

**UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI**

**CHANGEMENTS RÉCENTS DANS LA DYNAMIQUE DES ALGUES DE  
GLACE DANS LE SECTEUR CANADIEN DE LA MER DE BEAUFORT**

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en océanographie

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

PAR

© **BENOÎT PHILIPPE**

**Juin 2013**

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI  
Service de la bibliothèque

Avertissement

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



**Composition du jury :**

**Christian Nozais, président du jury, Université du Québec à Rimouski**

**Michel Poulin, directeur de recherche, Musée canadien de la nature**

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

**Christine Michel, examinatrice externe, Institut des eaux douces**

Dépôt initial le 30 avril 2010

Dépôt final le 10 juin 2013



## AVANT-PROPOS

Ce mémoire traite de la variabilité spatiale et saisonnière des algues de glace à la marge d'une polynie en Arctique de l'Ouest pendant la floraison printanière. Il est constitué d'une introduction générale, d'un chapitre central rédigé sous la forme d'un article scientifique qui sera soumis sous peu à une revue avec comité de lecture, et d'une conclusion générale. Cette recherche a été effectuée dans le cadre du projet canadien « Étude du chenal de séparation circumpolaire / Circumpolar Flaw Lead (CFL) system study » de l'Année polaire internationale 2007–2008. Les résultats de cette étude ont été présentés à différents événements scientifiques. En 2008, les résultats préliminaires ont été présentés sous forme d'un exposé oral (*Recent changes in the dynamics of ice algae in the Canadian Beaufort Sea*) à l'Assemblée annuelle de Québec-Océan et à la Conférence internationale Arctic Change. En 2009, les principaux résultats de mon projet ont fait l'objet d'une communication orale (*Changements récents dans la dynamique des algues de glace dans le secteur canadien de la mer de Beaufort*) lors du 28<sup>e</sup> colloque de l'Association des diatomistes de langue française à Banyuls-sur-Mer en France et d'une autre sous forme d'affiche (*Recent changes in the dynamics of ice algae in the coastal Arctic Ocean*) présentée à la Gordon Research Conference à Barga en Italie. Ces résultats furent également présentés sous forme d'affiche lors de la réunion CFL All-Hands Meeting qui s'est tenue à Winnipeg en novembre 2009. De plus, j'ai eu l'opportunité de présenter une affiche (*Pico- and nanoalgae abundance and spatial distribution in sea ice of the Canadian Beaufort Sea in spring 2008*) lors de la 4<sup>e</sup> conférence Arctic Frontiers qui s'est tenue à Tromsø en Norvège.

Tout d'abord, je tiens à remercier ma famille qui a toujours su m'encourager et me soutenir dans les moments difficiles que nous avons vécus au cours des dernières années. Si ma sœur Josée, ma tante Marie et ma grand-mère n'avaient pas été présentes et disponibles, je n'aurais probablement jamais terminé ma maîtrise et Dieu seul sait où je serais en ce moment. Merci à mes défunts parents. Malgré le fait que vous n'êtes plus parmi nous, je sais que vous m'avez donné confiance en moi et que vous m'avez aussi très bien élevé, ce qui m'a permis de faire face et de traverser ces moments difficiles. Sans vous, je ne crois pas que j'y serais arrivé. Merci Papa. Merci Maman.

Je tiens aussi à remercier plus particulièrement mon directeur, le Dr Michel Poulin, et mon codirecteur, le professeur Michel Gosselin. Vous m'avez appris beaucoup sur moi-même en plus d'avoir été des directeurs exceptionnels. Vous m'avez permis d'en apprendre davantage sur mes capacités d'analyse et à me débrouiller, tout en contribuant au développement de mon esprit critique. Vous m'avez fourni une chance inouïe de participer à plusieurs missions en mer, lesquelles se sont avérées des expériences des plus enrichissantes tant sur le plan personnel que scientifique. Vous m'avez vraiment donné la piquûre pour continuer dans cette branche de la recherche, et vous m'avez donné tous les outils nécessaires pour y arriver. Vous m'avez enseigné les connaissances relatives à vos domaines d'expertise respectifs que ce soit la taxinomie ou l'écologie des algues de glace. Ces dernières années passées en votre compagnie m'ont permis une meilleure compréhension des milieux polaires. J'aimerais aussi remercier quelques personnes qui m'ont aidé tout au long de ma maîtrise par leurs judicieux conseils et/ou leur bonne humeur. Un merci particulier à C.J. Mundy qui m'a donné un très bon coup de main : *Thanks C.J., I owe you a lot and thanks to be such a good friend.* Merci à tous ceux qui m'ont permis de décrocher quelquefois de ma maîtrise en me forçant à faire du sport ou à simplement aller prendre l'air pour justement mieux apprécier la ville de Rimouski. Merci à Mélanie Simard, Joannie Ferland, Amandine Lapoussière, Amélie Sallon, Ahmed Toujani et Mathieu Ardyna. Vous avez tous et toutes eu un impact positif sur mon séjour à Rimouski et je vous en remercie grandement. On forme une excellente équipe de labo, n'est-ce pas Michel? Merci à tous les membres de mes équipes sportives : le Nordet, équipe

de soccer niveau A, les Foubrak, équipe de hockey cosom, l'Océano, équipe de soccer niveau B et l'Aga-dou-dou-dou, équipe de volley-ball.

Finalement, je remercie plusieurs organismes qui ont soutenu financièrement cette recherche, soit le Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie (CRSNG) du Canada, le Musée canadien de la nature (MCN), le ministère des Affaires indiennes et du Nord (AINC), l'Institut des sciences de la mer de Rimouski (ISMER) et Québec-Océan. Je tiens également à remercier l'équipage et tous les scientifiques à bord de l'*Amundsen* pour leur aide et leur soutien technique lors de la mission scientifique en mer de 2008.





## RÉSUMÉ

Ce mémoire traite des changements de la taxinomie et de l'écologie des algues de glace côtière et dérivante de la mer de Beaufort, à la lisière de la polynie du cap Bathurst en Arctique de l'Ouest. Le premier objectif de cette étude était de déterminer la variabilité spatio-temporelle de la biomasse, de l'abondance et de la composition taxinomique des algues à la base des glaces dérivante et côtière pendant la floraison printanière. Le second objectif était de déterminer le rôle des facteurs abiotiques sur la dynamique des algues de glace. Ce projet a été réalisé du 17 mars au 2 juin 2008 dans le cadre de l'Étude du chenal de séparation circumpolaire (Circumpolar Flaw Lead system study). Les concentrations maximales en chlorophylle *a* (chl *a*) et en abondance de protistes étaient respectivement de 102 mg m<sup>-2</sup> et de 20,7 × 10<sup>9</sup> cellules m<sup>-2</sup> dans les 3 cm inférieurs de la glace côtière, comparativement à 20,6 mg chl *a* m<sup>-2</sup> et à 6,2 × 10<sup>9</sup> cellules m<sup>-2</sup> dans la glace dérivante. La concentration maximale en nitrates des eaux de surface sous la glace côtière et la glace dérivante était respectivement de 11,9 µM et de 5,3 µM. De plus, les taux maximum potentiel d'accumulation nets du carbone algal étaient de 257 mg C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> pour la glace côtière et de 29 mg C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> pour la glace dérivante. Ces concentrations de chl *a*, d'abondance de protistes et de concentrations en nitrates sont trois fois supérieures à celles qui ont été mesurées au printemps 2004 dans la même zone d'étude. L'analyse de la composition taxinomique a permis de répertorier 45 espèces de protistes et 84 taxons dans la glace côtière et 73 espèces de protistes et 127 taxons dans la glace dérivante. Les diatomées pennales représentaient 60–92 % de l'abondance totale des protistes. La diatomée pennale *Nitzschia frigida* était l'espèce la plus abondante, contribuant entre 5 et 66 % de l'abondance totale des cellules. Le mélange des eaux de surface polaires avec les eaux intermédiaires d'origine Pacifique riches en nutriments pour l'ensemble du golfe Amundsen à l'automne 2007 ou des remontées d'eaux profondes induites par le vent près de la lisière de glace au sud de la polynie du cap Bathurst expliqueraient les augmentations de la biomasse chlorophyllienne et de l'abondance cellulaire dans la glace côtière par rapport à l'étude effectuée en 2004. Ces remontées d'eau en 2008 ont été intensifiées par la dominance de forts vents provenant du nord-est et d'une plus grande superficie d'eau libre de glace. Avec une fonte plus hâtive des glaces de mer de l'Arctique et une superficie accrue d'eau libre exposée aux vents sur le plateau continental, la fréquence d'événements de remontée d'eaux profondes riches en nutriments pourrait augmenter, favorisant ainsi la production d'algues de glace dans les zones côtières de l'Arctique au printemps et créer aux lisières de glace de nouvelles zones hautement productives.

