onto precombusted Whatman GF/F filters to determine nitrate uptake of small algal cells ($0.7\text{-}5\ \mu\text{m}$). Nitrate uptake by large algal cells ($>5\ \mu\text{m}$) was obtained by subtracting the uptake by small cells from the uptake by the whole phytoplankton community (total, $>0.7\ \mu\text{m}$ cells). During the preparation, inoculation and filtration, the samples were kept in low light conditions. Prior to sample analysis, filters were oven dried at 60°C for 24 h and pelletized. Samples were then analyzed for ^{15}N isotope ratios and PON using a mass spectrometer (Delta Plus, Thermo Finnigan Mat) coupled with an elemental analyzer (CETM Instrument model 1110). Absolute nitrogen uptake rates (ρ expressed in $\text{mg-at N m}^{-3}\ \text{h}^{-1}$) were calculated according to Grunseich et al.'s (1980) constant transport model described in Dugdale & Wilkerson (1986). No correction for isotope dilution was made because corrections as calculated by the method of Kanda et al. (1987) were small.

To verify the linearity of the uptake of nitrate, ammonium and urea through time, subsamples from 100 and 10% isolumes were poured in acid-cleaned Nalgene

polycarbonate bottles (1000-ml), inoculated with trace additions of ^{15}N and placed in the deck incubator. After ca. 4 h, 8 h, 12 h, 24 h and 36 h, subsamples were filtered on precombusted Whatman GF/F filters and processed as described previously.

Calculations

The daily irradiance averaged over the euphotic zone ($E_{0-Z_{eu}}$) was calculated using the equation of Riley (1957). The depth of the surface mixed layer (Z_m) was defined as the depth where the potential density shows a difference greater than 0.03 kg m^{-3} between 2 successive depths. At stations where irregular variations in the density profile occurred, the surface mixed layer depth was estimated by visual inspection of the profile. Water temperature ($T_{0-Z_{eu}}$) and salinity ($S_{0-Z_{eu}}$) measured at the seven optical depths were integrated over the euphotic zone from surface to 0.1% light level and divided by Z_{eu} to obtain the mean integrated values. The concentrations of nutrients, chl *a* and PON and the absolute uptake rates of nitrogen by phytoplankton were integrated over the euphotic zone (from surface down to 0.1% surface PAR).

The relative preference index (RPI) is computed according to McCarthy et al. (1977). This index is the ratio of the fraction of N utilized as a single form of ΣN to the fraction of ΣN nutrient concentration as the same form. For nitrate:

$$\text{RPI}_{\text{NO}_3^-} = \frac{\rho\text{NO}_3^- / (\rho\text{NO}_3^- + \rho\text{NH}_4^+ + \rho\text{urea})}{[\text{NO}_3^-] / ([\text{NO}_3^-] + [\text{NH}_4^+] + [\text{urea}])}$$

where ρNO_3^- , ρNH_4^+ and ρurea are absolute uptake rates and $[\text{NO}_3^-]$, $[\text{NH}_4^+]$ and $[\text{urea}]$ are the concentrations, i.e. ambient plus tracer additions. $\text{RPI}_{\text{NH}_4^+}$ and RPI_{urea} were calculated in a similar way. A RPI value equal to 1.0 means that the nutrient utilization is equivalent to its availability while a RPI value >1.0 reflects a preference for that form of nutrient and a value <1.0 indicates selection against that form (McCarthy et al. 1977).

Statistical analysis

Differences between 2 groups of stations (i.e. eastern stations versus western stations, northern stations versus southern stations) or between the two legs were tested using Mann-Whitney *U*-test (Zar 1999). Kendall's rank correlation coefficient (τ , Zar 1999) was used to determine the relationships between the environmental factors (i.e. $T_{0\text{-Zeu}}$, $S_{0\text{-Zeu}}$, E , $E_{0\text{-Zeu}}$, day length, Z_{eu} , Z_{m} and nutrient concentrations) and the nitrogen uptake rates and the phytoplankton biomass. These analyses were carried out with the Statistica software (StatSoft, Tulsa, USA). The R software (Legendre & Vaudor 1991) was used to analyze the horizontal distribution of the variables by spatial autocorrelation (Cliff & Ord 1981, Legendre & Legendre 1998) using the Moran's (1950) *I* coefficient, which measures how random the spatial distribution of the studied variable is. Mathematical expectancy of *I*, under the hypothesis of a completely random spatial distribution, is not zero but $E(I) = -(n-1)^{-1}$, where *n* is the number of sample values. Tests of significance were 2-tailed. The results are presented as correlograms, where *I* is plotted as a function of distance

classes between sites. Sturge's rule was used to decide the number of classes in correlograms (Legendre & Legendre 1998). The R software was also used to group stations using complete linkage clustering analysis of a matrix of similarities (Gower's coefficient, S_{15}) between all pairs of stations (Legendre & Legendre 1998).

RESULTS

Physical environment

In August-October 1999, physical variables of the North Water showed a large spatial and temporal variability. In late summer, all sampling stations were free of ice, except stations D2 and N2/N3 (Fig. 1) where the ice cover was 10 and 5%, respectively (Table 1). In early autumn however, ice floes with diameter of ca. 500 m were present at all stations north of 77°N (Table 1). In this region, the percent ice cover ranged from 15 to 95% (Table 1). There was an iceberg field at station 40, near the coast of Greenland.

As a result of increased cloud cover and seasonal trends, incident solar radiation significantly ($p \leq 0.05$) decreased by 2-fold between the two sampling periods (Table 1). During the expedition, 28% of the sampling days were sunny, 36% were overcast and 36% showed variable cloud cover. The day length decreased from 18.5 h at the beginning of the

Table 1. Physical variables in the euphotic zone during autumn 1999 in the North Water. Day length, average incident irradiance ($E_{0-Z_{eu}}$), mean water temperature ($T_{0-Z_{eu}}$) and salinity ($S_{0-Z_{eu}}$) plus depths of the euphotic zone (Z_{eu}) and of the surface mixed layer (Z_m) in in late summer (leg 1) and early autumn (leg 2). ND stands for no data available

Station	Latitude (N)	Longitude (W)	Date	Ice cover (%)	Day length (h)	$E_{0-Z_{eu}}$ (mol photons $m^{-2} d^{-1}$)	$T_{0-Z_{eu}}$ ($^{\circ}C$)	$S_{0-Z_{eu}}$ psu	Z_{eu} (m)	Z_m (m)
Leg 1										
N2/N3	78° 21'	74° 21'	4 Sep	5	17.5	2.6	-0.96	30.24	22*	13
E2	78° 02'	73° 19'	3 Sep	0	17.8	2.9	-0.77	31.63	28	29
E1	76° 60'	72° 27'	6 Sep	0	16.3	1.1	0.75	32.65	36	14
D2	76° 58'	74° 59'	1 Sep	10	17.0	1.1	0.41	31.42	22*	13
S5	76° 24'	77° 26'	30 Aug	0	17.3	3.6	-0.16	32.37	73*	12
S4	76° 18'	74° 19'	29 Aug	0	18.5	2.3	-0.46	31.97	51	14
S2	76° 18'	71° 54'	7 Sep	0	15.8	1.6	0.10	32.60	59	7
S1	76° 18'	70° 13'	8 Sep	0	15.3	1.0	0.62	32.35	44	7
S4b	76° 16'	74° 09'	10 Sep	0	15.3	0.8	1.06	32.10	33	7
D1	75° 15'	74° 52'	27 Aug	0	ND	ND	0.93	32.80	49*	17
Mean±SD				2±3	16.7±1.1	1.9±1.0	0.15±0.72	32.01±0.76	42±17	13±6

Table 1. (continued)

Station	Latitude (N)	Longitude (W)	Date	Ice cover (%)	Day length (h)	E_{0-Zeu} (mol photons $m^{-2} d^{-1}$)	T_{0-Zeu} ($^{\circ}C$)	S_{0-Zeu} psu	Z_{eu} (m)	Z_m (m)
Leg 2										
2	78°21'	74°43'	11 Sep	50	14.5	1.3	-1.55	30.50	30	10
6	78°20'	73°20'	13 Sep	15	14.8	1.3	-1.00	32.20	30*	15
18	77°50'	73°09'	24 Sep	40	11.8	1.0	-1.53	31.25	42	12
15	77°48'	74°54'	25 Sep	90	11.0	0.6	-1.67	31.00	38	28
31	77°01'	77°13'	23 Sep	95	11.5	0.6	-1.22	30.15	63	8
32	77°00'	76°46'	22 Sep	90	12.0	1.0	-1.17	30.65	63	20
40	76°59'	72°28'	21 Sep	90	12.3	1.3	-0.10	32.69	45	6
45	76°21'	77°03'	18 Sep	1	12.5	ND	-1.28	30.56	52*	20
54	76°18'	71°55'	19 Sep	0	12.5	0.9	0.28	32.30	35	29
76	75°35'	70°47'	1 Oct	0	10.0	0.5	-0.37	33.20	48	19
66	75°15'	76°03'	30 Sep	0	10.3	0.9	-0.43	33.03	54*	11
Mean±SD				42±41	12.1±1.5	0.9±0.3	-0.91±0.65	31.59±1.11	45±12	16±8

*Estimated using a Secchi disk

sampling on 29 August to 10 h at the end of the study on 1 October (Table 1). Both average irradiance and water temperature in the euphotic zone decreased significantly ($p \leq 0.05$) between the late summer and early autumn periods (Table 1). However, no seasonal variation was observed in either the mean salinity in the euphotic zone and the depths of the euphotic zone and of the surface mixed layer (Table 1). Except at station E2, the ratio of Z_m to Z_{eu} never exceeded 0.83 (mean value of 0.39), which means that the euphotic zone was usually deeper than the surface mixed layer.

Spatial autocorrelation analysis was used to characterize the horizontal distribution of the physical variables in the North Water during both legs. For the mean water temperature in the euphotic zone in early autumn, Moran's I coefficient showed significant ($p < 0.05$) positive value for the 117-km class of distances and significant ($p < 0.05$) negative value for the 292-km class of distances (Fig. 2a). Such a feature in this kind of correlogram, i.e. a significant positive value (or negative) followed by a significant negative value (or positive), indicates the presence of a strong north-south temperature gradient within the North Water in early autumn, as shown in Table 1. In the northern part of the NOW area and along the Canadian coast, the water temperature was generally below -1.0°C , while in the southeastern portion, temperature was roughly above -0.5°C . A spatial correlogram was also made to study the salinity distribution, but this time, late summer and early autumn data were taken together since no significant difference in the values was found between these two periods. Significant ($p < 0.05$) positive value of the Moran's I coefficient for the 78-km class of distances and significant ($p \leq 0.01$) negative values for the 272- and 350-km

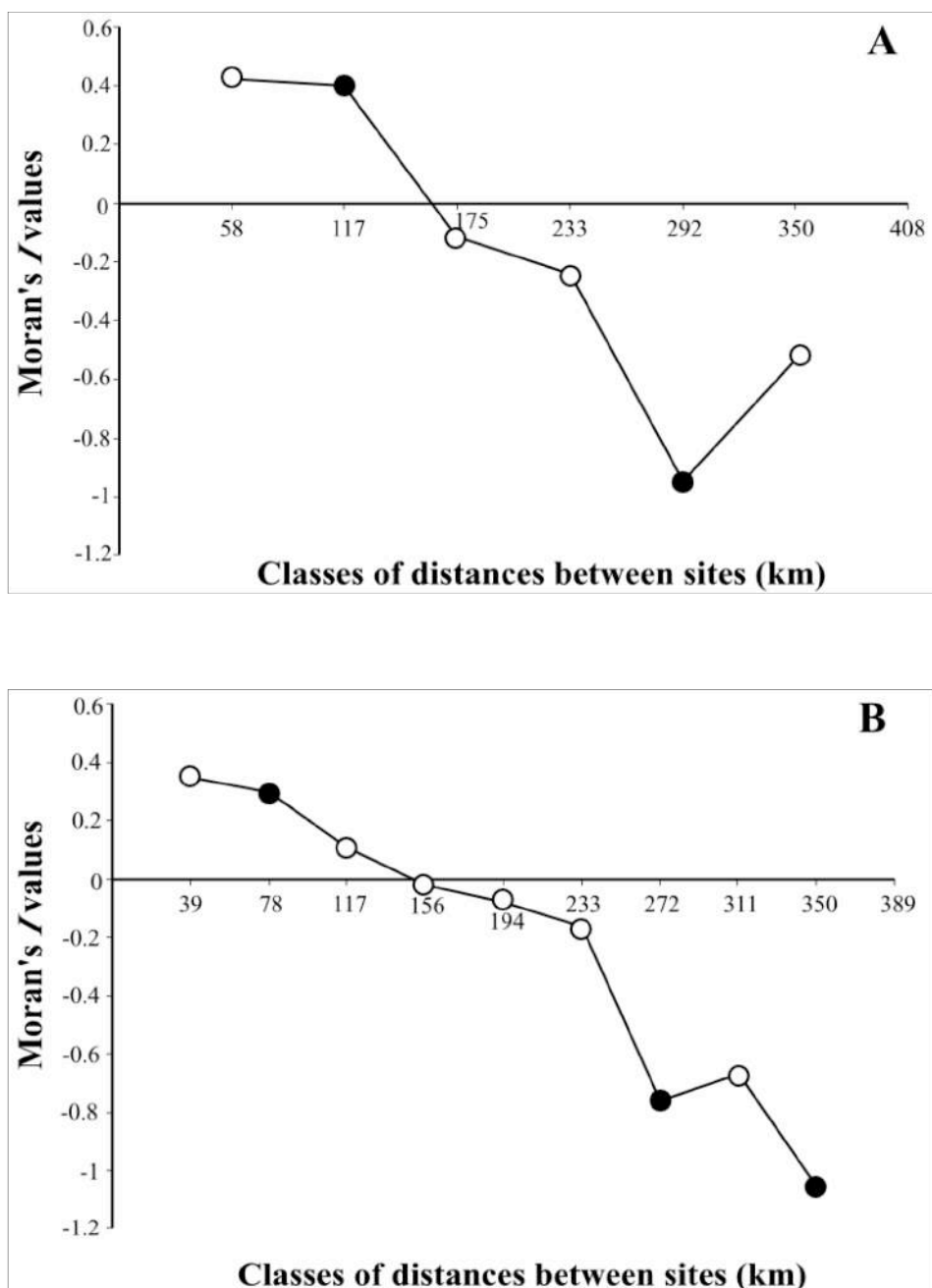


Fig. 2. Moran's I coefficient as a function of distance classes between stations for (A) water temperature in early autumn and (B) salinity during late summer-early autumn in the North Water. Mathematical expectancy of I , under the hypothesis of a completely random spatial distribution, is not zero but $E(I) = -0.1$ for a) and -0.05 for b). Black dots represent significant ($p \leq 0.05$) I coefficient

class of distances were found, again indicating a strong north-south gradient (Fig. 2b, Table 1). The overall spatial salinity pattern seemed to follow the water temperature pattern, as confirmed by a positive correlation between water temperature and salinity ($\tau=0.45$, $p<0.01$) in late summer-early autumn. In summary, the water of the euphotic zone in the northwestern part of the NOW was significantly fresher ($30.15<S<32.20$) and cooler ($T\leq-1.00^{\circ}\text{C}$) than the water in the southeastern part ($32.30<S<33.20$; $T>-0.50^{\circ}\text{C}$) (Table 1). The other physical variables did not show any significant spatial structure.

Nitrogenous nutrients

Nitrate was the most abundant nitrogenous nutrient in the euphotic zone during the studied period (Fig. 3a). Concentrations varied from 4 to 504 mg-at m⁻² (mean value of 134 mg-at m⁻²) and they were no clear difference between the eastern and the western parts of the area during both legs (Fig. 3a). Ammonium concentrations ranged from undetectable levels to 35 mg-at m⁻² (Fig. 3b) and were about 10 times lower than nitrate concentrations (Fig. 3a). Urea concentrations (Fig. 3c) were more evenly distributed in time and space, and they reached 46 mg-at m⁻² with 4 stations having concentrations below the detection level (represented with a black dot in Fig. 3c). None of the three nitrogen sources exhibited significant difference in concentrations between late summer and early autumn periods. Spatial autocorrelation analysis confirmed that there was no significant spatial structure in the distribution of these nutrients. Dissolved nitrogen concentrations were also measured in

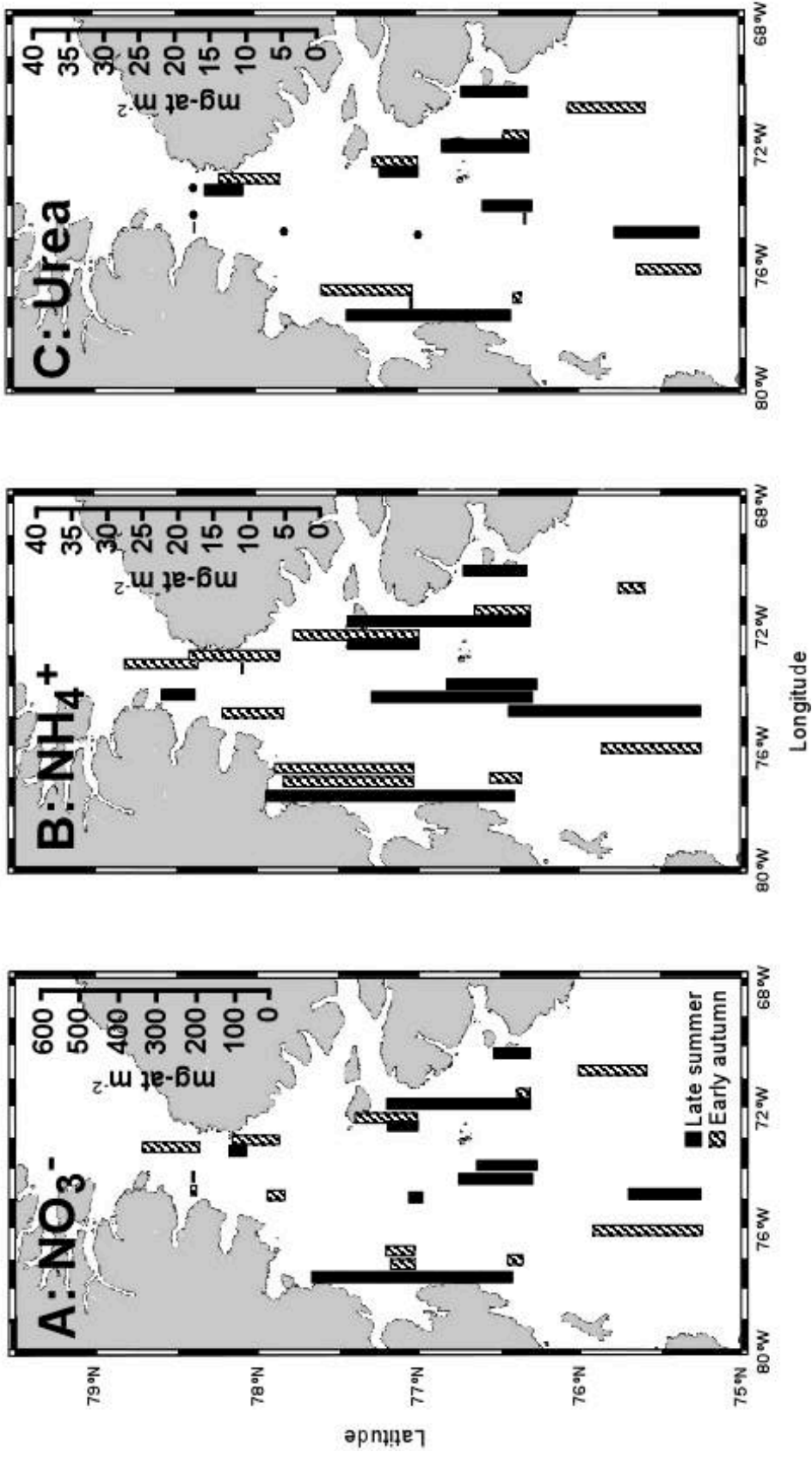


Fig. 3. Horizontal variations in concentrations of (A) nitrate, (B) ammonium and (C) urea in the North Water in late summer (black bar) and early autumn (hatched bar). Values were depth-integrated from surface to 0.1% surface irradiance. Black dots represent urea concentration under detection level. Note different scale for nitrate.

the euphotic zone of 12 additional stations throughout the study area (data not shown), but nitrogen uptake rates were not determined at these stations. When all the nutrient data from stations north of 76°N are used for comparison, there was a significant ($p \leq 0.05$) decrease in the depth-integrated nitrate concentration between late summer and early autumn. The median concentration of nitrate decreased from 124 mg-at m⁻² to 67 mg-at m⁻² between these 2 periods. In the complete data set, there was no seasonal difference in ammonium and urea concentrations.

Particulate organic nitrogen and phytoplankton biomass

Concentrations of PON ranged between 726 and 1890 mg m⁻² in late summer-early autumn (Fig. 4a). Again, the concentrations were relatively constant throughout the North Water region during the study, no significant difference between the two legs being noted. Chl a_T concentration varied between 16 and 146 mg m⁻² (Fig. 4b). Over the entire period, large-sized phytoplankton (>5 μ m) contributed to 81% of the total chl a biomass (data not shown). There was no difference between late summer and early autumn in either chl a_T and chl a_L concentrations. The Moran's I correlogram indicates a north-south gradient in total chl a concentration in early autumn with a significant ($p < 0.01$) positive value for the 58-km class of distances and a significant ($p < 0.01$) negative value for the 175-km class of distances (Fig. 5). Chl a_T and chl a_L concentrations were both negatively correlated with the

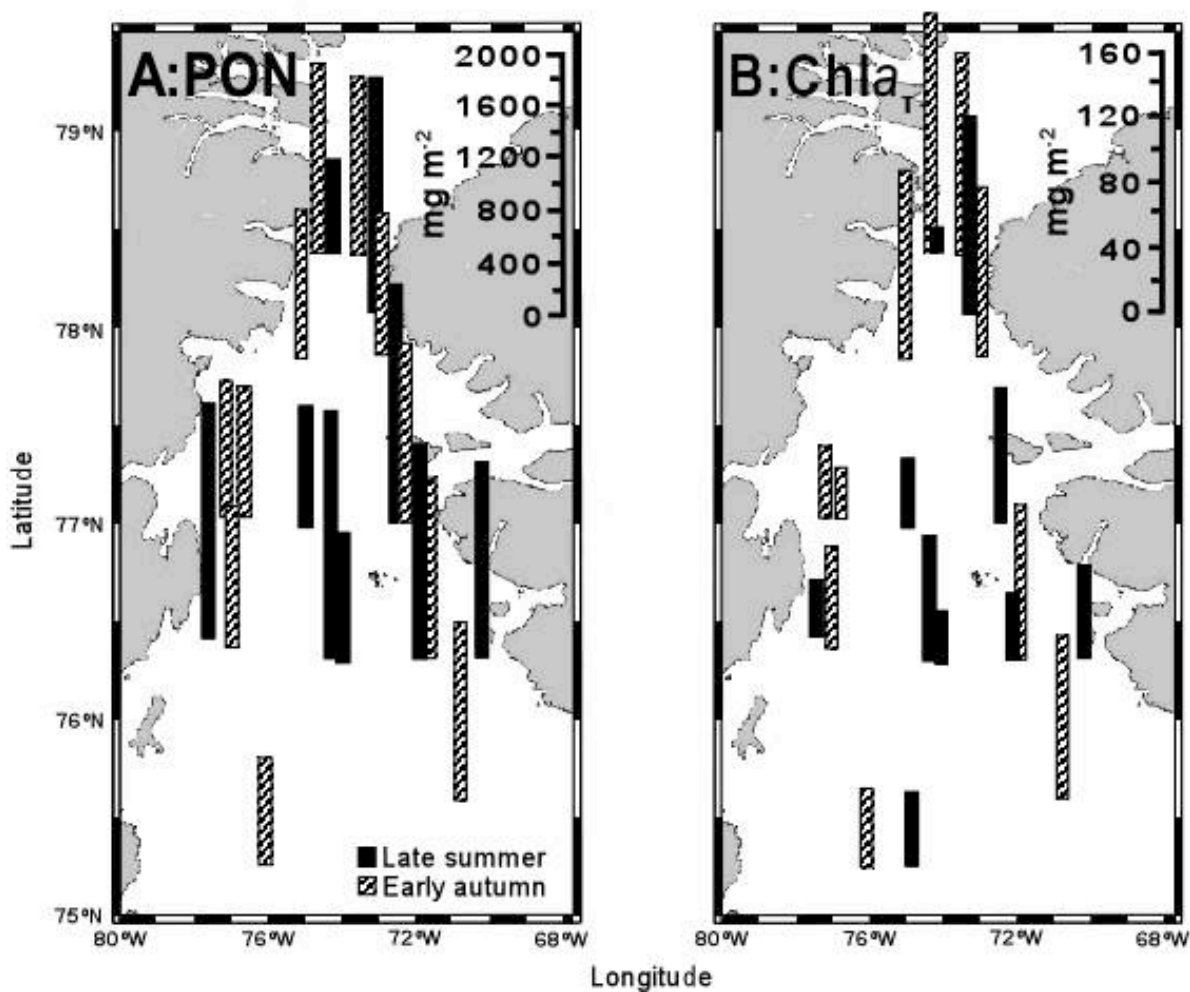


Fig. 4. Horizontal variations in concentrations of (A) particulate organic nitrogen (PON) and (B) total chlorophyll *a* ($chl a_T$) in the North Water in late summer (black bar) and early autumn (hatched bar). Values were depth-integrated from surface to 0.1% surface irradiance.

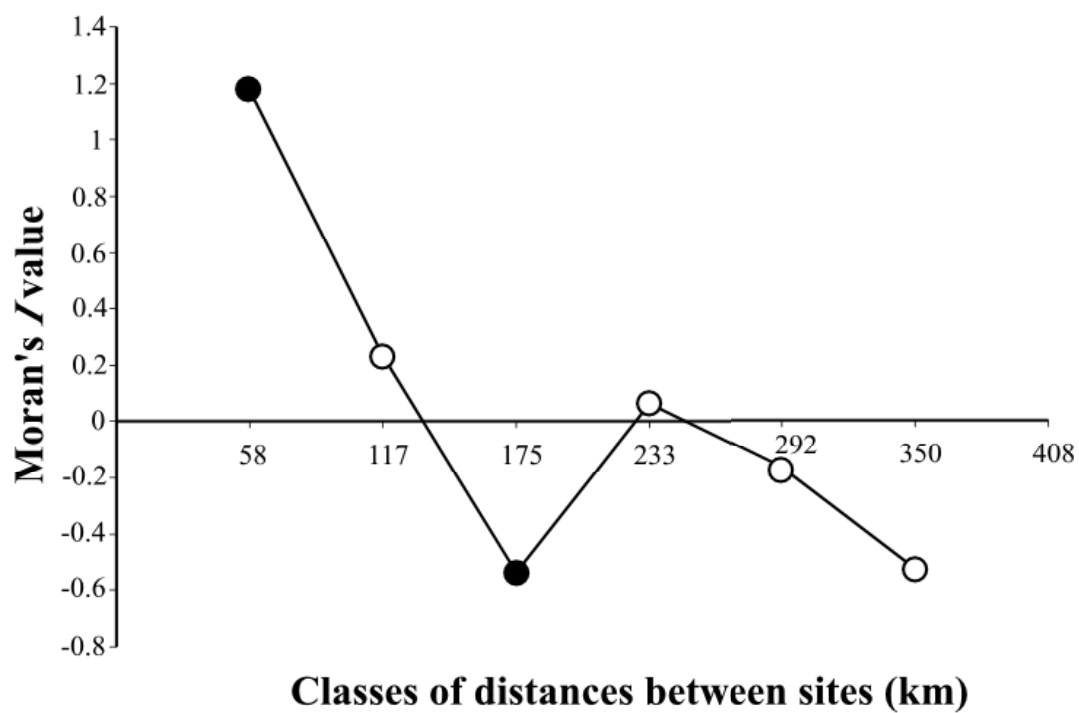


Fig. 5. Moran's I coefficient as a function of distance classes between stations for total chlorophyll a concentration during early autumn in the North Water. Mathematical expectancy of I , under the hypothesis of a completely random spatial distribution, is not zero but $E(I) = -0.1$. Black dots represent significant ($p \leq 0.05$) I coefficient

depth of the euphotic zone ($\tau=-0.32$ and $\tau=-0.30$, $p\leq 0.05$, respectively) during the entire study period.