Mots clés : Algues de glace, mer de Beaufort, upwelling, protistes, chlorophylle, biomasse algale, nutriments, eaux de surface



## ABSTRACT

In a study conducted in the Canadian Beaufort Sea between 17 March and 2 June 2008, we observed significantly higher bottom ice chlorophyll *a* (chl *a*) biomass and protist abundance along the southern landfast ice-edge of the Cape Bathurst polynya system with a maximum of 102 mg chl *a* m<sup>-2</sup> and 20.7 × 10<sup>9</sup> cells m<sup>-2</sup> in comparison to 20.6 mg chl *a* m<sup>-2</sup> and 6.2 × 10<sup>9</sup> cells m<sup>-2</sup> in the drifting ice. Before the melt period, the chl *a* biomass was generally dominated by large cells (>20 μm) and nanoalgae (2–20 μm) were always more abundant than picoalgae (<2 μm). Pennate diatoms made up 60–92 % of the total abundance of protists >4 μm, with *Nitzschia frigida* as the dominant species. During the study period, averaged net carbon potential accumulation rates were up to 257 mg m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> at the landfast ice stations and 29 mg m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> at the drifting ice stations. Bottom ice chl *a* biomass and protist cell abundance reached values three times higher than previously reported for Beaufort Sea landfast ice. The difference was attributed to an early formation of the landfast ice-edge relative to the region's sea ice climatology and strong easterly winds inducing nitrate-rich water upwelling along the ice-edge. With the current trends in shrinking and thinning Arctic sea ice cover, we anticipate an earlier formation of landfast ice-edges along the coastal Arctic Ocean, which will be exposed to enhanced wind regime. Providing that ice-edge wind-induced upwelling occurs, novel ice algal hotspots will be established throughout the coastal Arctic Ocean.

*Keywords* : Ice algal biomass, protists, Cape Bathurst polynya, upwelling, nutrient concentration, landfast ice, drifting ice



## *TABLE DES MATIÈRES*

AVANT-PROPOS.....	VII
RÉSUMÉ.....	XI
ABSTRACT.....	XIII
TABLE DES MATIÈRES.....	XV
LISTE DES TABLEAUX.....	XVII
LISTE DES FIGURES .....	XIX
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
Les milieux polaires.....	1
La formation de la glace de mer et son biotope.....	2
Les organismes colonisant la glace de mer.....	6
Les facteurs du milieu influençant le développement des algues de glace.....	8
Les polynies arctiques et le chenal de séparation circumpolaire .....	11
Les objectifs de la recherche .....	13
CHAPITRE 1 LA REMONTÉE DES EAUX FAVORISENT L'ACCUMULATION D'ALGUES DE GLACE: DÉVELOPPEMENT POTENTIEL DE NOUVELLES ZONES PRODUCTIVES .....	15
1.1 RÉSUMÉ EN FRANÇAIS.....	15
1.2 INTRODUCTION .....	17
1.3 MATERIALS AND METHODS.....	19
1.4 RESULTS.....	23
Physical and chemical characteristics .....	23
Chlorophyll <i>a</i> biomass.....	24

Protist abundance and diversity .....	24
Pico- and nanoalgae .....	38
<b>1.5 DISCUSSION</b> .....	<b>40</b>
Cell abundance and community composition .....	40
Ice algal biomass and potential accumulation.....	43
What is explaining the high ice algal biomass value at the landfast ice-edge zone in 2008?.....	45
Future studies and implications .....	49
<b>1.6 CONCLUSIONS</b> .....	<b>50</b>
<b>2. CONCLUSION GÉNÉRALE</b> .....	<b>51</b>
<b>RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES</b> .....	<b>55</b>

## *LISTE DES TABLEAUX*

- Table 1** : Physical, chemical and biological characteristics in landfast (F) and drifting (D) ice of the southeastern Canadian Beaufort Sea in spring 2008. Water temperature, salinity and nutrient concentrations were averaged through the surface mixed layer. Chlorophyll *a* (chl *a*) concentrations and protist (>4 µm) abundances (light microscopy) were measured in the 3-cm bottom ice. Bold *P*-values (paired sampled *t* test) indicate significant differences between drifting and landfast ice types; ns: not significant; na: no data. .... 26
- Table 2** : List of protists recorded under low snow cover (0–10 cm) in landfast and drifting bottom 0–3 cm ice horizons in the southeastern Canadian Beaufort Sea from 17 March to 28 May 2008. A: mean abundance ( $10^6$  cells  $m^{-2}$ );  $A_{max}$ : maximum abundance ( $10^6$  cells  $m^{-2}$ ); A (%): mean relative abundance (%); Occ.: number of samples in which the taxon occurred in percent (maximum of 3 and 9 samples for landfast ice and drifting ice, respectively); nd: taxon not detected. .... 31
- Table 3** : Historical environmental and biological data for the western Arctic Ocean. Chlorophyll *a* concentrations are measured for the 3 cm bottom ice sections in all studies, except for Chukchi and Beaufort seas where values are integrated through the whole ice core and included pheopigments. Nitrate concentrations were measured in the seawater underneath the ice cover. \*: vernal production rate estimated by Carmack et al. (2004) ; na: no data. .... 44





## ***LISTE DES FIGURES***

- Figure 1** : Variation de l'étendue des glaces de mer de l'Arctique en septembre entre 1979 et 2012. La droite indique une diminution de 12% de l'étendue des glaces par décennie (Tirée du site web du National Snow and Ice Data Center, NSIDC). ..... 3
- Figure 2** : Schéma présentant les principales textures et conditions de croissance de la glace de mer ainsi que les profils de température et de salinité dans la glace de première année (Tirée de Petrich et Eicken 2010). ..... 5
- Figure 3** : Schéma idéalisé présentant les diverses textures de la glace côtière en Arctique avec la position de la principale communauté d'algues de glace au printemps (Modifiée de Arrigo et al. 2010). ..... 7
- Figure 4** : Relations entre la concentration de la chlorophylle *a* (chl *a*) à la base de la glace et l'épaisseur de glace en fonction de l'épaisseur du couvert de neige (Tirée de Mundy et al. 2007). ..... 9
- Figure 5** : Sampling sites visited in spring 2008 during the Circumpolar Flaw Lead (CFL) system study in the southeastern Canadian Beaufort Sea. F and D denote landfast and drifting ice, respectively. Legend shows the water depth in meters. Stations D33 and D38 are not shown, being at the same position than stations D32 and D36, respectively. . ..... 21
- Figure 6** : Temporal variation of bottom ice fractionated chlorophyll *a* (chl *a*) concentrations in drifting and landfast ice stations in the southeastern Canadian Beaufort Sea during spring 2008. Landfast ice was sampled on 8, 13, 16, 20, 24 and 28 May, and 2 June. . ..... 28

- Figure 7 :** Temporal variations of bottom ice (a) chlorophyll *a* (chl *a*) concentration, (b) protist (>4 µm) abundance (light microscopy) and (c) relative abundance of different protist groups in drifting and landfast ice stations in the southeastern Canadian Beaufort Sea during spring 2008. In (a) and (b), average values and standard deviation are presented, and calculations of net estimated algal growth rates ( $r_n$ ) assume that chl *a* concentration and protist abundance were zero on 17 March in landfast ice. ....30
- Figure 8 :** Temporal variation of bottom ice eukaryotic picoalgae (0.2–2 µm) and eukaryotic nanoalgae (2–20 µm) in drifting and landfast ice stations in the southeastern Canadian Beaufort Sea during spring 2008. Landfast ice was sampled on 8, 20, 24 and 28 May, and 2 June. ....39
- Figure 9 :** Monthly wind roses from March to May 2008 showing the wind velocity and frequency, and a feather plot of hourly averaged wind vectors obtained from the Cape Parry meteorological station (Northwest Territories, Canada). Satellite images of the western Arctic within a month time showing Amundsen Gulf (AG), Beaufort Sea (BS), Banks Island (BI) and Franklin Bay (FB), and highlighting the ice retreat that forms the Cape Bathurst polynya obtained from the Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer (MODIS) aboard NASA's Terra satellite (<http://rapidfire.sci.gsfc.nasa.gov/>). ....48

## *INTRODUCTION GÉNÉRALE*

### **Les milieux polaires**

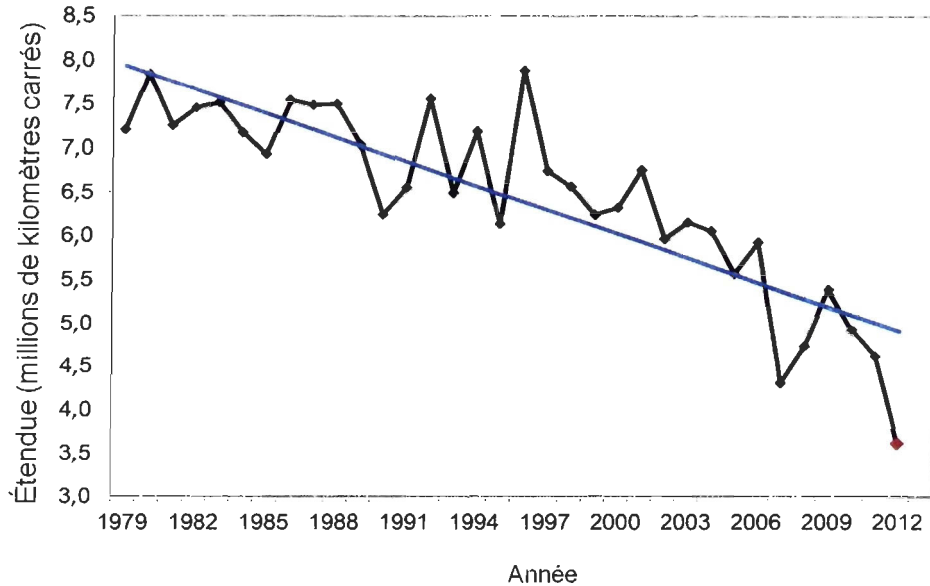
Les écosystèmes Arctique et Antarctique sont très importants pour le maintien du climat planétaire vu leur capacité à réfléchir la lumière, mais relativement peu étudiés compte tenu de la rudesse du climat et de la difficulté de l'échantillonnage en hiver. Ces régions polaires sont principalement caractérisées par la présence de glace annuelle et pluriannuelle (notamment dans l'Arctique pour cette dernière), contribuant ainsi à jouer un rôle important dans la circulation globale océanique et la régulation du climat planétaire. En hiver, l'étendue maximale de la glace de mer peut atteindre 7 % de la superficie totale de la Terre, ce qui en fait l'un des plus grands biomes de la planète (Dieckmann et Hellmer 2010). L'étendue maximale des glaces de mer de l'Arctique varie de  $15,7 \times 10^6 \text{ km}^2$  en mars à  $3,41 \times 10^6 \text{ km}^2$  en septembre (Dieckmann et Hellmer 2010, NSIDC 2012). Au début du printemps, moins de 50 % de cette étendue est composée de glace de première année d'une épaisseur moyenne généralement inférieure à 2 m (Dieckmann et Hellmer 2010). En Antarctique, l'étendue du couvert de glace varie de  $18,8 \times 10^6 \text{ km}^2$  en septembre à  $3,6 \times 10^6 \text{ km}^2$  en février. La glace de première année y est dominante dans une proportion supérieure à 80 % avec une épaisseur moyenne de 0,5 m (Wadhams 2000).