Nitrogen uptake rates

Spatial and temporal variations of nitrogen uptake rates

Absolute nitrate uptake by phytoplankton at the end of the growth season ranged from 0.02 to 1.51 mg-at N m⁻² h⁻¹ with a mean value of 0.32 mg-at N m⁻² h⁻¹ (Fig. 6a). Ammonium uptake rates were comprised between 0.03 and 1.18 mg-at N m⁻² h⁻¹ with a mean value of 0.26 mg-at N m⁻² h⁻¹, while urea uptake rates varied from 0.01 to 0.61 mg-at N m⁻² h⁻¹ with a mean value of 0.22 mg-at N m⁻² h⁻¹ (Fig. 6b, c). Over the entire NOW region and for both legs, nitrate and ammonium were taken up by the phytoplankton at a similar rate (Fig. 6a, b). Nitrate uptake rates were significantly higher ($p\leq 0.05$) than urea uptake rates, whereas the difference between the uptake rates of ammonium and urea and between the uptake rates of nitrate and ammonium were not significant.

The uptake rates of the three nitrogenous nutrients significantly decreased by ca. 70% between the two legs. Ammonium uptake underwent the most important reduction, i.e. 78%, followed by a decrease of 70% for urea and nitrate. Among all the stations visited during both legs, only station S5 presented an increased uptake rate during autumn, but for urea only. The uptake increased by 28%, from 0.29 to 0.40 mg-at N m⁻² h⁻¹. When

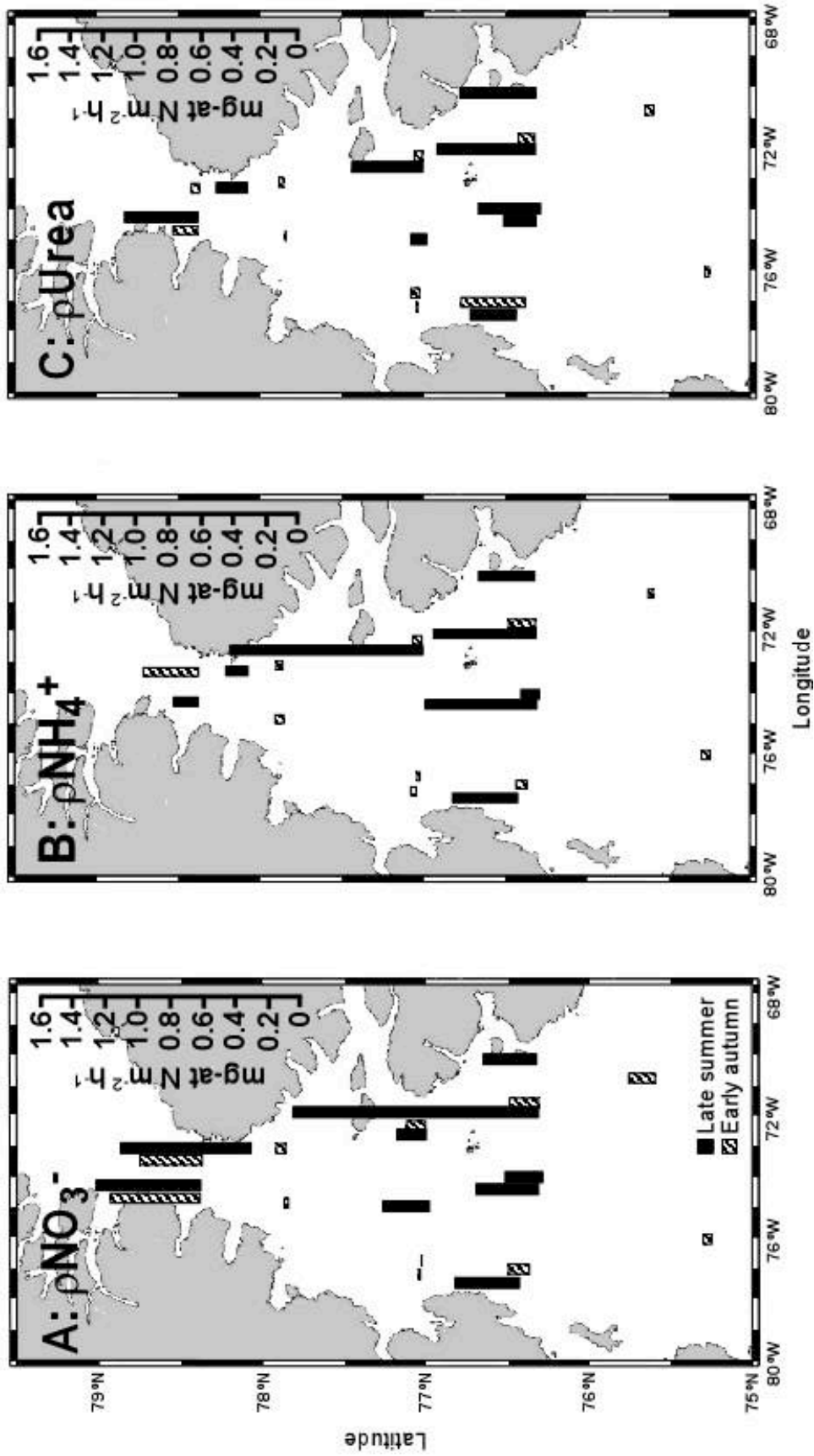


Fig. 6. Horizontal variations in absolute uptake rates of (A) nitrate, (B) ammonium and (C) urea in the North Water in late summer (black bar) and early autumn (hatched bar). Values were depth-integrated from surface to 0.1% surface irradiance

combining all data for both legs, uptake rates were positively correlated with the average irradiance in the euphotic zone (for ρNO_3^- , $\tau=0.58$, $p\leq 0.001$; for ρNH_4^+ , $\tau=0.44$, $p\leq 0.05$; for ρurea , $\tau=0.37$, $p\leq 0.05$), and the average irradiance was negatively correlated with the date of the year ($\tau=-0.62$, $p\leq 0.001$). Nitrate uptake was also negatively correlated with the depth of the euphotic zone ($\tau=-0.36$, $p\leq 0.05$) while ammonium and urea uptake were both positively correlated with the mean water temperature in the euphotic zone ($\tau=0.36$ and $\tau=0.38$, $p\leq 0.05$, respectively).

In late summer, there was no evident spatial pattern of the three absolute nitrogen uptake rates (Fig. 6). Moran's *I* correlograms failed to show any particular horizontal distribution. All highest uptake rates were observed during late summer, but at different stations. Interestingly, at stations with maximum nitrate uptake rates (S2 and E2) low ammonium uptake rates were observed, and at the station with the highest ammonium uptake rate (E1), the nitrate uptake rate was relatively small (Fig. 6a, b). Moreover, these stations showed the most important reduction between the two sampling periods: at E2 and S2, the nitrate uptake decreased by 91% and 87%, respectively, while at E1, ammonium uptake decreased by 94%. The urea uptake rate had a similar distribution pattern as the ammonium uptake rate (Fig. 6b, c).

In early autumn, a general pattern emerges, especially regarding nitrate uptake rates (Fig. 6a). Values measured at stations 2 and 6, located in the north ($>78^\circ\text{N}$), were significantly ($p\leq 0.05$) higher than those measured at southern stations, the higher nitrate

uptake rate being on the Canadian side of the NOW. South of 78°N, nitrate uptake rates were significantly higher near the Greenland coast than near the Canadian coast. Ammonium and urea uptake rates did not exhibit such east-west trend (Fig. 6b, c) in early autumn. However, ammonium uptake rates did present a maximum at station 6. Unlike nitrate and ammonium, the highest urea uptake rate was not observed in the north, but well south, on the Canadian side of the NOW. In early autumn, nitrate uptake rates showed a strong correlation with chl a_T concentrations ($\tau=0.49$, $p\leq 0.05$) and chl a_L ($\tau=0.53$, $p\leq 0.05$).

A complete linkage clustering analysis performed with the relative contribution of nitrate uptake to total nitrogen uptake (i.e. $\rho\text{NO}_3^- / (\rho\text{NO}_3^- + \rho\text{NH}_4^+ + \rho\text{urea})$; Table 2) and the ratio of chl a_L to chl a_T permitted to distinguish two groups of stations within the area in early autumn. The first group is formed of stations 2, 15, 31, 32 and 45 which are located on the northwestern part of the NOW, i.e. on the Canadian side (Fig. 1). The second group is composed of stations 6, 18, 40, 54, 66 and 76 which are situated on the Greenland side and the southern portion of the NOW (Fig. 1). Stations on the Canadian side had significant lower relative hourly nitrate uptake rates and chl a_L :chl a_T ratios than the other stations. Moreover, Mann-Whitney U -tests revealed that the water temperature, the salinity, the nitrate concentration and the RPI values of nitrate and ammonium were significantly lower at the stations on the Canadian side of NOW than those on the Greenland side (sta. 6, 18, 40 and 54) and in the south (sta. 66 and 76).

Relative preference index

During the study, nitrate represented 39-90% of the total dissolved nitrogen and contributed to 20-79% of the total uptake of dissolved nitrogen in the euphotic zone (Table 2). The mean value of the relative preference indices (RPI) of nitrate was <1 ($p \leq 0.001$, sign test, Zar 1999), while the mean RPI values for ammonium and urea were >1 ($p \leq 0.001$ and $p \leq 0.01$, respectively). As defined by Dortch (1990), preference for a nitrogen form is independent of its concentration and means that this form is more readily utilized than another one. A true preference for a particular nitrogen form can be indicated by one or all of the following observations: (1) a higher maximum rate for uptake (V_{max}) or a lower half-saturation constant (K_s) of that nitrogen form; (2) a greater growth rate on one nitrogen form and (3) a time lag between the uptake or assimilation of one nitrogen form which is not observed with another form (Dortch 1990). Considering its definition, great care should be taken when using the RPI indices as a physiological preference indicator because it can reflect the nutrient concentration rather than the algal preference for ammonium under certain circumstances (Stolte & Riegman 1996). Because nutrient uptake is a non-linear function of the concentration, Stolte & Riegman (1996) redefined the RPI equation assuming a Michaelis-Menten kinetics for nitrate and ammonium uptake. They found that the RPI is positively correlated to the nitrate concentration when nitrate concentration is much higher than ammonium concentration, like in upwelling systems where nitrate concentrations are 20 μM or higher. However, when nitrate concentration equals ammonium concentration, the RPI value can be interpreted as explained by McCarthy et al. (1977): a RPI value of 1.0 means that the algae do not have any preference for the

Table 2. Relative contribution of ambient nitrate (NO_3^-) to total ambient dissolved nitrogen ($\text{NO}_3^- + \text{NH}_4^+ + \text{urea}$), relative contribution of nitrate uptake (ρNO_3^-) to the total uptake of nitrogen [$\rho\text{NO}_3^-/(\rho\text{NO}_3^- + \rho\text{NH}_4^+ + \rho\text{urea})$] and the relative preference indices of nitrate ($\text{RPI}_{\text{NO}_3^-}$), ammonium ($\text{RPI}_{\text{NH}_4^+}$) and urea (RPI_{urea}) in the North Water in late summer (leg 1) and early autumn (leg 2). Values were depth-integrated from surface down to 0.1% surface irradiance. ND stands for no data available

Station	$\text{NO}_3^-/(\text{NO}_3^- + \text{NH}_4^+ + \text{urea})$	$\rho\text{NO}_3^-/(\rho\text{NO}_3^- + \rho\text{NH}_4^+ + \rho\text{urea})$	$\text{RPI}_{\text{NO}_3^-}$	$\text{RPI}_{\text{NH}_4^+}$	RPI_{urea}
Leg 1					
N2/N3	0.39	0.47	1.26	0.29	2.70
E2	0.73	0.58	0.81	4.39	1.33
E1	0.49	0.28	0.63	2.70	1.75
D2	0.78*	0.72*	0.95*	ND	3.94*
S5	0.68	0.56	0.72	2.49	0.86
S4	0.72	0.41	0.69	4.89	3.04
S2	0.63	0.50	0.78	3.08	1.62
S1	0.50	0.31	0.82	3.08	1.69
S4b	0.63	0.58	1.01	1.90	0.75
D1	0.54	ND	ND	ND	ND
Mean	0.62	0.49	0.85	2.85	1.96
Leg 2					
2	0.73*	0.79*	1.11*	ND	1.68*
6	0.90	0.36	0.41	6.77	5.15
18	0.67	0.45	0.71	3.09	1.24
15	0.69	0.34	0.46	2.67	1.23
31	0.52	0.24	0.40	1.83	1.10
32	0.40	0.26	0.53	1.99	0.77
40	0.72	0.52	0.75	2.91	1.29
45	0.69	0.20	0.32	1.62	6.57
54	0.52	0.31	0.75	2.38	1.01
66	0.77	0.39	0.53	5.99	2.48
76	0.74	0.63	0.83	3.05	1.12
Mean	0.66	0.37	0.57	3.23	2.20

*Calculation done without the value of NH_4^+ and ρNH_4^+

nutrient whereas a RPI value of 2.0 indicates a very high preference. Assuming that our nitrate concentrations were not much higher than ammonium concentrations, this indicates that phytoplankton showed, in general, a selection against nitrate and a preference for ammonium and urea. In addition, the mean RPI value for nitrate significantly ($p \leq 0.05$) decreased between the two studied periods (Table 2).

Size-fractionation of nitrate uptake rate by phytoplankton

Large-sized phytoplankton ($>5 \mu\text{m}$) contributed for more than half (53-87%) of the total nitrate taken up by the whole assemblage (Fig. 7). Large algal cells of the three northernmost stations E2, 2 and 6 (Fig. 1) were responsible for 77 to 87% of the nitrate uptake. These values are the highest percentages measured in the NOW area. At station N2/N3, phytoplankton took up nitrate at a high rate ($0.65 \text{ mg-at N m}^{-2} \text{ h}^{-1}$, Fig. 6a) and large cells were responsible for 69% of the total nitrate uptake. At this station, the total phytoplankton biomass was low ($16 \text{ mg chl } a \text{ m}^{-2}$) and was dominated by large algal cells (87%). At stations S1 and S4b ($76\text{-}76.5^\circ\text{N}$), nitrate was taken up almost equally by both large and small ($<5 \mu\text{m}$) cells, the large phytoplankton cells being responsible for 58 and 53% of the total uptake, respectively (Fig. 7).

Linearity of nitrogen uptake with time

The linearity of the uptake of nitrate, ammonium and urea by phytoplankton collected at the 100 and 10% isolines of stations D2, E1, S1 and S4b was tested for a period of 36 h. Figure 8 shows the typical curves obtained for each nitrogenous nutrient with surface phytoplankton. The relative nitrate uptake increased linearly for ca. 12 h, after which the

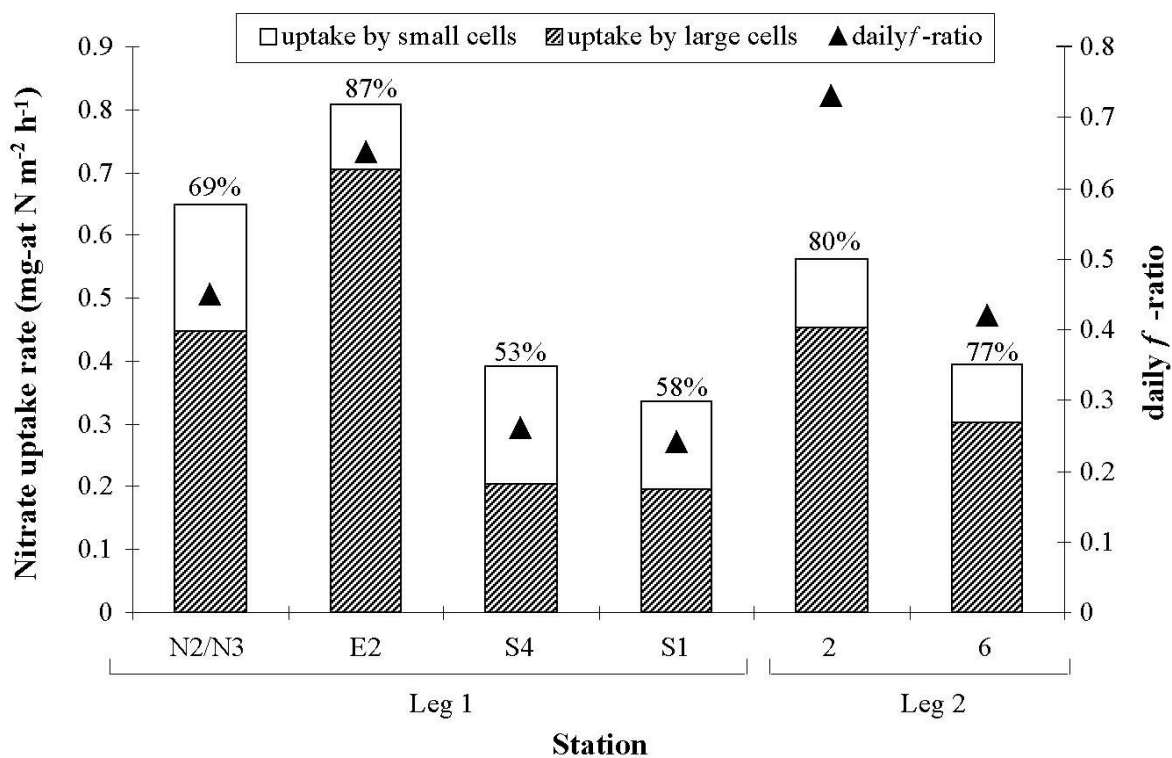


Fig. 7. Variation of absolute uptake rates of nitrate for small (0.7-5 μm) and large (>5 μm) phytoplankton cells and the depth-integrated f -ratio (see text) at selected stations in the North Water in late summer (leg 1) and early autumn (leg 2). The percent contribution of large phytoplankton to total nitrate uptake is indicated above each bar. At station N2, the daily f -ratio was calculated without the ρNH_4^+ value

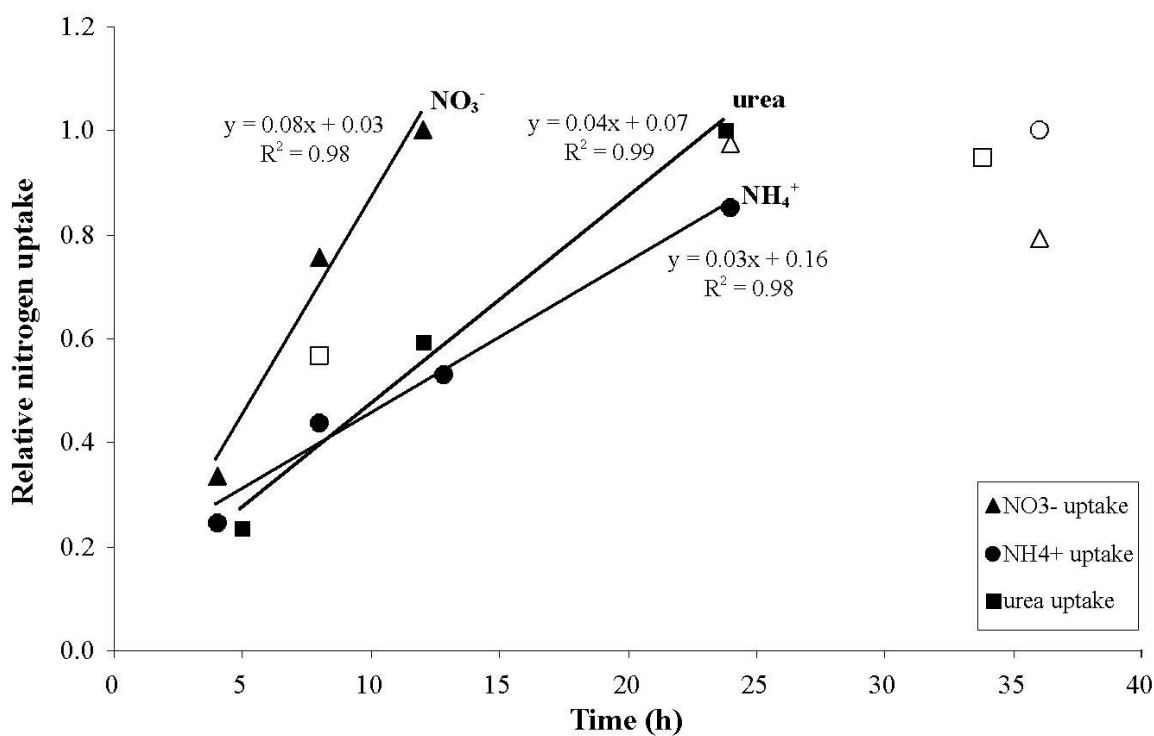


Fig. 8. Typical time-course measurements of nitrate, ammonium and urea uptake rates by phytoplankton collected at the surface in late summer. The relative nitrogen uptake rate is the uptake rate, expressed in mg-at N m^{-3} , divided by the maximum uptake measured for each nitrogen source. Only values indicated by filled symbols were used in the regression analyses. Maximum uptake rates of nitrate, ammonium and urea were 0.31, 0.18 and 0.73 mg-at N m^{-3} , respectively

nitrate uptake declined. In contrast to nitrate, the uptake rates of urea and ammonium were linear for ca. 24 h. Similar results were obtained at the 10% isolume with the three nitrogenous nutrients (not shown). At both isolumes, depletion times (i.e. ratio of initial concentration of nitrogenous nutrient to absolute uptake rate) of ammonium and urea were larger than 24 h. For nitrate, the depletion times were ca. 17 h and 26 h at stations D2 and E1, respectively. However, all the nitrate curves showed saturation after 12-18 h of *in situ* simulated incubation. Hence, the non-linearity of nitrate uptake over 12-18 h cannot be explained by nitrate depletion but likely results from a reduction in irradiance during night time. In contrast to nitrate and urea, ordinal intercepts for ammonium were large (Fig. 8). This is caused by the relatively rapid uptake of ammonium early in the incubation period (Fig. 8). Similar results were obtained in the Eastern Canadian Arctic by Harrison (1983).

***f*-ratios and new production**

As well as the absolute uptake rates of nitrate, ammonium and urea, the total phytoplankton production decreased significantly between late summer and early autumn 1999 (Table 3). As previously seen, this primary production can be divided in regenerated production and new production. The fraction of new production (nitrate uptake) to total production (i.e. sum of nitrate, ammonium and urea uptake) is called the *f*-ratio (Eppley & Peterson 1979). In our calculation, we took into account that nitrate uptake occurs mainly during daytime and that ammonium and urea uptake can continue over the whole day cycle. Thus, the hourly uptake rate of integrated nitrate ($\text{mg-at N m}^{-2} \text{ h}^{-1}$) was multiplied by the

day length (D) while the hourly uptake rates of ammonium and urea uptake were multiplied by 24 h (JGOFS 1996).

$$\text{Daily } f\text{-ratio} = \frac{[\rho\text{NO}_3^- \times D]}{[\rho\text{NO}_3^- \times D] + [(\rho\text{NH}_4^+ + \rho\text{urea}) \times 24]}$$

No seasonal trend was found on this ratio which ranged from 0.07 to 0.63 with a mean value of 0.28 (Table 3). The only daily *f*-ratio above 0.50 was observed at station E2 (Fig. 7). New production was computed by multiplying the daily *f*-ratio by the total particulate primary production estimated with the ¹⁴C-assimilation method (Klein et al. in press). In the NOW region, the estimated particulate new production was 270 mg C m⁻² d⁻¹ in late summer and 85 mg C m⁻² d⁻¹ in early autumn (Table 3). The mean value for the entire period was 178 mg C m⁻² d⁻¹. For the entire sampling period (36 days), the total particulate primary production was 21.6 g C m⁻² while the particulate new production was 6 g C m⁻².

Table 3. Average values and ranges (in parentheses) of absolute uptake rates of nitrate (ρNO_3^-), ammonium (ρNH_4^+) and urea (ρurea) and total nitrogen (ρN , sum of ρNO_3^- , ρNH_4^+ and ρurea), depth integrated f -ratio calculated on daily rates, total primary production (particulate plus dissolved), total particulate primary production and new production for late summer (leg 1) and early autumn (leg 2). Total and particulate primary production values were taken from Klein et al. (in press). New production was estimated as the product of the average total particulate primary production to the average daily f -ratio. Mann-Whitney U-tests either rejected the hypothesis of equal average between leg 1 and leg 2 ($>$ or $<$) or failed to reject it ($=$)

Variable	Unit	Leg 1		Leg 2	
		27 August - 10 September		1 September - 1 October	
ρNO_3^-	$\text{mg-at N m}^{-2} \text{ h}^{-1}$	0.53 (0.19 - 1.51)	$>$	0.16 (0.02 - 0.56)	
ρNH_4^+	$\text{mg-at N m}^{-2} \text{ h}^{-1}$	0.46 (0.12 - 1.18)	$>$	0.10 (0.03 - 0.35)	
ρurea	$\text{mg-at N m}^{-2} \text{ h}^{-1}$	0.35 (0.11 - 0.61)	$>$	0.10 (0.01 - 0.40)	
ρN	$\text{mg-at N m}^{-2} \text{ h}^{-1}$	1.34	$>$	0.36	
Daily f -ratio		0.32 (0.07 - 0.63)	$=$	0.24 (0.07 - 0.46)	
Total production	$\text{mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$	1781	$>$	634	
Total particulate production	$\text{mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$	845	$>$	354	
New production	$\text{mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$	270	$>$	85	

DISCUSSION

Spatial and temporal variations in the uptake rates of nitrate, ammonium and urea by phytoplankton were studied in the North Water in late summer and early autumn 1999 and a value of new production was determined. Evidence of a temporal decrease in the uptake rates of nitrogen by algal cells was found between the two periods. In early autumn, spatial variations of the relative hourly nitrate uptake rates and of the chl a_L :chl a_T ratios was pointed out. Seemingly, both spatial and temporal variations were explained by the environmental characteristics occurring in the region during the sampling period. New production in the NOW was estimated to $161 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, but it will be shown that this value is an underestimation of the potential export since the downward flux of dissolved material is not included. Indeed, several estimations of new production using different methodologies permitted to distinguish two types of new production: the particulate new production and the total new production (particulate plus dissolved production).

Phytoplankton dynamics in late growth season

The upper water column of the North Water region is composed of two major water masses of distinct temperature and salinity (Melling et al. 2001). Along the Canadian coast, the Arctic Ocean water coming from the north is fresher and colder than the water mass originated in the WGC which circulate northward along the Greenland coast. In late summer-early autumn 1999, a well defined north-south gradient in water temperature and salinity was observed throughout the region, with fresher and colder surface water in the

northern portion of the NOW. During this period, the surface mixed layer depth was relatively homogeneous throughout the NOW with a mean value of 14 m. This contrasts with the situation observed from April to June 1998 when the surface mixed layer depth was higher in the northern and western regions of the NOW (13-60 m) than in the eastern region (9-30 m, Miller et al. in press). However, as in August-September (5-14±5 m), no definite spatial pattern was noted in July 1998 (8-10 m) in the depth of the surface mixed layer (Miller et al. in press).

Over the entire NOW area, the depth of the euphotic zone varied between 22 and 73 m (mean value of 44 m) in late summer-early autumn and, similarly to the surface mixed layer, its depth distribution was quite homogeneous. In 1998, the depth of the euphotic zone in April ranged between ca. 40 and >60 m, with most of the values >50 m, whereas it decreased in May and June to values of 15 to 50 m due to enhanced light attenuation by the phytoplankton pigment biomass accumulating in the upper water column (Mei et al. in press).

During this study, nitrate concentration in the euphotic zone varied between 0.2 and 6.9 mg-at m⁻³ (mean value of 2.8 mg-at m⁻³). In late August 1980, a nitrate concentration value of ca. 6.0 mg-at m⁻³ was measured in the upper 30 m in Smith Sound (78.3°N, Harrison et al. 1985). In April 1998, at the beginning of the phytoplankton growth season, a nitrate concentrations as high as 12 mg-at m⁻³ were measured in the upper 100 m of the water column (Tremblay et al. in press a). In late summer, the horizontal nitrate distribution was relatively homogeneous. However, in early autumn, lower concentrations of nitrate

were measured along the Canadian coast north of 76°N. This pattern was also observed by Tremblay et al. (in press a). Indeed, the nitrate was homogeneously distributed in the NOW in April whereas in May, it was nearly exhausted (ca. 0.2-4 mg-at m⁻³) in the upper 25 m of the water column in the southern region along the Greenland coast and in the north (ca. 77.5°N). By June, severe and minor nitrate depletion (ca. 0.1-4 mg-at m⁻³) occurred along the Greenland coast as far north as 79°N and along the Canadian coast, respectively. By July, the nitrate was also severely reduced along the Canadian coast. This nitrate depletion continued through August-September.