Au cours des dernières décennies, le climat de notre planète a été mis à rude épreuve avec l'augmentation de la population mondiale, la production de gaz à effets de serre et le réchauffement global. Les régions polaires demeurent très sensibles aux variations de la température. La température de l'océan Arctique a augmenté de  $0,7^\circ\text{C}$  depuis le début des années 1950 (Hassol 2004), favorisant un amincissement (Serreze et al. 2007, Haas et al. 2008) et une diminution de l'étendue des glaces de mer (Comiso 2002, Comiso et al. 2008).

Selon les images-satellite, la diminution de l'étendue minimale des glaces a varié entre 9 et 10 % par décennie entre 1979 et 2006 (Comiso 2002, Stroeve et al. 2007). D'ici 2100, la modélisation du climat prédit que la température atmosphérique de l'Arctique aura augmenté de 4 à 7°C, favorisant un océan libre de glace en été et conduisant par le fait même à un changement majeur de l'écosystème marin (ACIA 2005, Holland et al. 2006). Un modèle récent prévoit d'ailleurs la disparition quasi complète des glaces pluriannuelles de l'Arctique d'ici 2040 (Holland et al. 2006, Kerr 2007). Le mois de septembre 2007 a enregistré la plus faible étendue de la couverture de glace de l'Arctique avec  $4,12 \times 10^6$  km<sup>2</sup>, abaissant ainsi de 24 % l'ancienne valeur minimale de 2005 (Comiso et al. 2008) (Figure 1). Un nouveau record a été établi en septembre 2012 avec une étendue de  $3,41 \times 10^6$  km<sup>2</sup> (Figure 1). Cette diminution du couvert de glace pourrait affecter le climat atmosphérique et les différents écosystèmes de l'océan Arctique, causant l'augmentation de température des océans via l'absorption des rayons solaires (NSIDC 2012).

### **La formation de la glace de mer et son biotope**

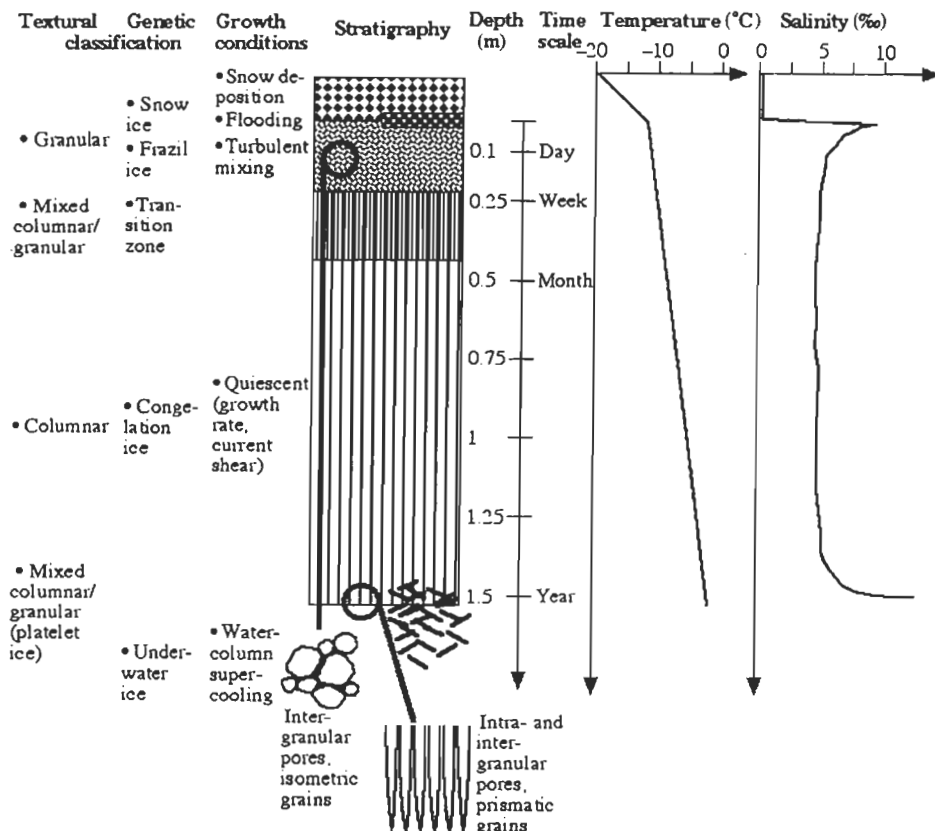
La glace de première année de l'océan Arctique se forme généralement en octobre pour atteindre une épaisseur maximale d'environ 2 m au début du printemps. À l'automne, les cristaux de glace se forment dans la colonne d'eau lorsque la température diminue sous le point de congélation, soit autour de  $-1,86^{\circ}\text{C}$ . Ensuite, ces cristaux remontent vers la surface, ce qui favorise la consolidation de nouvelle glace (Petrich et Eicken 2010). Lors de sa formation, la glace de mer emprisonne différentes particules et molécules, comme les ions, les sels (ou saumure) et les gaz, ce qui influence la structure et les propriétés de la glace de mer (Weeks et Ackley 1982).



**Figure 1** : Variation de l'étendue des glaces de mer de l'Arctique en septembre entre 1979 et 2012. La droite indique une diminution de 12 % de l'étendue des glaces par décennie (Tirée du site web du National Snow and Ice Data Center, NSIDC).

À l'automne, une glace de texture granuleuse se forme ayant une épaisseur d'environ 5 cm (Petrich et Eicken 2010) (Figure 2). Cette glace est habituellement caractérisée par la présence de cristaux de formes diverses et d'orientation aléatoire. Lorsque la glace épaisse, les cristaux s'alignent verticalement et forment une texture uniforme dénommée glace colonnaire, ou *columnar ice* en anglais (Figure 2). À la base de cette couche de glace se forme l'interface lamellaire, ou *lamellar interface* en anglais, correspondant à une couche de glace très poreuse ayant une température tout juste sous le point de congélation de l'eau de mer. Cette couche dite squelettique, ou *skeletal layer* en anglais, possède des caractéristiques stables assurant le développement d'une importante concentration d'algues microscopiques à la base de la glace de mer (Figure 2).

Lors de la formation de la glace de mer en automne, les eaux de surface ne foisonnent pas tellement en cellules phytoplanctoniques provenant des floraisons antérieures. Toutefois, des cellules autotrophes et hétérotrophes encore présentes dans les eaux superficielles sont emprisonnées dans la glace de mer lors de sa formation (Riedel et al. 2007a, Róžańska et al. 2008). Les protistes de plus grande taille ( $\geq 4 \mu\text{m}$ ) sont plus facilement incorporés dans la glace de mer que les cellules picophytoplanctoniques (Riedel et al. 2007a, Róžańska et al. 2008). L'incorporation de cellules continue durant la période hivernale (Niemi et al. 2011). À la fin de l'hiver et au début du printemps, l'augmentation saisonnière de l'irradiance favorise le développement d'une communauté d'algues dans la couche squelettique à la base de la glace. Les échanges de nutriments entre les eaux de surface et la couche inférieure de la glace permettent le développement et l'accumulation des algues dans les centimètres inférieurs de la glace de mer (Cota et al. 1991, Michel et al. 1996).



**Figure 2** : Schéma présentant les principales textures et conditions de croissance de la glace de mer ainsi que les profils de température et de salinité dans la glace de première année (Tirée de Petrich et Eicken 2010).