Throughout the sampling period, the concentrations of regenerated forms of dissolved nitrogen, i.e. ammonium and urea, in the euphotic zone were ca. 13 times lower than those of new nitrogen, i.e. nitrate. Ammonium concentrations ranged from undetectable level to 0.6 mg-at m⁻³ with a mean value of 0.3 mg-at m⁻³. A concentration of ammonium of 0.3 mg-at m⁻³ was measured off Coburg Island in late August 1980 (Harrison et al. 1985). However, the urea concentration (undetectable level to 0.3 mg-at m⁻³, mean value of 0.1 mg-at m⁻³) in NOW during fall 1999 was lower than the concentration measured off Coburg Island (mean value of 0.8 mg-at m⁻³, Harrison et al. 1985).

Despite the large north-south gradients in mean surface salinity during the whole study period and in mean surface temperature in early autumn, the ambient concentrations of ammonium and urea and the absolute uptake rates of the three nitrogenous nutrients did not show any explicit horizontal pattern in late summer nor in early autumn (Figs. 2 and 3). However, the uptake rates of each nitrogenous nutrient showed a 3-fold decrease between

late summer and early autumn. The reduction of the phytoplankton uptake rates may be explained, in part, by the seasonal decreases of day length, irradiance (E and $E_{0-Z_{eu}}$), and water temperature (Table 1). Irradiance has a great influence on nitrogen uptake, especially on nitrate uptake (Smith & Harrison 1991). Apparently, the severe diminution in nitrogen uptake rates observed between late summer and early autumn was a consequence of the seasonal reduction in irradiance. The other chemical and biological factors [i.e. concentrations of regenerated nitrogenous nutrients (Fig. 3b, c), of particulate organic nitrogen (Fig. 4a) and of chl a_T (16-146 mg m⁻², Fig. 4c)] remained relatively constant over the entire sampling period, but the mean irradiance in the euphotic zone decreased significantly ($p < 0.05$) to values ca. 1.0 Ein m⁻² d⁻¹. According to Prieur & Legendre (1988), the average irradiance (PAR) critical for the initiation of active phytoplankton production (i.e. Riley's criterion, Riley 1957) is 3.25 Ein m⁻² d⁻¹. By September, the mean irradiance in the euphotic zone was lower than this critical value. Furthermore, there was a significant direct correlation between nitrogen uptake rates and average irradiance in the euphotic zone. Concomitant with the decrease in incident irradiance, there was a water temperature decrease, which could have contributed to the reduction of the ammonium and urea uptake rates. This is also suggested by the significant direct correlation observed between these uptake rates and the water temperature. Such a positive relationship between temperature and both ammonium and urea uptake is commonly observed and fits well with an expected temperature-controlled enzymatic mechanism although other important factors may also play a role (Lomas & Glibert 1999).

Our results suggest that the termination of the phytoplankton production season was associated with the reduction of day length, incident irradiance and the formation of an ice cover that all together reduced the mean irradiance in the euphotic zone. Accordingly, Bursa (1961) concluded that the clear decline in phytoplankton abundance and species number observed in late August near Igloolik (northern Foxe Basin, 69°N, 81°W) resulted from decreased light supply. In Frobisher Bay (Canadian Arctic), autumnal reduction of day length as well as weather conditions, such as an overcast period, explained the observed sharp decrease in productivity observed between August and September by Grainger (1979). However, according to this author, sea-ice formation in winter was unlikely to explain the decline in seasonal photosynthetic rates because it started late in the season (late November-early December).

Spatial distribution in early autumn

A clustering analysis using the relative contribution of nitrate uptake to total uptake (i.e. $\rho\text{NO}_3^- / (\rho\text{NO}_3^- + \rho\text{NH}_4^+ + \rho\text{urea})$; Table 2) and the chl a_L :chl a_T ratio revealed differences between the eastern and the western portions of the North Water in early autumn (Table 4). Indeed, the stations located above 76°N near the Canadian coast (Group 1, Fig. 1) had significantly ($p \leq 0.01$) lower daily f -ratio and higher proportion of large phytoplankton cells than stations situated along the Greenland coast and south of 76°N (Group 2, Fig. 1). T_{0-Zeu} , S_{0-Zeu} and nitrate concentration also differed between these 2 areas of the North Water (Table 4). In concordance to water temperature and salinity north-

south gradient observed in the NOW in early autumn, Group 1 stations area was fresher and colder than Group 2 area (Table 4). This is due to the two major flows in the North Water (Bâcle 2000, Melling et al. 2001, Bâcle et al. in press, Tremblay et al. in press a). On the one hand, the Atlantic waters of the WGC flowing from the southeast and along the west coast of Greenland brought salty and relatively warm water in the stations of the Group 2 section. On the other hand, the southward colder and fresher outflow of Arctic Ocean Water flowing along the Canadian coast passes through the area where the stations of Group 1 are located. The direct correlation between salinity and nitrate concentration confirmed that the saltier Atlantic water is richer in nitrate in this period of the year than the Arctic water, as observed by the highest mean nitrate concentration value for Group 2 stations (153 mg-at m^{-2}) relative to Group 1 station (51 mg-at m^{-2}). In summary, Atlantic water supply the eastern region of the NOW in new nitrogen, which in turn favors nitrate uptake, the significant ($p \leq 0.05$) higher daily f -ratios (0.26-0.46) and $\text{RPI}_{\text{NO}_3^-}$ (0.41-0.83) observed in this water mass compared to those calculated for the region with water coming from the Arctic Ocean (daily f -ratios of 0.08-0.23 and $\text{RPI}_{\text{NO}_3^-}$ of 0.32-0.53). Moreover, higher temperatures could favor the remineralization of ammonium and contribute to the higher $\text{RPI}_{\text{NH}_4^+}$ in the eastern part of NOW (Table 4). Regenerated production has been already reported to be higher in the warmer waters of the Antarctic Polar Front region ($\sim 60^\circ\text{S}$, 170°W) in December 1997 and February 1998 (Sambrotto & Mace 2000).

Table 4. Early autumn physical, chemical and biological characteristics of the two distinct water regions determined in the North Water by clustering analysis. Values were depth-integrated from surface down to 0.1% surface irradiance. Mann-Whitney U-tests either rejected the hypothesis of equal average between leg 1 and leg 2 (> or <) or failed to reject it (=)

Variable	Group 1: West Canadian side		Group 2: East Greenland side
T_{0-Zeu} (°C)	-1.4	<	-0.5
S_{0-Zeu}	30.57	<	32.45
NO_3^- (mg-at m^{-2})	51	<	153
chl a_L :chl a_T	0.84	>	0.76
$RPI_{NO_3^-}$	0.43	<	0.66
$RPI_{NH_4^+}$	2.03	<	4.03
Daily f -ratio	0.16	<	0.36

Phytoplankton nitrogenous nutrition

Absolute nitrate uptake rates in the North Water in late summer-early autumn (mean value of $0.32 \text{ mg-at N m}^{-2} \text{ h}^{-1}$) were lower than the weighted average value calculated between 24 April and 18 June 1998 of $0.72 \text{ mg-at N m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ (Tremblay et al. in press b). However, the values were consistent with the nitrate uptake rate of $0.34 \text{ mg-at N m}^{-2} \text{ h}^{-1}$

measured in the well-mixed and nutrient-rich surface waters of Smith Sound (approx. 77°N, 76°W) on 25 August 1980 (Harrison et al. 1985). Mean value of absolute ammonium and urea uptake rates in the North Water were 0.26 and 0.22 mg-at N m⁻² h⁻¹, respectively, during the entire fall period. These values were considerably higher than the ammonium and urea uptake rates of 0.03 and 0.05 mg-at N m⁻² h⁻¹, respectively, measured in Smith Sound on 25 August (Harrison et al. 1985). Harrison et al. (1985) concluded that the lower relative uptake of regenerated nitrogen (7 and 12% for ammonium and urea uptake, respectively) compared to nitrate relative uptake (81%) measured in Smith Sound reflected the development of a phytoplankton summer bloom which followed the ice break-up in the northernmost portion of the NOW. Our results show an increased utilization of regenerated forms of nitrogen by phytoplankton in late summer-early autumn compared to summer conditions.

During the study period, nitrate, ammonium and urea accounted for 41, 33 and 26% of the total nitrogen uptake, respectively. Similar proportions were found in eastern Canadian Arctic during the summer of 1980 (Harrison et al. 1985). Our results confirm that urea is an important source of nitrogen for phytoplankton growth in Arctic waters (Harrison et al. 1985, Daly et al. 1999). The RPI indices indicated that ammonium and urea were taken in greater proportions than their availability in the environment, whereas nitrate was taken in lower proportion than its relative abundance. The order of preference of the nitrogen sources utilized was NH₄⁺ > urea > NO₃⁻, as generally observed in other marine ecosystems (McCarthy et al. 1977, Kristiansen 1983, Varela & Harrison 1999).

Size fractionation experiments performed at selected stations indicated that nitrate was taken up mainly by large phytoplankton cells ($>5 \mu\text{m}$, Fig. 7). In addition, maximum values of daily f -ratio were observed at stations where a large proportion of the nitrate was taken up by large phytoplankton cells (Fig. 7). During our study, the phytoplankton community was dominated by the centric diatom *Chaetoceros socialis* (Booth et al. in press). Nanophytoplankton in general, and diatoms in particular, are known to rely more on nitrate than do the smaller phytoplankton (Malone 1980, Michaels & Silver 1988, Sambrotto et al. 1993a, Tian et al. 2000).

During the study, the daily f -ratio averaged 0.28, indicating a dominance of regenerated production in the North Water at the end of the growth season (Table 3). In eastern Canadian Arctic, Harrison et al. (1985) calculated a mean f -ratio of 0.43 in August. For the Smith Sound, they calculated a f -ratio of 0.81 in late August. Unfortunately, there is no other published data for comparison for spring and summer in the NOW area.

New and export production in the North Water

The downward flux of organic material from surface waters where it is elaborated to depth is referred to as export production (Legendre & Le Fèvre 1991). Exported biogenic matter can be found as sinking particules, such as entire or senescent phytoplankton cells or organisms, fecal pellets and detritus, and as dissolved organic matter transported by deep convection (Legendre & Le Fèvre 1991). In a steady state system, the potential export of organic carbon is assumed to be quantitatively equivalent to new production (Eppley &

Peterson 1979). The steady state assumption implies a closed system where inputs and outputs are balanced. Such steady state can only be achieved over large areas (Eppley & Peterson 1979, Platt et al. 1989) and/or time scales (6 months or more, Dauchez et al. 1996). In order to corroborate our new production values based on ^{15}N uptake, we compared different estimations of both export and new productions obtained using diverse approaches in the NOW area during the late fall-early autumn expedition of 1999.

The only direct method to determine export production consists to determine the vertical particulate flux of carbon with moored and drifting sediment traps. The flux intensity decreases with increasing depth and distance from the continental margin (Murray et al. 1996), and varies with surface new production (Knauer et al. 1979, Muller & Suess 1979, Betzer et al. 1984, Deuser 1986, Pace et al. 1987). However, traps cannot measure the downward mixing of dissolved organic carbon (DOC) or nitrogen (DON) produced in the euphotic zone, and this also may be an important vehicle for the export of surface carbon and nitrogen (Legendre & Gosselin 1989, Carlson et al. 1994). In the NOW area between 27 August and 1 October 1999, the mean vertical fluxes of particulate organic carbon measured with short-term free-drifting sediment traps deployed at 50 and 100 m were 219 and 177 $\text{mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ (Table 5), respectively. It must be noted that the sediment traps deployed at 50 m-depth were generally located under the euphotic zone while those at 100 m-depth were always situated under the euphotic zone (see Table 1).

Table 5. Comparison of total primary production, new production and export production in the North Water in late summer, early autumn, and for the entire sampling period (weighted average). Rates are in $\text{mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}$. ND stands for no data available

Period	P_{T+P_D} ^a	P_T ^b	P_{new} (¹⁵ NO ₃ ⁻) ^c	P_{new} (P_{T+P_D}) ^d	P_{new} (¹⁴ NO ₃ ⁻) ^e	P_{new} (P_T) ^f	Export (FST) ^g	Export (²³⁴ Th) ^h
Late summer	1781	845	616	570	ND	270	ND	ND
Early autumn	634	354	147	152	ND	85	ND	ND
Entire period	1106	556	340	324	317	161	177	104

^a P_{T+P_D} stands for total primary production (particulate + dissolved) estimated with the ¹⁴C-assimilation method (Klein et al. in press)

^b P_T stands for total particulate primary production estimated with the ¹⁴C-assimilation method (Klein et al. in press)

^c P_{new} (¹⁵NO₃⁻) was calculated from the uptake of ¹⁵N-nitrate

^d P_{new} (P_{T+P_D}) was calculated as the product of total primary production and the daily *f*-ratio

^e P_{new} (¹⁴NO₃⁻) was calculated from the removal of nitrate in the euphotic zone between late summer and early autumn

^f P_{new} (P_T) was calculated as the product of total particulate primary production and the daily *f*-ratio

^gExport (FST) was estimated with short-term free-drifting sediment traps deployed at 100 m (G. Caron, M. Gosselin, C. Michel, unpublished data)

^hExport (²³⁴Th) was estimated from patterns of ²³⁴Th/²³⁸U disequilibrium at 100 m (Amiel et al. in press)

A second approach is to calculate the upper water column deficits of ^{234}Th relative to ^{238}U . This ratio is then multiplied by the POC/Th ratio of sinking particles (Buesseler et al. 1992). The ^{234}Th analysis is often used in parallel with the sediment traps, since discrepancies in POC flux estimated remain unresolved (Murray et al. 1996, Buesseler et al. 1992). Using the ^{234}Th method at stations N2/N3, E2, D2, S5, S4 and S2 in the NOW area, Amiel et al. (in press) estimated the POC flux at 100 m to be $104 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ in August-September 1999, which is quite similar to the sediment trap estimation (Table 5). As explained above, this method measures only the downward export of particulate organic matter produced in the surface layer.

A third approach is based on the size structure of the phytoplankton community (Tremblay & Legendre 1994). Using this method, Klein et al. (in press) estimated the potential export of particulate organic carbon from the euphotic zone to 395 and $131 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ in late summer and early autumn 1999, respectively. For the entire sampling period, the average weighted rate is $239 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, a value very close to the vertical carbon flux of $219 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ measured at 50 m with the free-drifting sediment traps.