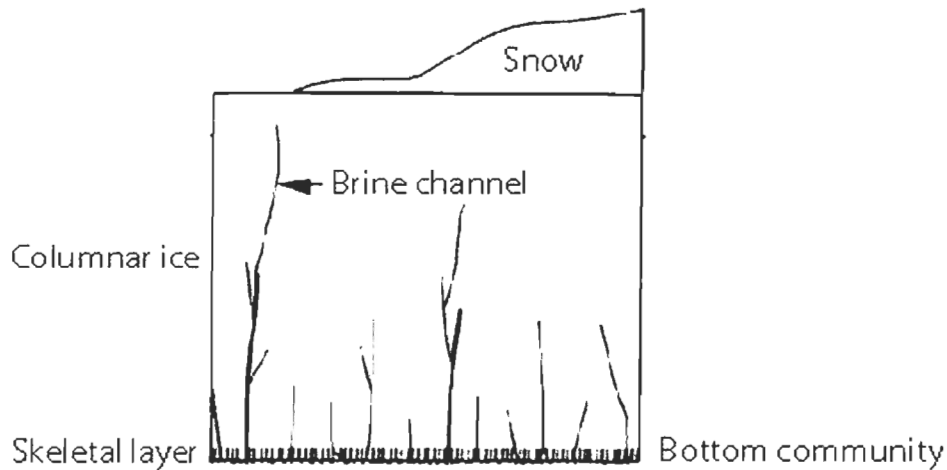
L'épaisseur de la section colonisée par les algues est restreinte par la vitesse de formation de la glace de mer (Lavoie et al. 2005) et par le réseau de capillaires et de pochettes à saumure. Une communauté peut également se former à l'intérieur de la glace de mer. Toutefois, les conditions extrêmes retrouvées à l'intérieur de la glace (salinité de la saumure très élevée (Gleitz et al. 1995) et températures froides à certains niveaux) ne sont pas favorables au développement des algues (Arrigo et Sullivan 1992). La communauté de surface est généralement liée aux épisodes d'infiltration d'eaux de



surface à l'interface neige–glace (Fritsen et al. 1998). Toutefois, ces épisodes sont rares dans l'océan Arctique comparativement à l'Antarctique où entre 15 et 30 % de la glace dérivante subit de telles infiltrations (Wadhams et al. 1987).

### **Les organismes colonisant la glace de mer**

La glace de mer est un habitat favorable au développement des virus (Maranger et al. 1994), des bactéries hétérotrophes (Mathot et al. 1991), des algues unicellulaires (Horner et Schrader 1982, Rózańska et al. 2008, 2009), des protozoaires flagellés et ciliés (Gradinger et al. 1991, Sime-Ngando et al. 1997) et des métazoaires (Tanimura et al. 1996, Nozais et al. 2001). La floraison précoce des algues de glace par rapport à celle du phytoplancton peut prolonger ainsi jusqu'à trois mois la production algale dans les régions arctiques (Cota et al. 1991, Haecky et al. 1998).



**Figure 3 :** Schéma idéalisé présentant les diverses textures de la glace côtière en Arctique avec la position de la principale communauté d'algues de glace au printemps (Modifiée de Arrigo et al. 2010).

Les communautés d'algues de glace se composent de picoalgues ( $<2\ \mu\text{m}$ ), de nanoalgues ( $2\text{--}20\ \mu\text{m}$ ) et de microalgues ( $>20\ \mu\text{m}$ ), et elles peuvent contribuer entre 10 et 57 % de la production primaire annuelle de l'océan Arctique (Legendre et al. 1992, Gosselin et al. 1997). Ces communautés d'algues de glace sont composées majoritairement de diatomées, de flagellés et de dinoflagellés. Les diatomées sont des eucaryotes unicellulaires très abondants dans les glaces de mer et fort bien connues depuis la moitié du XIX<sup>e</sup> siècle. Depuis les toutes premières études taxinomiques (Ehrenberg 1841, Cleve 1873) et écologiques (Apollonio 1961) qui ont porté sur les glaces de mer de l'Arctique, nos connaissances sur les écosystèmes polaires arctiques se sont accrues. En Arctique, les communautés d'algues qui se développent à la base de la glace de mer sont principalement représentées par des diatomées appartenant surtout à deux familles : les Naviculaceae et les Bacillariaceae (Poulin 1990). Cependant, la prépondérance de certaines espèces de

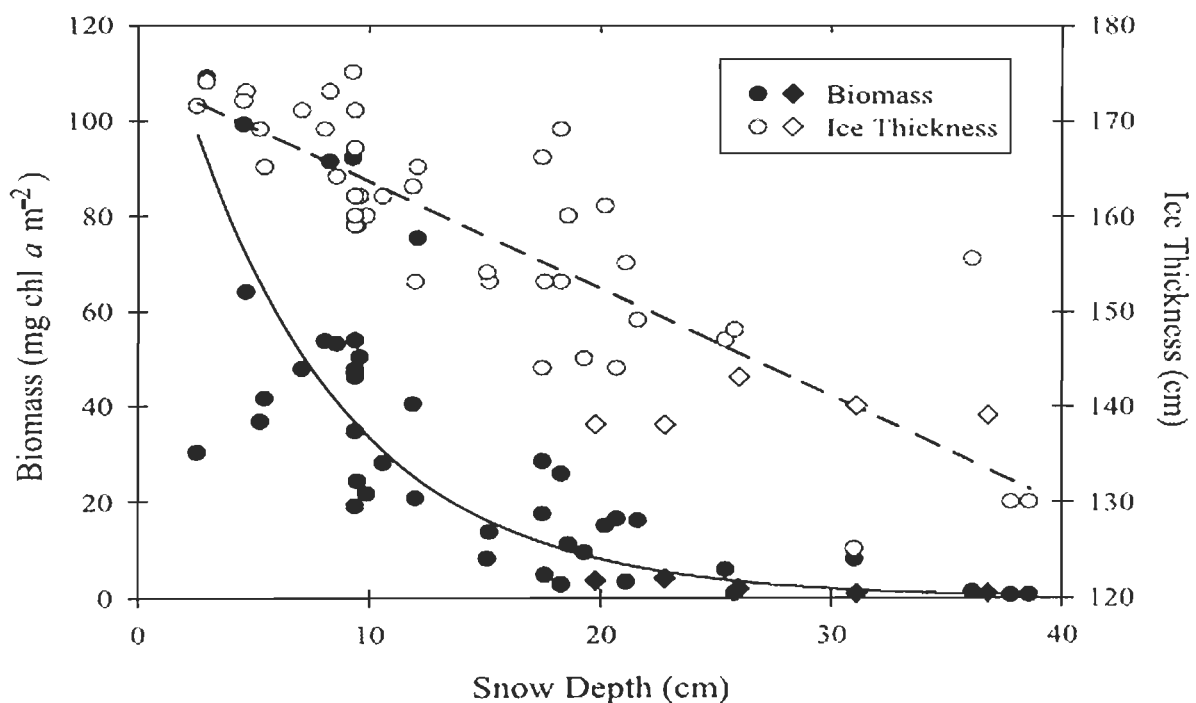
diatomées dans les glaces de mer arctique varie d'une région à une autre. Par exemple, les communautés d'algues sympagiques, celles qui vivent en association avec les glaces de mer, de Barrow au sud-ouest de la mer de Beaufort en Alaska sont principalement composées de *Nitzschia frigida*, *Navicula transitans*, *Cylindrotheca closterium* et *Entomoneis* spp. (Horner 1985). Dans la baie de Franklin, au sud-est de la mer de Beaufort, les espèces de diatomées pennales dominantes sont *Nitzschia frigida*, *Navicula* sp. 6 (voisine morphologiquement de *Navicula vanhoeffenii*), *Nitzschia promare* et *Navicula pelagica* (Rózańska et al. 2009). Par contre, dans les glaces côtière et dérivante de la polynie des Eaux du Nord en Arctique de l'Est, les diatomées coloniales suivantes prédominent : *Nitzschia frigida*, *Fragilariopsis cylindrus* / *Fragilariopsis oceanica*, *Fossula arctica* et *Navicula pelagica* (Simard 2003). Toutefois, peu d'études ont comparé la biomasse, l'abondance et la composition taxinomique des algues et autres protistes entre les glaces dérivante et côtière et traité du rôle des facteurs du milieu sur le développement de ces organismes dans ces deux habitats contrastés.

### **Les facteurs du milieu influençant le développement des algues de glace**

Le développement des algues de glace est contrôlé par un ensemble de variables environnementales comme la lumière, les nutriments, l'espace disponible (i.e., la porosité de la glace), le broutage et les processus reliés à la fonte de la glace (Lavoie et al. 2005). Horner et Schrader (1982) ainsi que Gosselin et al. (1985) ont clairement démontré que la biomasse des algues commence à s'accumuler à la base de la glace au printemps lorsque l'irradiance à l'interface glace-eau atteint entre 2 et 8  $\mu\text{moles photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Rózańska et al. (2009) ont observé ce même phénomène à la fin de l'hiver dans la baie de Franklin. Au-delà de ces valeurs, les algues répondent à une augmentation saisonnière de l'intensité lumineuse en modifiant leurs propriétés photosynthétiques (Gosselin et al. 1985, 1990, Michel et al. 1988, Cota et Horne 1989). Toutefois vers la fin du printemps, une intensité

lumineuse trop élevée peut nuire au développement de certaines espèces sciaphiles à la base de la glace, car elles sont alors photoinhibées (Michel et al. 1988).

La couverture de neige joue un rôle important dans la transmission de la lumière à la base de la glace. La neige contrôle le climat planétaire en réfléchissant les rayons lumineux grâce à son albédo élevé, gouvernant par le fait même la température atmosphérique (Mundy et al. 2007). La neige permet également de contrôler les flux de chaleur entre l'océan et l'atmosphère. Un couvert de neige épais diminue le taux de croissance de la glace et réfléchit plus d'énergie solaire, et vice-versa, affectant par le fait même la biomasse des algues colonisant la base de la glace (Gosselin et al. 1986, Mundy et al. 2007) (Figure 4).



**Figure 4** : Relations entre la concentration de la chlorophylle *a* (chl *a*) à la base de la glace et l'épaisseur de glace en fonction de l'épaisseur du couvert de neige (Tirée de Mundy et al. 2007).

En plus de la lumière atteignant les niveaux inférieurs de la glace de mer, les apports en éléments nutritifs sont aussi très importants dans le développement des algues sympagiques (Gosselin et al. 1985, 1990, Smith et al. 1997). Au début de la période de croissance, les algues de glace sont limitées par la lumière et, à mesure que la saison progresse, elles deviennent limitées en éléments nutritifs (Gosselin et al. 1990, Lavoie et al. 2005, Pogson et al. 2011). Le silicium et l'azote dissous sont deux nutriments qui peuvent limiter la croissance des algues de glace dans l'Arctique canadien (Cota et al. 1990, Gosselin et al. 1990, Smith et al. 1990). Une forte stratification de la colonne d'eau sous la glace de mer réduit les apports de nutriments de la couche profonde vers les eaux de surface. Sous les grandes étendues de glace, le cisaillement, la marée et les ondes internes peuvent réapprovisionner périodiquement la couche de surface en nutriments (Gosselin et al. 1985, Cota et al. 1991). À la lisière de la glace, des remontées d'eau profonde peuvent survenir sous l'action de vents forts dominants et continus s'exerçant sur une assez grande superficie d'eau libre de glace (Buckley et al. 1979), comme dans une polynie ou une zone marginale de glace (Mundy et al. 2009, Tremblay et al. 2011).

La croissance algale peut aussi être limitée par la disponibilité de l'espace dans le réseau de capillaires et de pochettes à saumure qui caractérise la couche squelettique de la glace de mer. Lors de la fonte de la neige et de la glace, la percolation qui se produit à travers la colonne de glace favorise la libération des algues de glace dans la colonne d'eau (Michel et al. 1996, Fortier et al. 2002, Ralph et al. 2007).

Le broutage des algues par les protozoaires flagellés et ciliés (Sime-Ngando et al. 1997), les dinoflagellés hétérotrophes (Michel et al. 2002), les copépodes planctoniques (Falk-Petersen et al. 2009) et la méiofaune (Nozais et al. 2001) influence également la dynamique algale. Cette source de nourriture est importante pour les brouteurs pélagiques,

surtout lorsque l'océan est couvert de glace, devenant alors la principale ressource alimentaire disponible (Runge et Ingram 1988). Étant donné que la floraison des algues de glace devance la floraison du phytoplancton, les brouteurs ont donc accès plus tôt à une abondante source de nourriture, favorisant ainsi le développement des niveaux trophiques supérieurs de la colonne d'eau. La sédimentation des algues de glace peut également être très importante pour les organismes benthiques. La consommation des algues provenant de la glace ainsi que l'augmentation de la disponibilité de l'oxygène, via la bioturbation, accroît le taux de respiration de la faune épibenthique (Renaud et al. 2007).

### **Les polynies arctiques et le chenal de séparation circumpolaire**

En plus de l'omniprésence des glaces de mer caractérisant les régions polaires, on y retrouve en hiver ou au printemps des zones d'eaux libres entourées de glace de mer qui se forment d'une année à l'autre au même endroit, dénommées polynies (Stirling 1997). Dans l'océan Arctique, la zone libre de glace située entre le pack arctique et la glace côtière se nomme chenal de séparation. Compte tenu de la forte productivité biologique des polynies, ces zones sont souvent qualifiées d'oasis arctiques. On dénombre une soixantaine de polynies dans l'hémisphère Nord (Smith et Barber 2007), dont quelques-unes fort bien connues comme la polynie Northeast Water au nord-est du Groenland (Pesant et al. 1996), la polynie des Eaux du Nord entre le Groenland et l'île d'Ellesmere (Michel et al. 2002) et la polynie de l'île Saint-Laurent dans la mer de Béring (Springer et al. 1996). Il y a aussi celle qui nous préoccupe ici à savoir la polynie du cap Bathurst qui est située dans le golfe Amundsen à quelque 150 km à l'est de l'embouchure du fleuve Mackenzie en mer de Beaufort (Smith et Barber 2007). Cette polynie fait également partie du système de chenal de séparation circumpolaire présent dans l'hémisphère Nord (Arrigo et van Dijken 2004). Cet écosystème particulier joue un rôle primordial dans la dynamique de la glace de mer

arctique et procure un habitat favorable au printemps à d'importantes populations d'oiseaux et de mammifères marins (Dickson et Gilchrist 2002).

Les eaux de la polynie du cap Bathurst ont une hydrographie assez particulière représentée par trois différentes masses d'eau en hiver (Carmack et al. 2004). Les eaux de surface polaires, généralement pauvres en nutriments, sont caractérisées par une température et une salinité inférieures à celles de la couche intermédiaire d'origine Pacifique. Cette masse d'eau intermédiaire est froide (*ca.*  $-1,5^{\circ}\text{C}$ ), salée (*ca.*  $\sim 33$ ) et très riche en nutriments, avec des concentrations en nitrate, phosphate et acide silicique atteignant respectivement 15, 2 et  $30\ \mu\text{M}$  (Carmack et al. 2004). Quant à la couche d'eau plus profonde d'origine Atlantique, elle présente une température ( $-0,9$  à  $2,3^{\circ}\text{C}$ ) et une salinité (34,8 à 34,9) plus élevées que celles des masses d'eau supérieures (McLaughlin et al. 2002). En hiver, le couvert de glace de mer empêche le vent de mélanger la couche de surface polaire avec les eaux intermédiaires d'origine Pacifique (Carmack et al. 2004, Tremblay et al. 2008). Au printemps et à l'été, des événements d'upwelling peuvent survenir grâce à la bathymétrie abrupte du plateau continental de la mer de Beaufort et aux forts vents dominants (Williams et Carmack 2008). Ces événements permettent de transporter des eaux d'origine Pacifique riches en nutriments vers la surface, intensifiant d'autant plus la floraison phytoplanctonique à la lisière des glaces côtières du golfe Amundsen (Mundy et al. 2009).

Plusieurs travaux ont été menés à l'automne 2003 ainsi qu'à l'hiver et au printemps 2004 sur la dynamique des bactéries hétérotrophes et des protistes autotrophes et hétérotrophes de la glace de mer sur le plateau du Mackenzie, le golfe Amundsen et la baie de Franklin lors du projet, *Étude des échanges sur le plateau arctique canadien / Canadian Arctic Shelf Exchange Study (CASES)* (Riedel et al. 2006, 2007a, b, 2008, Juul-Pedersen et al. 2008, Róžańska et al. 2008, 2009). Dans le cadre du programme de recherche, *Étude du*

*chenal de séparation circumpolaire / Circumpolar Flaw Lead (CFL) system study*, de l'Année polaire internationale 2007–2008, la présente étude a porté sur la dynamique des algues de glace dérivante de la polynie du cap Bathurst et de la glace côtière située à la lisière sud de cette polynie entre le 17 mars et le 2 juin 2008.

### **Les objectifs de la recherche**

La présente étude porte sur la dynamique des algues se développant dans l'horizon inférieur de la glace de mer dans le chenal de séparation et à la lisière des glaces côtières dans le secteur canadien de la mer de Beaufort pendant la floraison printanière. Les objectifs de ce travail sont : (1) de décrire la variabilité spatio-temporelle de la biomasse, de l'abondance et de la composition taxinomique des algues de la glace dérivante et côtière, et (2) d'évaluer l'influence des facteurs du milieu sur la dynamique printanière de ces algues.





## CHAPITRE 1

### LA REMONTÉE DES EAUX FAVORISENT L'ACCUMULATION D'ALGUES DE GLACE: DÉVELOPPEMENT POTENTIEL DE NOUVELLES ZONES PRODUCTIVES

#### 1.1 RÉSUMÉ EN FRANÇAIS

Lors de notre recherche dans la mer de Beaufort qui eut lieu du 17 mars au 2 juin 2008, nous avons observé des concentrations élevées de chlorophylle *a* (chl *a*) et d'abondance de protistes, avec des valeurs maximales étant respectivement de 102 mg m<sup>-2</sup> et de 20,7 × 10<sup>9</sup> cellules m<sup>-2</sup> dans les 3 cm inférieurs de la glace côtière, comparativement à 20,6 mg chl *a* m<sup>-2</sup> et à 6,2 × 10<sup>9</sup> cellules m<sup>-2</sup> dans la glace dérivante. Ces concentrations de chl *a*, d'abondance de protistes et de concentrations en nitrates sont trois fois supérieures à celles qui ont été mesurées au printemps 2004 dans la même zone d'étude. L'analyse de la composition taxinomique a permis de répertorier 45 espèces de protistes et 84 taxons dans la glace côtière et 73 espèces de protistes et 127 taxons dans la glace dérivante. Les diatomées pennales représentaient 60–92 % de l'abondance totale des protistes. La diatomée pennale *Nitzschia frigida* était l'espèce la plus abondante, contribuant entre 5 et 66 % de l'abondance totale des cellules. Le mélange des eaux de surface polaires avec les eaux intermédiaires d'origine Pacifique riches en nutriments pour l'ensemble du golfe Amundsen à l'automne 2007 ou des remontées d'eaux profondes induites par le vent près de la lisière de glace au sud de la polynie du cap Bathurst expliqueraient les augmentations de la biomasse chlorophyllienne et de l'abondance cellulaire dans la glace côtière par rapport à l'étude effectuée en 2004. Ces remontées d'eau en 2008 ont été intensifiées par la dominance de forts vents provenant du nord-est et d'une plus grande superficie d'eau libre de glace. Avec une fonte plus hâtive des glaces de mer de l'Arctique et une superficie accrue d'eau libre exposée aux vents sur le plateau continental, la fréquence d'événements de remontée d'eaux profondes riches en nutriments pourrait augmenter, favorisant ainsi la production d'algues de glace dans les zones côtières de l'Arctique au printemps et créer aux lisières de glace de nouvelles zones hautement productives.