New production rate can be calculated from measurements of nitrogen uptake by the phytoplankton. There are different ways to compute new production. New production is generally computed by multiplying total carbon production, as measured with the ^{14}C -assimilation method for example, with the *f*-ratio (Eppley & Peterson 1979). This classical method is based on the determination of the net production rates. Nevertheless, in the

present study, new production estimated by this method ($161 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) compares relatively well with the carbon fluxes determined with the sediment traps ($177\text{-}219 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) and the patterns of $^{234}\text{Th}/^{238}\text{U}$ disequilibrium ($104 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, Table 5).

As with the free-drifting sediment traps and the ^{234}Th methods, the multiplication of the f -ratio with particulate carbon production does not take into account the fate of the DOC produced in the productive surface layer. In the North Water, Klein et al. (in press) estimated that the DOC released by phytoplankton represented ca. 44% of the total primary production from April to September. In late summer-early autumn, the DOC which has accumulated in the surface mixed layer of the North Water (Table 5, Miller et al. in press) could potentially be exported. According to Sambrotto et al. (1993b), accurate measurements of plankton new production by the ^{15}N -method provide potential export estimates that are not biased toward particulate export only, and thus new production is a robust starting point for trophic and geochemical budgets. To test this hypothesis, two other types of calculation involving ^{15}N -uptake were performed.

First, one can obtain new production by multiplying the nitrate uptake rate (expressed in $\text{mg-at N m}^{-2} \text{ h}^{-1}$) measured during short-term incubation (2-6 h) with day length (in h) and convert this daily nitrate consumption rate into potential carbon export ($\text{mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) by using the phytoplankton C:N atomic ratio and the atomic weight of carbon. This method, which follows the recommendations of the JGOFS (1996) protocols, takes into account that nitrate uptake occurs mainly during daytime. During this study, this procedure was appropriate since the uptake of nitrate was not linear during 24 h incubation, as shown in

Fig. 8. As previously done in the NEW Polynya by Smith et al. (1997) and Daly et al. (1999), the C:N atomic ratio of the particulate organic matter used for conversion was determined with a model II regression (reduced major axis regression, Sokal & Rohlf 1981) between POC and PON concentrations at the beginning of the incubation. The resultant regression ($x_2=7.86x_1+1.06$, $n=140$, $r=0.852$, $p<0.001$) gives a C:N ratio of 7.86. Tremblay (in press b) used a similar method to estimate new production in the NOW in April-July 1998, however the samples were incubated for 12 or 24 h, the day length for that time of the year generally being 24 h. In the present work, this method gives a mean weighted estimate of new production of $340 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ for the entire study period (Table 5), which is about 2 times higher than the three previous estimates (Export(FST), Export(^{234}Th) and Pnew(P_T), Table 5). Secondly, to take into account the potential export of dissolved organic matter and thus give accurate new production estimates, the *f*-ratio must be multiplied by the sum of both particulate and dissolved primary productions. The estimate should be considered as the upper limit of new production for a given area. This calculation gives an estimate of new production of $324 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ for the entire sampling period (Table 5), which is very close to the one based on $^{15}\text{NO}_3$ uptake (Pnew($^{15}\text{NO}_3^-$)).

Finally, the removal of nitrate in the euphotic zone can be used to calculate new production assuming that: (1) the decrease in nitrate concentration is primarily due to biological uptake rather than physical advection; (2) diffusive supply and loss of nitrate by diffusion are negligible compare to the rate of removal and (3) nitrification are also slow relative to removal processes (Smith et al. 1991). An estimate of new production based only on the disappearance of nitrate is appropriate since cyanobacteria, which can fix great

amount of atmospheric nitrogen (N_2), are not a significant component of the planktonic community in the North Water (Mostajir et al. 2001), as observed in other high-latitude regions (Sambrotto et al. 1993b). In the North Water system, a decrease in nitrate concentration occurred between late summer and early autumn 1999, whereas the PON concentration (the biomass) remained constant. This indicates that the PON produced from the uptake of nitrate in the euphotic zone was exported to deeper waters. To estimate this new production rate, the nitrate concentration reduction (in $mg-at\ m^{-2}$) between the two periods was converted into carbon production (in $mg\ C\ m^{-2}$) by using the phytoplankton C:N atomic ratio of 7.86 and the atomic weight of carbon and was then divided by the number of days between the two periods. The difference in the median nitrate concentrations between both periods was $57\ mg-at\ m^{-2}$. This gives an estimate of new production of $317\ mg\ C\ m^{-2}\ d^{-1}$, which is very similar to the two previous estimates ($P_{new}(^{15}NO_3^-)$ and $P_{new}(P_T+P_D)$, Table 5).

In summary, the estimates of particulate new production ($P_{new}(P_T)$: $161\ mg\ C\ m^{-2}\ d^{-1}$), export production ($Export(^{234}Th)$: $104\ mg\ C\ m^{-2}\ d^{-1}$, $Export(FST)$: $177-219\ mg\ C\ m^{-2}\ d^{-1}$) and potential export ($239\ mg\ C\ m^{-2}\ d^{-1}$, Klein et al. in press), were consistent over the entire study period despite very large difference in methodology. However, these values are an underestimation of the potential export since the downward flux of dissolved material is not considered. As expected, the conservative $P_{new}(P_T)$ values are lower than the $P_{new}(^{15}NO_3^-)$ values in late summer, early autumn and over the entire study period. Nevertheless, $P_{new}(P_T+P_D)$ is similar to $P_{new}(^{15}NO_3^-)$, which indicates that the nitrate uptake measurements include the dissolved as well as the particulate material,

and thus give a very good estimation of total new production. Total new production (particulate plus dissolved) varied from 570 to 616 mg C m⁻² d⁻¹ in late summer and from 147 to 152 mg C m⁻² d⁻¹ in early autumn. From the entire sampling period, the total new production in the North Water is ca. 324-340 mg C m⁻² d⁻¹. This value agrees with new production of 317 mg C m⁻² d⁻¹ estimated from the nitrate removal in the euphotic zone (Table 5). Total new production based on ¹⁵NO₃-uptake was 440, 1720, 1430 and 690 mg C m⁻² d⁻¹ in April, May, June and July 1998 (Tremblay et al. in press b) and 616 and 147 mg C m⁻² d⁻¹ in August-September and September-October 1999, respectively.

Annual total and new production in the North Water

The annual total primary production (particulate plus dissolved) was estimated at 251 g C m⁻² and the annual particulate production at 152 g C m⁻² for the whole NOW region (Klein et al. in press). The Ross Sea annual particulate production was estimated to be 200 g C m⁻² (Smith & Gordon 1997) whereas in Frobisher Bay, phytoplankton production was estimated at 41-70 g C m⁻² y⁻¹ (Grainger 1979). Adding the monthly new production mean value from April to July (Tremblay et al. in press b) to August-September value presented here, the annual total new production of the North Water is estimated at 147 g C m⁻². This represents 59% of the total annual production, which is a quite high value. In the eastern Pacific Ocean, new production ranged from 13 to 25% of primary production (Pace et al. 1987), whereas for the Antarctic Ocean, Eppley & Peterson (1979) estimated that 45% of the total production was new production. The NOW annual potential

particulate export estimated by Klein et al. (in press) was 92 g C m^{-2} ($42\text{-}155 \text{ g C m}^{-2}$), a value lower than our total new production of $147 \text{ g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$, probably because their value did not consider potential export of dissolved organic matter. From the results of Smith et al. (1997) and assuming a productive period of 120 days, Klein et al. (in press) estimated the particulate new production of the Northeast Water polynya (NEW, $77\text{-}81^\circ\text{N}$) to $43 \text{ g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$. For the marginal ice zone of the Southern Ocean, i.e. south of the Antarctic Polar Front ($\sim 60^\circ\text{S}$), Sambrotto & Mace (2000) estimated from ρNO_3^- measurements the exportable carbon production to exceed $40 \text{ g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$.

Phytoplankton production in late summer-early autumn was mainly based on regenerated nitrogen since the mean daily *f*-ratio was only 0.28. This situation is typical for late production season. It seemed that the nitrogen supply was not responsible for the decrease of the phytoplankton production in late season. Indeed, the reduction of the uptake rates was mainly caused by a decrease in the mean irradiance in the euphotic zone due to shorter day length and sea-ice formation. In the present study, we distinguish two types of new production: particulate new production and total new production (particulate plus dissolved production). For late summer-early autumn 1999, particulate new production in the North Water was $161 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. During the 36-day study, the sum of the particulate and the dissolved new production was 12 g C m^{-2} . This potential exportation value is considerable, representing $>20\%$ of the total production of the Northeast Water polynya during its entire growth season (25 May-14 August, Smith et al. 1997). The total new production for this same period ranged from 317 to $340 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, depending on the calculation method. The results clearly indicated that the North Water region remained

quite productive even in early fall. Total annual new production in the NOW in 1998-1999 was 147 g C m^{-2} , a value representing 59% of the total annual primary production.

III. CONCLUSION GÉNÉRALE

En touchant plus particulièrement les régions polaires, notamment l'Arctique, l'actuel réchauffement climatique risque de modifier le cycle biogéochimique planétaire du carbone par l'effet combiné d'une possible intensification de la photosynthèse due à la réduction du couvert de glace et de l'augmentation du nombre de polynies. De plus, en augmentant les précipitations et en favorisant la croissance de la végétation terrestre, le réchauffement global pourrait accroître les apports terrigènes de carbone par les rivières dans les bassins océaniques. Puisque les polynies jouent un rôle de première importance dans les flux de carbone et d'énergie dans les écosystèmes polaires, les taux de prise de l'azote dissous par le phytoplancton ont été mesurés à la fin de l'été-début de l'automne afin d'y quantifier la production nouvelle, i.e. estimer l'intensité de la pompe biologique et ainsi compléter l'étude du cycle de production des Eaux du Nord amorcée par Tremblay et al. (sous presse b).

Entre la fin de l'été et le début de l'automne 1999, la diminution significative d'environ 70% des taux de prise du nitrate, de l'ammonium et de l'urée a été causée par une réduction de l'éclairement moyen dans la zone euphotique. À la fin de l'été, les prises du nitrate, de l'ammonium et de l'urée représentaient respectivement, en moyenne 40, 34 et 26% de la prise totale d'azote. Au début de l'automne, la prise du nitrate représentait 44% de la prise totale d'azote alors que les prises de l'ammonium et de l'urée représentaient chacune 28%. Au début de l'automne, les stations ont pu être séparées en deux groupes distincts selon la contribution relative du nitrate à la prise totale de l'azote dissous et selon

la contribution relative du phytoplancton de grande taille ($>5 \mu\text{m}$) à la biomasse chlorophyllienne totale. Un premier groupe de stations était situé du côté canadien des Eaux du Nord où les eaux de la zone euphotique sont plus froides (température moyenne de -1.38°C) et plus douces (salinité moyenne de 30.57), alors qu'un deuxième groupe était localisé dans une région plus chaude (température moyenne de 0.53°C) et plus salée (salinité moyenne de 32.45), le long de la côte groenlandaise et au sud des Eaux du Nord. Comparativement à la région 1, l'eau de la région 2 était plus riche en nitrate ($153 \text{ vs. } 51 \text{ } \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2}$) et le rapport- f journalier y était plus élevé ($0.36 \text{ vs. } 0.16$).

Pendant toute l'étude, les cellules phytoplanctoniques prenaient préférentiellement de l'ammonium et de l'urée alors qu'elles prenaient le nitrate dans des proportions plus faibles que son abondance dans le milieu. La prise relative du nitrate par rapport à son abondance dans le milieu était plus faible au début de l'automne qu'à la fin de l'été, possiblement en raison de la diminution saisonnière de l'irradiance. La présence d'une importante population de diatomées au nord de la région à l'étude expliquerait pourquoi les taux de prise absolue du nitrate y étaient plus élevés tout au cours de la période d'échantillonnage.

L'étude de la production nouvelle à la fin de l'été et au début de l'automne dans la région des Eaux du Nord a permis de faire une distinction entre une production nouvelle « particulaire », i.e. la fraction de la production totale qui est potentiellement exportée de la zone euphotique sous forme de carbone organique particulaire seulement, et une production nouvelle « totale », qui considère à la fois l'exportation potentielle du carbone organique sous ses formes dissoute et particulaire. La production nouvelle particulaire est calculée à

partir du rapport- f journalier et de la production primaire particulaire alors que le calcul de la production nouvelle totale est basé sur la prise du nitrate. La production nouvelle particulaire sous-estimerait la production potentiellement exportable de la zone euphotique vers les profondeurs.

À la fin de l'été, la production nouvelle particulaire était de $270 \text{ mg C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ alors qu'au début de l'automne, elle était de $85 \text{ mg C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$. La production nouvelle particulaire calculée à la fin de l'été et au début de l'automne 1999 est en accord avec les taux de sédimentation du matériel particulaire mesurés à 100 m de profondeur à l'aide de pièges à particules ($177 \text{ mg C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$, Caron et al. non publié) et avec les taux de sédimentation calculés à partir du déséquilibre $^{234}\text{Th}/^{238}\text{U}$ dans la colonne d'eau ($70\text{-}138 \text{ mg C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$, Amiel et al. sous presse) estimés à la même période dans les Eaux du Nord. La production nouvelle totale (particulaire plus dissoute estimée à partir de la prise du nitrate) à la fin de l'été était de $616 \text{ mg C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ et de $147 \text{ mg C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ au début de l'automne, donnant une moyenne de $340 \text{ mg C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$. Ces valeurs, plus élevées que celle de la production nouvelle particulaire, sont comparables aux valeurs de $570 \text{ mg C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ (calculée à la fin de l'été) et de $152 \text{ mg C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ (calculée au début de l'automne) qui ont été obtenues en multipliant la production primaire totale (particulaire plus dissoute) par le rapport- f journalier. De plus, les valeurs de production nouvelle totale sont en accord avec la réduction du nitrate dans la zone euphotique au cours de l'étude ($317 \text{ mg C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$). Au cours des 36 jours d'échantillonnage à la fin de l'été et au début de l'automne 1999, la production nouvelle particulaire dans la région des Eaux du Nord était de 6 g C m^{-2} alors que la production

nouvelle totale était de 12 g C m^{-2} . Le calcul de la production nouvelle basée sur la prise du nitrate semble donc considérer à la fois la production particulaire et la production dissoute.

La production nouvelle totale dans les Eaux du Nord à la fin de l'été et au début de l'automne 1999 variait entre 317 et $340 \text{ mg C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$, ce qui représente environ 27% de la production primaire totale. Pour cette même période, la production nouvelle particulaire représentait 51% de la production nouvelle totale. En ajoutant les valeurs de production nouvelle totale estimées à l'automne aux valeurs estimées en début de saison par Tremblay et al. (sous presse b), la production nouvelle totale de la région des Eaux du Nord en 1998-1999 serait de $147 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$, ce qui représente 59% de la production primaire totale annuelle.