## **1.2 UPWELLING ENHANCED ICE ALGAL ACCUMULATION: POTENTIAL FOR DEVELOPMENT OF NEW BIOLOGICAL HOTSPOTS**

### **INTRODUCTION**

The Arctic sea ice environment has been rapidly changing in recent years, with the pronounced decrease of the minimum summer sea ice extent between 2005 and 2012 (Stroeve et al. 2007, Comiso et al. 2008, NSIDC 2012) and significant reduction in Arctic sea ice thickness since 2001 (Haas et al. 2008). Furthermore, models are predicting the disappearance of summer sea ice in the Arctic by 2040 (Holland et al. 2006).

Sea ice offers a favourable habitat for microorganisms such as heterotrophic bacteria, unicellular algae, ciliate and flagellate protozoans, and metazoans (Horner et al. 1992). Ice algae have been estimated to contribute 10 to 57% of annual primary production in the Arctic (Legendre et al. 1992, Gosselin et al. 1997). However, their ecological role as an early, high-energy food source in the Arctic ice-associated ecosystem may far outweigh their relative contribution to total production (Legendre et al. 1992). During the winter–spring transition, photosynthetic and heterotrophic protists are highly concentrated in the bottommost centimetres of Arctic first-year sea ice (Cota et al. 1991), where access to light transmitted through the snow and ice cover and nutrients from the underlying surface water control primary production. Furthermore, habitat space has been suggested to be a limiting factor on ice algal growth and accumulation (Krembs et al. 2002).

Recent increases in stratification strength of polar surface waters, linked to climate warming processes, have been shown to benefit small phytoplankton cells over large due to decreased upper ocean nutrient supply (Li et al. 2009). As the magnitude of the ice algal spring bloom in the Arctic Ocean is limited by the amount of nutrients available in the surface layer at the end of the winter (Lavoie et al. 2005, Róžańska et al. 2009), the decrease in surface nutrient supply can be expected to decrease total ice algal production over the Arctic. However, a longer and more extended ice-free Arctic Ocean will favour increased atmosphere–ocean coupling, enhancing water column mixing processes. More nutrients may then become available in surface waters and contribute to increase primary production, particularly along coastal regions (Carmack & Chapman 2003, Williams & Carmack 2008) and ice-edges where upwelling processes can bring nutrient-rich waters from depth to the surface (Mundy et al. 2009, Tremblay et al. 2011). Nonetheless, the effects of climate change on ice algal production are still unknown.

As part of the Circumpolar Flaw Lead (CFL) system study, sea ice algal communities were investigated in the flaw lead and at the landfast ice-edge of the Canadian Beaufort Sea in spring 2008. We examined the role of environmental factors on the spatio-temporal variability in the biomass, abundance and taxonomic composition of bottom ice algae in the pack ice within the flaw lead system and the landfast ice along its ice-edge.

### 1.3 MATERIAL AND METHODS

This study was conducted on first-year drifting and landfast ice in the southeastern Canadian Beaufort Sea (Figure 1) from 17 March to 2 June 2008 on board the Canadian research icebreaker CCGS *Amundsen*. Hourly wind speed and direction were obtained using an RM-Young anemometer from the Cape Parry meteorological station (70°10.2' N, 124° 43.2' W).

Every three days if possible, four to eight ice cores were collected with a Mark II ice corer (9 cm internal diameter, Kovacs Enterprises) under low snow cover (<10 cm) sites. The bottom 0–3 cm of each ice core were cut with a stainless steel saw and kept in isothermal jugs for subsequent analyses in the ship's laboratory. Snow depth, ice thickness and downwelling incident and sub-ice photosynthetically active radiation (PAR, 400–700 nm; Li-Cor 2  $\pi$  sensors LI-190SA and LI-192SA, respectively) were measured at each site.

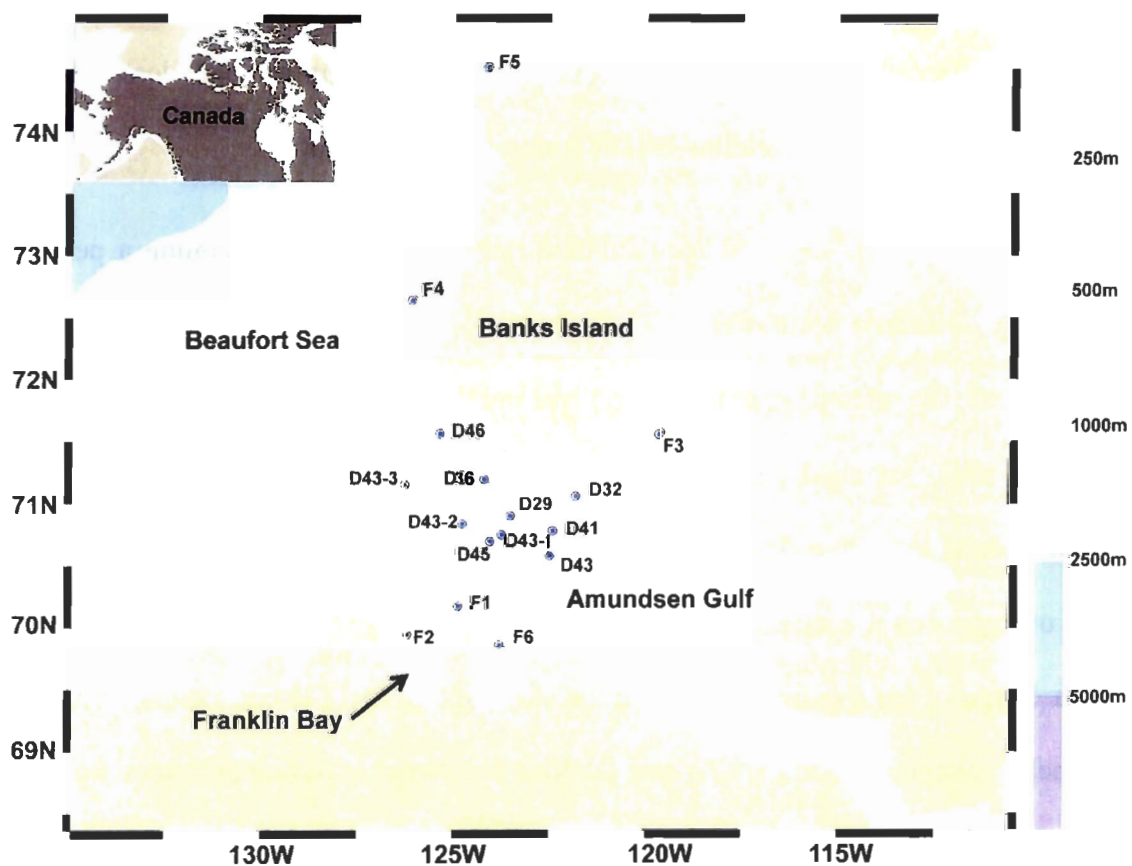
Water samples were then collected underneath the ice cover at 0, 2, 5 and 7 m with an electric submersible pump (12 volt standard engineered plastic pump, model Cyclone, Proactive Environmental Products) connected to a Tygon tube for the determination of salinity and nutrient concentrations. To complete the vertical profiles, additional water samples for nutrient determination were collected at 4–8 depths from 10 to 100 m through the ship's moonpool with a rosette sampler equipped with 12-l Niskin-type bottles (OceanTest Equipment) and a Sea-Bird 911plus CTD (conductivity, temperature, depth) probe. Mixed

layer depths (under 100 m) were determined using a split-and-merge method (Thomson & Fine 2003).

In the ship's laboratory, ice cores were melted in 100 m seawater filtered through 0.2  $\mu\text{m}$  polycarbonate membrane in order to minimize osmotic stress to ice protists (Garrison & Buck 1986). Duplicate melted ice subsamples for the determination of chlorophyll (chl) *a* were filtered onto Whatman GF/F glass fiber filters. Concentrations of chl *a* were measured using a Turner Designs 10-AU fluorometer after 18-h extraction in 10 ml of 90% acetone at 5°C in the dark (Parsons et al. 1984). Subsamples for particulate organic carbon (POC) were filtered onto pre-combusted Whatman GF/F filters, dried at 60°C for 24 h and later analyzed with a Costech ECS 4010 CHN analyzer (Knap et al. 1996).

Subsamples were pre-screened on a 40  $\mu\text{m}$  nylon cell strainer and fixed with 0.1% final concentration glutaraldehyde for the determination of picoalgae (<2  $\mu\text{m}$ ) and nanoalgae (2–20  $\mu\text{m}$ ) abundance (Marie et al. 2005), stored in liquid nitrogen on board the ship and kept frozen at –80°C until analysis. Samples were analyzed using an EPICS ALTRA flow cytometer (Beckman Coulter), as described in Tremblay et al. (2009). For the identification and enumeration of protist cells  $\geq 4 \mu\text{m}$ , melted ice subsamples were preserved with acidic Lugol's solution (Parsons et al. 1984). Cells were identified to the lowest possible taxonomic rank and enumerated under an inverted microscope (WILD Heerbrugg) equipped with phase contrast optics (Lund et al. 1958). A minimum of 400 cells was counted in each settling chamber, except for two low abundance samples in March where 280 and 261 cells were counted. The following references were used for ice protist identification: Poulin & Cardinal

(1982a, b, 1983), Medlin & Hasle (1990), Medlin & Priddle (1990), Poulin (1990, 1993), Thomsen (1992), Hasle & Syvertsen (1997) and von Quillfeldt (1997).



**Figure 5:** Sampling sites visited in spring 2008 during the Circumpolar Flaw Lead (CFL) system study in the southeastern Canadian Beaufort Sea. F and D denote landfast and drifting ice, respectively. Legend shows the water depth in meters. Stations D33 and D38 are not shown, being at the same position than stations D32 and D36, respectively.



Water samples for nitrate plus nitrite ( $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$ ), nitrite ( $\text{NO}_2^-$ ), phosphate ( $\text{PO}_4^{3-}$ ) and silicic acid ( $\text{Si}(\text{OH})_4$ ) determination were filtered on pre-combusted Whatman GF/F filters and the filtrate was immediately frozen at  $-80^\circ\text{C}$  in 15 ml acid-cleaned polypropylene centrifuge tubes for later analysis with a nutrient autoanalyser 3 (Bran and Luebbe) with routine methods adapted from Grasshoff et al. (1999). Salinities of the water collected with the pump were determined with a Guildline 8400B Autosol Lab salinometer.

For both ice types, ice algal accumulation rate was estimated assuming a period of exponential algal biomass accumulation in the bottom ice (see Figure 3). To calculate the accumulation rate, the inferred growth rate ( $r_n$ ) was multiplied by the mean chl *a* biomass and the POC:chl *a* ratio. Ice algal growth rates were inferred from a model I linear regression between the natural logarithm ( $\ln$ ) of bottom ice chl *a* biomass (or total cell abundance) over the period of exponential accumulation, defined as the vernal growth period. The POC:chl *a* ratio for each type of ice was estimated from the slope of a model I linear regression between POC and chl *a* concentrations. Drifting and landfast ice vernal accumulation rates were then estimated as the product of the daily accumulation rate and the duration of the defined growth season, i.e. 49 days and 52 days, respectively. Paired sampled *t* test was performed for comparison of two mean values.

## 1.4 RESULTS

### Physical and chemical characteristics

During the 2008 vernal season, snow depth and ice thickness ranged from 0 to 10 cm and from 84 to 180 cm, respectively, and were not significantly different between the landfast and drifting ice stations (Table 1). The incident irradiance varied between 727 and 1487  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  and was not significantly different between the two ice types, reaching maximum values in May and June, paralleling the midnight sun.

The average temperature ( $-1.78^\circ\text{C}$ ) and salinity (32.9) of the surface mixed layer underneath the landfast ice were significantly colder and saltier than the values from the drifting ice stations ( $-1.72^\circ\text{C}$  and 31.8) during the pre-bloom (before 11 April) and bloom (19 April to 16 May) periods (Table 1). Water temperature started to increase at the end of May, whereas water salinity decreased during the same period, as a result of ice melting from higher air and water temperatures (post-bloom period after 20 May).

Averaged  $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{PO}_4^{3-}$  and  $\text{Si(OH)}_4$  concentrations over the surface mixed layer, ranging from 16 m to 68 m (data not shown), were about three times higher under the landfast ice than under the drifting ice (Table 1). The highest nutrient concentrations were recorded at the landfast ice stations F1, F2 and F2-1, with two times higher concentrations than at drifting ice

stations sampled three days earlier. However, nutrient concentrations decreased rapidly afterwards, with values four times lower at the end of May.

### **Chlorophyll *a* biomass**

During the first half of May, the bottom ice chl *a* biomass and protist abundance were significantly higher along the landfast ice than the values recorded in the drifting ice (Table 1). Bottom ice chl *a* biomasses ranged from 0.02 to 102 mg m<sup>-2</sup> in landfast ice against 0.29 to 20.6 mg m<sup>-2</sup> in drifting ice (Table 1). In March, chl *a* biomass was low (<10 mg m<sup>-2</sup>) up to the beginning of May in drifting ice, but reached a maximum value of 102 mg m<sup>-2</sup> in landfast ice. During the bloom, most of the chlorophyll *a* was contained in cells >20 µm in size, with values higher than 50 mg chl *a* m<sup>-2</sup>. The biomass of cells <5 µm in size reached a maximum value of 20 mg chl *a* m<sup>-2</sup> for the same period (Figure 2). After 16 May, chl *a* biomass was less than 2 mg m<sup>-2</sup> in both landfast and drifting ice as a response to melting processes.

### **Protist abundance and diversity**

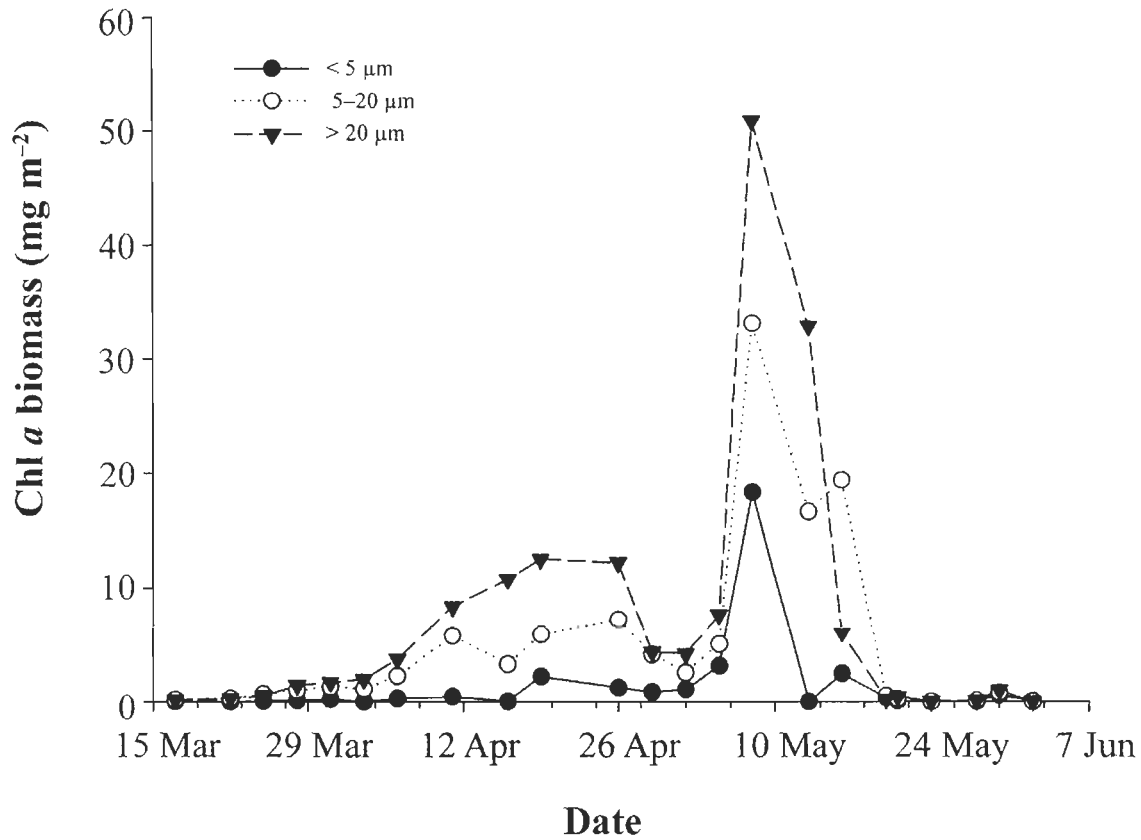
Bottom ice protist abundance (≥4 µm) ranged from 0.05 to 20.7 × 10<sup>9</sup> cells m<sup>-2</sup> at landfast ice stations and was significantly higher than at drifting ice stations (paired sampled *t* test, *P* < 0.01) where protist abundance ranged from 0.05 to 6.2 × 10<sup>9</sup> cells m<sup>-2</sup> (Table 1, Figure 3b). Net observed growth rates were almost the same between landfast and drifting ice

(Figure 3a, b). The diversity of ice algae was different for both ice types. In the bottom 0–3 cm landfast ice sections, the number of species and taxa were respectively of 45 and 84, compared to 73 and 127 in the drifting ice sections.

**Table 1:** Physical, chemical and biological characteristics in landfast (F) and drifting (D) ice of the southeastern Canadian Beaufort Sea in spring 2008. Water temperature, salinity and nutrient concentrations were averaged through the surface mixed layer. Chlorophyll *a* (chl *a*) concentrations and protist (>4  $\mu\text{m}$ ) abundances (excluding empty diatom cells, heterotrophic protists, ciliates, spores and unknown cells; light microscopy) were measured in the 3 cm bottom ice. Bold *P*-values (paired sampled *t* test) indicate significant differences between drifting and landfast ice types; ns: not significant; na: no data.