Les Eaux du Nord possèdent un grand potentiel d'exportation de carbone organique. Les résultats montrent que l'exportation potentielle de la matière organique sous forme dissoute est considérable de telle sorte qu'elle ne doit pas être négligée lorsque l'on tente de quantifier le plus précisément possible l'intensité de la pompe biologique. Jusqu'à présent, la meilleure méthode pour d'obtenir une bonne estimation de la production nouvelle est de combiner plusieurs techniques et calculs (prise du $^{15}\text{NO}_3^-$ et déplétion du NO_3^- dans les eaux de surface) et de les comparer avec les méthodes directes de mesure de l'exportation de carbone (pièges à particules, déséquilibre $^{234}\text{Th}/^{238}\text{U}$). Une telle optique est nécessaire à une bonne évaluation des taux d'exportation du carbone organique de la zone euphotique vers les profondeurs.

IV. RÉFÉRENCES

- Aguilar C, Fogel ML, Paerl HW (1999) Dynamics of atmospheric combined inorganic nitrogen utilization in the coastal waters off North Carolina. *Mar Ecol Prog Ser* 180:65-79
- Amiel D, Cochran JK, Hirschberg DJ (in press) $^{234}\text{Th}/^{238}\text{U}$ disequilibrium as an indicator of the seasonal export flux of POC in the North Water (NOW) Polynya. *Deep-Sea Res II*
- Arrigo KR, McClain CR (1994) Spring phytoplankton production in the Western Ross Sea. *Science* 266:261-263
- Bâcle J (2000) The physical oceanography of waters under the North Water Polynya. MSc Thesis, McGill University, Montréal, Canada
- Bâcle J, Carmack EC, Ingram RG (in press) Water column structure and circulation under the North Water Polynya during spring transition: April-July, 1998. *Deep-Sea Res II*
- Baede APM, Ahlonsou E, Ding Y, Schimel D (2002) Climate change 2001: The scientific basis. Intergovernmental panel on climate change. Genève. 2 mai 2002. Site web: <http://www.ipcc.ch/pub/tar/wg1/044.htm>
- Barber DG, Hanesiak W, Chan W, Piwowar J (2001a) Sea-ice and meteorological conditions in Northern Baffin Bay and the North Water (NOW) Polynya between 1979 and 1996. *Atmos Ocean* 39:343-359

- Barber DG, Marsden R, Minnett P, Ingram G, Fortier L (2001b) Physical process within the North Water (NOW) Polynya. *Atmos Ocean* 39:163-166
- Betzer PR, Showers WJ, Laws EA, Winn CD, DiTullio GR, Kroopnick PM (1984) Primary productivity and particle fluxes on a transect of the equator at 153°W in the Pacific Ocean. *Deep Sea Res* 31:1-11
- Booth BC, Larouche P, Bélanger S, Klein B, Amiel D, Mei Z-P (in press) Dynamics of *Chaetoceros socialis* blooms in the North Water Polynya. *Deep-Sea Res II*
- Brown J, Colling A, Park D, Phillips J, Rothery D, Wright J, Bearman G (ed) (1992) Ocean circulation. Pergamon Press, Oxford
- Brown RGB, Nettleship DN (1981) The biological significance of polynyas to Arctic colonial birds. In: Stirling I, Cleator H (eds) *Polynyas in the Canadian Arctic*. Canadian Wildlife Service Occasional Paper 45, Canadian Wildlife Service, Ottawa, p 59-70
- Buesseler KO, Bacon MP, Cochran JK, Livingston HD (1992) Carbon and nitrogen export during the JGOFS North Atlantic bloom experiment estimated from ^{234}Th : ^{238}U disequilibria. *Deep-Sea Res* 39:115-1137
- Bursa AS (1961) The annual oceanographic cycle at Igloolik in the Canadian Arctic. II. The phytoplankton. *J Fish Res Bd Can* 18:563-615

- Carlson CA, Ducklow HW, Michaels AF (1994) Annual flux of dissolved organic carbon from the euphotic zone in the northwestern Sargasso Sea. *Nature* 371:405-408
- Cavalieri, DJ, Gloersen P, Parkinson CL, Comiso JC, Zwally HJ (1997) Observed hemispheric asymmetry in global sea ice changes. *Science* 278:1104-1106
- Cliff AD, Ord JK (1981) *Spatial processes-Models and applications*. Pion, London
- Coale KH, Johnson KS, Fitzwater SE, Gordon RM, Tanner S, Chavez FP, Ferioli L, Sakamoto C, Rogers P, Millero F, Steinberg P, Nightingale P, Cooper D, Cochlan WP, Kudela R (1996) A massive phytoplankton bloom induced by an ecosystem-scale iron fertilization experiment in the Equatorial Pacific Ocean. *Nature* 383:495-501
- Corti S, Molteni F, Palmer TN (1999) Signature of recent climate change in frequencies of natural atmospheric circulation regimes. *Nature* 398:799-802
- Cullen JJ (1991) Hypotheses to explain high-nutrient conditions in the open sea. *Limnol Oceanogr* 36:1578-1599
- Daly KL, Wallace DWR, Smith WO, Skoog A, Lara R, Gosselin M, Falck E, Yager PL (1999) Non-Redfield carbon and nitrogen cycling in the Arctic: Effects of ecosystem structure and dynamics. *J Geophys Res* 104:3185-3199
- Dauchez S, Legendre L, Fortier L, Levasseur M (1996) New production and production of large phytoplankton (>5 μm) on the Scotian Shelf (NW Atlantic). *Mar Ecol Prog Ser* 135:215-222

- De Baar HJW, de Jong JTM, Bakker DCE, Loescher BM, Veth C, Bathmann U, Smetacek V (1995) Importance of iron for plankton blooms and carbon dioxide drawdown in the Southern Ocean. *Nature* 373:412-415
- Dickson B, Meincke J, Vassie I, Jungclaus J, Oesterhus S (1999) Possible predictability in overflow from the Denmark Strait. *Nature* 397: 243-246
- Dixon K, Vahlenkamp H (2001) Arctic sea ice changes in GFDL greenhouse scenario experiments. NOAA, Geophysical Fluid Dynamics Laboratory, Princeton. 20 décembre 2001. Site web: <http://www.gfdl.noaa.gov/~kd/KDwebpages/NHice.html>
- Deser C, Walsh JE, Timlin MS (2000) Arctic sea ice variability in the context of recent atmospheric circulation trends. *J Climate* 13:617-633
- Deuser WG (1986) Seasonal and interannual variations in deep-water particule fluxes in the Sargasso Sea and their relation to surface hydrography. *Deep Sea Res* 33:225-246
- Dortch Q (1990) The interaction between ammonium and nitrate uptake in phytoplankton. *Mar Ecol Prog Ser* 61:183-201
- Duce RA, Tindale NW (1991) Atmospheric transport of iron and its deposition in the ocean. *Limnol Oceanogr* 36:1715-1726
- Dugdale RC, Goering JJ (1967) Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity. *Limnol Oceanogr* 12:196-206

- Dugdale RC, Wilkerson FP (1986) The use of ^{15}N to measure nitrogen uptake in eutrophic oceans: experimental considerations. *Limnol Oceanogr* 31:673-689
- Dugdale RC, Wilkerson FP (1991) Low specific nitrate uptake rate: A common feature of high-nutrient, low-chlorophyll marine ecosystems. *Limnol Oceanogr* 36:1678-1688
- Dugdale RC, Wilkerson FP (1998) Silicate regulation of new production in the Equatorial Pacific upwelling. *Nature* 391:270-273
- Dunbar IM (1969) The geographical position of the North Water. *Arctic* 22:438-441
- Duxbury AC, Duxbury AB (1989) An introduction to the world's oceans. William C. Brown Publishers, Dubuque
- Eppley RW, Peterson BJ (1979) Particulate organic matter flux and planktonic new production in the deep ocean. *Nature* 282:677-680
- Eppley RW, Renger EH, Venrick EL, Mullin NN (1973) A study of plankton dynamics and nutrient cycling in the central gyre of the North Pacific Ocean. *Limnol Oceanogr* 18:534-551
- Flato GM, Boer GJ, Lee WG, McFarlane NA, Ramsden D, Reader MC, Weaver AJ (2000) The Canadian center for climate modelling and analysis global coupled model and its climate. *Clim Dyn* 16:451-467

- Gosselin M, Levasseur M, Wheeler PA, Horner RA, Booth BC (1997) New measurements of phytoplankton and ice algal production in the Arctic Ocean. *Deep-Sea Res II* 44:1623-1644
- Grainger EH (1979) Primary production in Frobisher Bay, Arctic Canada. In: Dunbar JM (ed) Primary production mechanisms. International Biological Programme 20, Cambridge University Press, Cambridge, p 9-30
- Gross MG, Gross E (1996) *Oceanography: A view of earth*. Prentice Hall, Upper Saddle River
- Grunseich GS, Dugdale RC, Breitner NF, MacIsaac JJ (1980) Sample conversion, mass spectrometry, and calculations for ^{15}N analysis of phytoplankton nutrient uptake. Coastal Upwelling Ecosystem Analysis Tech Rep 44
- Hargrave BT, Walsh ID, Murray DW (in press) Seasonal and spatial patterns in mass and organic matter sedimentation in the North Water Polynya. *Deep-Sea Res II*
- Harrison WG (1983) The time-course of uptake of inorganic and organic nitrogen compounds by phytoplankton from the Eastern Canadian Arctic: A comparison with temperate and tropical populations. *Limnol Oceanogr* 28:1231-1237
- Harrison WG, Head EJH, Conover RJ, Longhurst AR, Sameoto DD (1985) The distribution and metabolism of urea in the eastern Canadian Arctic. *Deep Sea Res* 32:23-42

- Holloway G, Sou T (2001) Is the Arctic sea ice rapidly vanishing? NOAA, Geophysical Fluid Dynamics Laboratory, Princeton. 20 décembre 2001. Site web: http://www.pac.dfo-mpo.gc.ca/sci/osap/projects/jpod/projects/arc_thin/thin1.htm
- Holmes RW (1970) The Secchi disk in turbid coastal waters. *Limnol Oceanogr* 15:688-694
- Horner R, Schrader GC (1982) Relative contributions of ice algae, phytoplankton, and benthic microalgae to primary production in nearshore regions of the Beaufort Sea. *Arctic* 35:485-503
- Horner R, Ackley SF, Dieckman GS, Gulliksen B, Hoshiai T, Legendre L, Melnikov IA, Reeburgh WS, Spindler M, Sullivan CW (1992) Ecology of sea ice biota. 1. Habitat, terminology, and methodology. *Polar Biol* 12:417-427
- Ito H, Müller F (1977) Horizontal movement of fast ice in the North Water Area. *J Glaciol* 81:547-554
- JGOFS (1996) Protocols for the joint global ocean flux study (JGOFS) core measurements. Report No. 19, Bergen
- Johannessen OM, Shalina E, Miles MV (1999) Satellite evidence for an Arctic sea ice cover in transformation. *Sciences* 286:1937-1939
- Johnson MA, Proshutinsky AY, Polyakov IV (1999) Atmospheric patterns forcing two regimes of Arctic circulation: A return to anticyclonic conditions? *Geophys Res Lett* 26:1621-1624

- Kamykowski D, Zentara S-J (1985) Nitrate and silicic acid in the world ocean: Patterns and processes. *Mar Ecol Prog Ser* 26:47-59
- Kanda J, Laws EA, Saino T, Hattori A (1987) An evaluation of isotope dilution effect from conventional data sets of ^{15}N uptake experiments. *J Plankton Res* 9:79-90
- Klein B, LeBlanc B, Mei Z-P, Beret R, Michaud J, Mundy CJ, von Quillfeldt CH, Garneau M-È, Roy S, Gratton Y, Cochran JK, Bélanger S, Larouche P, Pakulski JD, Rivkin RB, Legendre L (in press) Size-fractionated phytoplankton biomass and primary production in the North Water Polynya. *Deep-Sea Res II*
- Knauer GA, Martin JH, Bruland KW (1979) Fluxes of particulate carbon, nitrogen, and phosphorus in the upper water column of the northeast Pacific. *Deep Sea Res* 26:97-108
- Kolber ZS, Barber RT, Coale KH, Fitzwater SE, Greene RM, Johnson KS, Lindley S, Falkowski PG (1994) Iron limitation of phytoplankton photosynthesis in the Equatorial Pacific Ocean. *Nature* 371:145-149
- Kristiansen (1983) Urea as a nitrogen source for the phytoplankton in the Oslofjord. *Mar Biol* 74:17-24
- Laws EA, DiTullio GR, Betzer PR, Karl DM, Carder KL (1989) Autotrophic production and elemental fluxes at 26°N, 155°W in the North Pacific subtropical gyre. *Deep-Sea Res* 36:103-120

- Legendre L, Gosselin M (1989) New production and export of organic matter to the deep ocean: Consequences of some recent discoveries. *Limnol Oceanogr* 34:1374-1380
- Legendre L, Le Fèvre J (1991) From individual plankton cells to pelagic marine ecosystems and to global biogeochemical cycles. In: Demers S (ed) *Particule analysis in oceanography*. Springer-Verlag, Berlin, p 261-300
- Legendre P, Legendre L (1998) *Numerical ecology*, Second english edition. Elsevier Science B.V., Amsterdam
- Legendre P, Vaudor A (1991) *Le logiciel R: Analyse multidimensionnelle, analyse spatiale*. Département de sciences biologiques, Université de Montréal, Montréal
- 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
- Lewis EL, Ponton D, Legendre L, LeBlanc B (1996) Springtime sensible heat, nutrients and phytoplankton in the Northwater Polynya, Canadian Arctic. *Cont Shelf Res* 16:1775-1792
- Lomas MW, Glibert PM (1999) Temperature regulation of nitrate uptake: A novel hypothesis about nitrate uptake and reduction in cool-water diatoms. *Limnol Oceanogr* 44:556-572
- Longhurst A (1996) Iron grip on export production. *Nature* 379:585-586

Lovejoy C, Legendre L, Martineau M-J, Bâcle J, von Quillfeldt C-H (in press) Distribution of phytoplankton and other protists in the North Water Polynya (Arctic). *Deep-Sea Res II*

Macdonald RW, Carmack EC, McLaughlin FA, Falkner KK, Swift JH (1999) Connections among ice, runoff and atmospheric forcing in the Beaufort Gyre. *Geophys Res Lett* 26:2223-2226

Malone TC (1980) Algal size. In: Morris I (ed) *The physiological ecology of phytoplankton*. Blackwell, London, p 433-446

Martin JH, Fitzwater SE (1988) Iron deficiency limits phytoplankton growth in the north-east Pacific subarctic. *Nature* 331:341-343

Martin JH, Coale KH, Johnson KS, Fitzwater SE, Gordon RM, Tanner SJ, Hunter CN, Elrod VA, Nowicki JL, Coley TL, Barber RT, Lindley S, Watson AJ, Van Scoy K, Law CS (1994) Testing the iron hypothesis in ecosystems of the Equatorial Pacific Ocean. *Nature* 371:123-129

Maslanik JA, Serreze MC, Barry RG (1996) Recent decreases in Arctic summer ice cover and linkages to atmospheric circulation anomalies. *Geophys Res Lett* 23: 1677-1680

Massom RA (1988) The biological significance of open water within the sea ice covers of the polar regions. *Endeavour* 12:21-27

- Maykut GA (1978) Energy exchange over young sea ice in the central Arctic. *J Geophys Res* 83:3646-3658
- McCarthy JJ, Taylor WR, Taft JL (1977) Nitrogenous nutrition of the plankton in the Chesapeake Bay. 1. Nutrient availability and phytoplankton preferences. *Limnol Oceanogr* 22:996-1011
- Mei Z-P, Legendre L, Gratton Y, Tremblay J-É, LeBlanc B, Mundy CJ, Klein B, Gosselin M, Larouche P, Papakyriakou TN, Lovejoy C, von Quillfeldt C-H (in press) Physical control of spring-summer phytoplankton dynamics in the North Water Polynya, April-July 1998. *Deep-Sea Res II*
- Melling H, Gratton Y, Ingram G (2001) Oceanic circulation within the North Water Polynya of Baffin Bay. *Atmos Ocean* 39:301-325
- Michaels AF, Silver MW (1988) Primary production, sinking fluxes and the microbial food web. *Deep-Sea Res* 35:473-490
- Michel C, Legendre L, Ingram RG, Gosselin M, Levasseur M (1996) Carbon budget of sea-ice algae in spring: Evidence of a significant transfer to zooplankton grazers. *J Geophys Res* 101:18345-18360
- Michel C, Gosselin M, Nozais C (in press) Preferential sinking export of biogenic silica during spring-summer in the North Water Polynya (northern Baffin Bay): Temperature or biological control? *J Geophys Res*

- Miller LA, Yager PL, Erickson KA, Amiel D, Bâcle J, Cochran JK, Garneau M-È, Gosselin M, Hirschberg DJ, Klein B, LeBlanc B, Miller WL (in press) Carbon distributions and fluxes in the North Water, northern Baffin Bay, 1998 and 1999. *Deep-Sea Res II*
- Minas HJ, Minas M, Packard TT (1986) Productivity in upwelling areas deduced from hydrographic and chemical fields. *Limnol Oceanogr* 31:1182-1206
- Mitchell BG, Brody EA, Holm-Hansen O, McClain C, Bishop J (1991) Light limitation of phytoplankton biomass and macronutrient utilization in the Southern Ocean. *Limnol Oceanogr* 36:1662-1677
- Moore, JK, Doney SC, Glover DM, Fung IY (2002) Iron cycling and nutrient-limitation patterns in surface waters of the World Ocean. *Deep-Sea Res. II* 49:463-507
- Moran PAP (1950) Notes on continuous stochastic phenomena. *Biometrika* 37:17-23
- Mostajir B, Gosselin M, Gratton Y, Booth B, Vasseur C, Garneau ME, Fouilland E, Vidussi F, Demers S (2001) Surface water distribution of pico- and nanophytoplankton in relation to two distinctive water masses in the North Water, northern Baffin Bay, during fall. *Aquat Microb Ecol* 23:205-212
- Muench RD (1971) The physical oceanography of the Northern Baffin Bay Region. AINA Research Paper No 1. The Arctic Institute of North America, University of Calgary, Calgary

- Muller PJ, Suess E (1979) Productivity, sedimentation rate, and sedimentary organic matter in the oceans-I. Organic carbon preservation. *Deep Sea Res* 26:1347-1362
- Mundy CJ, Barber DG (2001) On the relationship between spatial patterns of sea-ice type and the mechanisms which create and maintain the North Water (NOW) polynya. *Atmos Ocean* 39:327-341
- Murray JW, Young J, Newton J, Dunne J, Chapin T, Paul B, McCarthy JJ (1996) Export flux of particulate organic carbon from central equatorial Pacific determined using a combined drifting trap-²³⁴Th approach. *Deep-Sea Res II* 43:1095-1132
- Nozais C, Gosselin M, Michel C, Tita G (2001) Abundance, biomass, composition and grazing impact of the sea-ice meiofauna in the North Water, northern Baffin Bay. *Mar Ecol Prog Ser* 217:235-250
- Overpeck J, Hughen K, Hardy D, Bradley R, Case R, Douglas M, Finney B, Gajewski K, Jacoby G, Jennings A, Lamoureux S, Lasca A, MacDonald G, Moore J, Retelle M, Smith S, Wolfe A, Zielinski G (1997) Arctic environmental change of the last four centuries. *Science* 278:1251-1256
- Pace ML, Knauer GA, Karl DM, Martin JH (1987) Primary production, new production and vertical flux in the eastern Pacific Ocean. *Nature* 325:803-804
- Parsons TR, Maita Y, Lalli CM (1984) A manual of chemical and biological methods for seawater analysis. Pergamon Press, Toronto

- Pesant S, Legendre L, Gosselin M, Smith REH, Kattner G, Ramseier RO (1996) Size-differential regimes of phytoplankton production in the Northeast Water Polynya (77°-81°N). *Mar Ecol Prog Ser* 142:75-86
- Platt T, Harrison WG, Lewis MR, Li WKW, Sathyendranath S, Smith RE, Vézina AF (1989) Biological production of the oceans: The case for a consensus. *Mar Ecol Prog Ser* 52:77-88
- Price NM, Harrison PJ (1987) Comparison of methods for the analysis of dissolved urea concentrations in seawater. *Mar Biol* 94:307-317
- Prieur L, Legendre L (1988) Oceanographic criteria for new phytoplankton production. In: Rothschild BJ (ed) *Toward a theory on biological-physical interactions in the world ocean*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, p 71-112
- Proshutinsky AY, Johnson MA (1997) Two circulation regimes of the wind-driven Arctic Ocean. *J Geophys Res* 102:12493-12514
- Riley GA (1957) Phytoplankton of the north central Sargasso Sea. *Limnol Oceanogr* 2:252-270
- Rothrock DA, Yu Y, Maykut GA (1999) Thinning of the Arctic sea-ice cover. *Geophys Res Lett* 26:3469-3472

- Rysgaard S, Nielsen TG, Hansen BW (1999) Seasonal variation in nutrients, pelagic primary production and grazing in a high-Arctic coastal marine ecosystem, Young Sound, Northeast Greenland. *Mar Ecol Prog Ser* 179:13-25
- Ryther JH, Dunstan WM (1971) Nitrogen, phosphorus and eutrophication in coastal marine environments. *Science* 171:1008-1013
- Sambrotto RN, Mace BJ (2000) Coupling of biological and physical regimes across the Antarctic Polar Front as reflected by nitrogen production and recycling. *Deep-Sea Res II* 47:3339-3367
- Sambrotto RN, Martin JH, Broenkow WW, Carlson C, Fitzwater SE (1993a) Nitrate utilization in surface waters of the Iceland Basin during spring and summer of 1989. *Deep-Sea Res* 40:441-457
- Sambrotto RN, Savidge G, Robinson C, Boyd P, Takahashi T, Karl DM, Langdon C, Chipman D, Marra J, Codispoti L (1993b) Elevated nitrate consumption of carbon relative to nitrogen in the surface ocean. *Nature* 353:248-250
- Schlederman P (1980) Polynyas and prehistoric settlement patterns. *Arctic* 33:292-302
- Shindell DT, Miller RL, Schmidt GA, Pandolfo L (1999) Simulation of recent northern winter climate trends by greenhouse-gas forcing. *Nature* 399:452-455

- Smith M, Rigby B (1981) Distribution of polynyas in the Canadian Arctic. In: Stirling I, Cleator H (eds) Polynyas in the Canadian Arctic. Canadian Wildlife Service Occasional Paper 45, Canadian Wildlife Service, Ottawa, p 7-29
- Smith SD, Muench RD, Pease CH (1990) Polynyas and leads: An overview of physical processes and environment. *J Geophys Res* 95:9461-9479
- Smith WO (1993) Nitrogen uptake and new production in the Greenland Sea : The spring *Phaeocystis* bloom. *J Geophys Res* 98:4681-4688
- Smith WO (1995) Primary productivity and new production in the Northeast Water (Greenland) Polynya during summer 1992. *J Geophys Res* 100:4357-4370
- Smith WO, Harrison WG (1991) New production in polar regions: The role of environmental controls. *Deep-Sea Res* 12:1463-1479
- Smith WO, Gordon LI (1997) Hyperproductivity of the Ross Sea (Antarctica) polynya during austral spring. *Geophys Res Lett* 24:233-236
- Smith WO, Codispoti LA, Nelson DM, Manley T, Buskey EJ, Niebauer HJ, Cota GF (1991) Importance of *Phaeocystis* blooms in the high-latitude ocean carbon cycle. *Nature* 352:514-516
- Smith WO, Gosselin M, Legendre L, Wallace D, Daly K, Kattner G (1997) New production in the Northeast Water Polynya: 1993. *J Mar Syst* 10:199-209
- Sokal RR, Rohlf JF (1981) *Biometry*. WH Freeman and company, New York

- Solórzano L (1969) Determination of ammonia in natural waters by the phenolhypochlorite method. *Limnol Oceanogr* 14:799-801
- Steffen K, Omhura A (1985) Heat exchange and surface conditions in North Water, Northern Baffin Bay. *Ann Glaciol* 6:178-181
- Stirling I (1980) The biological importance of polynyas in the Canadian Arctic. *Arctic* 33:303-315
- Stirling I (1997) The importance of polynyas, ice edges and leads to marine mammals and birds. *J Mar Syst* 10:9-21
- Stirling I, Cleator H, Smith TG (1981) Marine mammals. In: Stirling I, Cleator H (eds) *Polynyas in the Canadian Arctic*. Canadian Wildlife Service Occasional Paper 45, Canadian Wildlife Service, Ottawa, p 45-58
- Stolte W, Riegman R (1996) The relative preference index (RPI) for phytoplankton nitrogen use is only weakly related to physiological preference. *J Plankton Res* 18:1041-1045
- Stricherz VS (2001) Arctic oscillation has moderated northern winters of 1980s and '90s. University of Washington, Colorado State University press release. 8 janvier 2002.
Site web: <http://www.washington.edu/newsroom/news/2001archive/07-01archive/k070501a.html>

- Strickland JDH, Parsons TR (1972) A practical handbook of seawater analysis. Bull Fish Res Board Can 167
- Strom SL, Miller CB, Frost BW (2000) What sets lower limits to phytoplankton stocks in high-nitrate, low-chlorophyll regions of the open ocean? Mar Ecol Prog Ser 193:19-31
- Thomas WH (1970) On nitrogen deficiency in tropical Pacific oceanic phytoplankton: Photosynthetic parameters in poor and rich water. Limnol Oceanogr 15:380-385
- Thompson WJD, Wallace JM (1998) The Arctic oscillation signature in the wintertime geopotential height and temperature fields. Geophys Res Lett 25:1297-1300
- Tian RC, Vézina AF, Legendre L, Ingram RG, Klein B, Packard T, Roy S, Savenkoff C, Silverberg N, Therriault J-C, Tremblay J-É (2000) Effects of pelagic food-web interactions and nutrient remineralization on the biogeochemical cycling of carbon: A modeling approach. Deep-Sea Res II 47:637-662
- Tremblay J-É, Legendre L (1994) A model for size-fractionated biomass and production of marine phytoplankton. Limnol Oceanogr 39:2004-2014
- Tremblay J-É, Gratton Y, Carmack EC, Payne CD, Price NM (in press a) Impact of large-scale Arctic circulation and the North Water Polynya on nutrient inventories Baffin Bay. J Geophys Res

- Tremblay J-É, Gratton Y, Minnet P, Fauchot J, Price NM (in press b) Climatic and oceanic forcing of new and diatom production in the North Water Polynya. *Deep-Sea Res II*
- Varela DE, Harrison PJ (1999) Seasonal variability in nitrogenous nutrition of phytoplankton assemblages in the northeastern subarctic Pacific Ocean. *Deep-Sea Res II* 46:2505-2538
- Vincent WF, Gibson JAE, Jeffries MO (2001) Ice-shelf collapse, climate change, and habitat loss in the Canadian high Arctic. *Polar Record* 37:133-142
- Vinnikov KY, Robock A, Stouffer RJ, Walsh JE, Parkinson CL, Cavalieri DJ, Mitchell JFB, Garrett D, Zakharov VF (1999) Global warming and northern hemisphere sea ice extent. *Science* 286:1934-1937
- Volk T, Hoffert MI (1985) Ocean carbon pumps: Analysis of relative strengths and efficiencies in ocean driven CO₂ changes. In: Sundquist ET, Broecker WS (eds) *The carbon cycle and atmospheric CO₂: Natural variations archean to present*. AGU Monograph 32, American Geophysical Union, Washington DC, p 99-110
- Wheeler PA, Gosselin M, Sherr E, Thibault D, Kirchman DL, Benner R, Whitledge TE (1996) Active cycling of organic carbon in the central Arctic Ocean. *Nature* 380:697-699

Wheeler PA, Watkins JM, Hansing RL (1997) Nutrients, organic carbon and organic nitrogen in the upper water column of the Arctic Ocean: Implications for the sources of dissolved organic carbon. *Deep-Sea Res II* 44:1571-1592

Yackel JJ, Barber DG, Papakyriakou TN (2001) On the estimation of spring melt in the North Water Polynya using RADARSAT-1. *Atmos Ocean* 39:195-208

Yager PL, Wallace DWR, Johnson KM, Smith WO, Minnett PJ, Deming JW (1995) The Northeast Water Polynya as an atmospheric CO₂ sink: A seasonal rectification hypothesis. *J Geophys Res* 100:4389-4398

Zar JH (1999) *Biostatistical analysis*, 4th edn. Prentice Hall, Upper Saddle River