Station	Date	Latitude (°N)	Longitude (°W)	Snow depth/ice thickness (cm)	Incident irradiance ( $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	Temp. (°C)	Salinity	Nitrate ( $\mu\text{M}$ )	Phosphate ( $\mu\text{M}$ )	Silicic acid ( $\mu\text{M}$ )	Chl <i>a</i> ( $\text{mg m}^{-2}$ )	Abundance ( $10^9 \text{ cells m}^{-2}$ )
D29	17 March	70.91	123.48	4.0/130.3	na	-1.74	31.89	4.66	1.15	10.17	0.29	0.047
D32	22 March	71.07	121.79	2.5/135.3	727	-1.74	31.94	4.02	0.97	8.36	0.55	na
D33	25 March	71.07	121.79	2.9/142.7	733	-1.72	31.68	3.99	1.05	8.58	1.25	na
D33-2	28 March	71.07	121.79	2.8/149.6	848	-1.71	31.68	3.59	0.90	7.52	2.55	0.190
D33-3	31 March	71.07	121.79	3.0/154.5	854	-1.70	31.65	3.64	0.91	8.28	3.19	na
D33-4	3 April	71.07	121.79	3.0/152.7	905	-1.72	31.52	3.27	0.71	6.90	3.09	0.384
D36	6 April	71.20	124.14	2.5/161.0	895	-1.72	31.88	4.18	1.06	8.96	6.22	0.543
D38	11 April	71.25	124.62	2.0/124.0	1020	-1.72	31.87	3.75	0.99	8.64	14.50	na
D41	16 April	70.79	122.34	5.0/131.7	na	-1.73	31.74	2.82	1.01	8.00	14.00	2.524
D41-1	19 April	70.60	121.85	4.5/134.0	837	-1.72	31.72	4.10	0.99	8.06	20.55	na
D43	26 April	70.59	122.44	4.4/131.2	1224	-1.70	31.79	4.08	0.52	8.97	20.60	6.202

Station	Date	Latitude (°N)	Longitude (°W)	Snow depth/ice thickness (cm)	Incident irradiance ( $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	Temp. (°C)	Salinity	Nitrate ( $\mu\text{M}$ )	Phosphate ( $\mu\text{M}$ )	Silicic acid ( $\mu\text{M}$ )	Chl <i>a</i> ( $\text{mg m}^{-2}$ )	Abundance ( $10^9 \text{ cells m}^{-2}$ )
D43-1	29 April	70.75	123.57	4.5/133.3	847	-1.75	31.99	5.34	1.36	10.18	9.33	2.742
D43-2	2 May	70.85	124.83	5.5/136.4	980	-1.73	31.96	5.10	0.97	8.41	7.78	2.870
D43-3	5 May	71.16	126.30	4.0/144.2	1253	-1.74	32.04	4.45	0.61	10.36	15.71	5.855
F1	8 May	70.18	124.82	12.8/133.7	1057	-1.78	32.94	11.93	1.38	23.76	102.22	20.77
F2	13 May	69.95	126.17	10.0/173.0	1487	-1.79	32.87	9.89	1.59	21.99	49.49	9.165
F2-1	16 May	69.93	126.17	0.0/167.6	1223	-1.79	32.90	10.73	1.57	22.42	27.83	10.416
F3	20 May	71.57	119.61	10.0/128.6	1243	-1.43	31.38	<0.05	0.68	2.76	1.04	0.582
D45	21 May	70.72	124.05	5.0/132.0	1062	-1.41	31.86	2.92	0.95	7.65	0.60	na
F4	24 May	72.61	126.04	8.0/118.7	na	-1.02	30.46	na	na	na	0.02	na
F5	28 May	74.50	124.10	0.0/180.3	na	-0.55	31.12	na	na	na	0.17	0.187
D46	30 May	71.57	125.29	8.0/84.2	na	-1.66	31.98	1.87	0.2	6.59	2.31	na
F6	2 June	69.86	123.75	9.6/170.2	1417	-1.36	16.20	na	na	na	0.05	na
				ns	ns	<0.01	<0.01	< 0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01

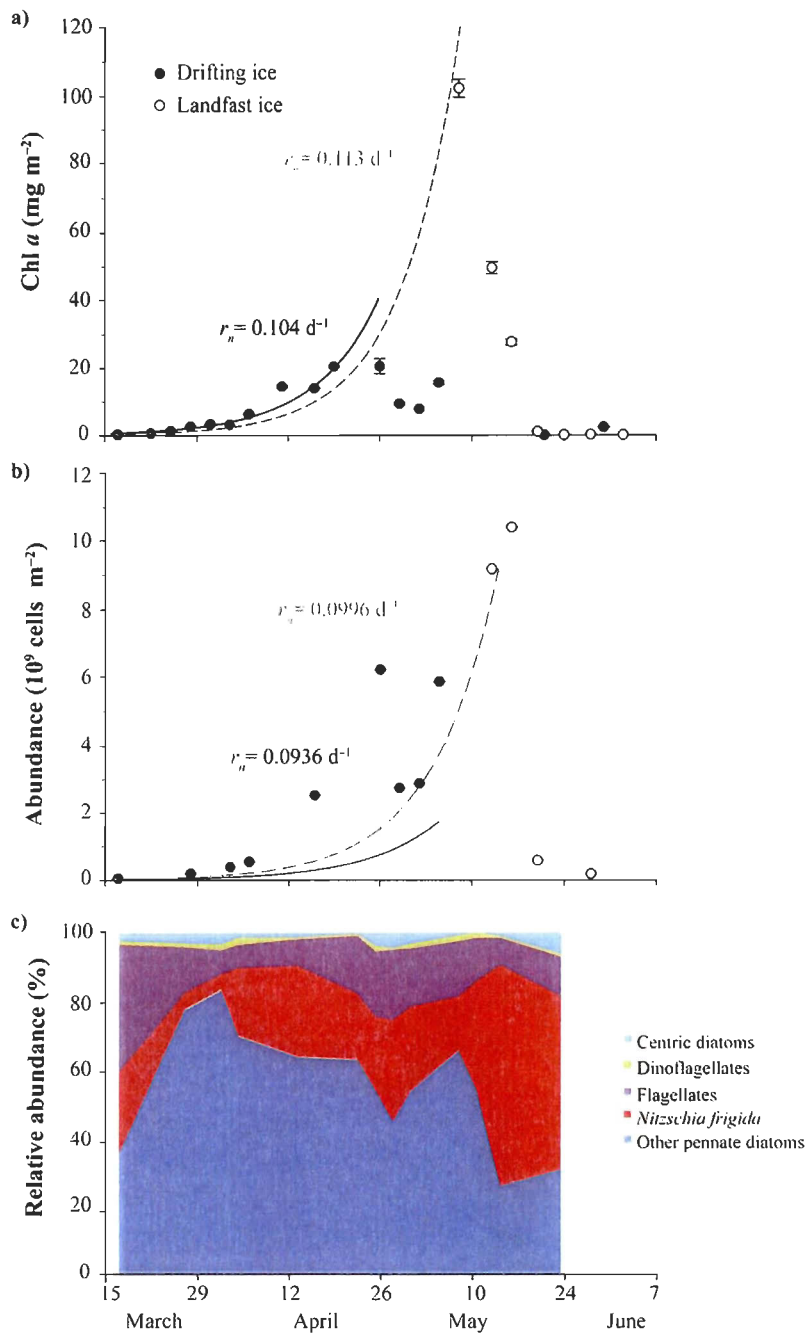


**Figure 6:** Temporal variation of bottom ice fractionated chlorophyll *a* (chl *a*) concentrations in drifting and landfast ice stations in the southeastern Canadian Beaufort Sea during spring 2008. Landfast ice was sampled on 8, 13, 16, 20, 24 and 28 May, and 2 June.

The maximum relative abundance of the circumpolar arborescent colonial key species, *Nitzschia frigida*, and other pennate diatoms reached 60 and 92%, respectively (Figure 3c). *Nitzschia frigida* was the predominant diatom species in both ice habitats, with

cell abundance five times higher than for the other species in the landfast ice. Flagellates made up, on average, 15% of the total bottom ice protist ( $\geq 4 \mu\text{m}$ ) abundance. Landfast ice stations were mainly composed of *Navicula pelagica*, *Navicula* sp. 6 *sensu* Róžańska (Róžańska et al. 2009), *Navicula septentrionalis* and *Synedropsis hyperborea*, while the main species recorded from drifting ice were *Navicula septentrionalis*, *Navicula pelagica*, *Fragilariopsis cylindrus* and *Nitzschia promare* (Table 2).





**Figure 7:** Temporal variations of bottom ice (a) chlorophyll *a* (chl *a*) concentration, (b) protist (>4  $\mu\text{m}$ ) abundance (light microscopy) and (c) relative abundance of different protist groups in drifting and landfast ice stations in the southeastern Canadian Beaufort Sea during spring 2008. In (a) and (b), average values and standard deviation are presented, and calculations of net estimated algal growth rates ( $r_n$ ) assume that chl *a* concentration and protist abundance were zero on 17 March in landfast ice.

**Table 2:** List of protists recorded under low snow cover (0–10 cm) in landfast and drifting bottom 0–3 cm ice horizons in the southeastern Canadian Beaufort Sea from 17 March to 28 May 2008. A: mean abundance ( $10^6$  cells  $m^{-2}$ );  $A_{max}$ : maximum abundance ( $10^6$  cells  $m^{-2}$ ); A (%): mean relative abundance (%); Occ.: number of samples in which the taxon occurred in percent (maximum of 4 and 9 samples for landfast ice and drifting ice, respectively); nd: taxon not detected.

Taxon	Landfast ice				Drifting ice			
	A	$A_{max}$	A (%)	Occ.	A	$A_{max}$	A (%)	Occ.
<b>BACILLARIOPHYTA</b>								
<b>COSCINODISCOPHYCEAE</b>								
<i>Attheya septentrionalis</i> (Østrup) Crawford	40	52	0.44	4	51	201	1.7	8
<i>Chaetoceros</i> spp.	nd	nd	nd	0	0.04	0.36	0.08	1
<i>Melosira arctica</i> Dickie	nd	nd	nd	0	4.1	36	0.13	1
<i>Thalassiosira</i> spp. $\leq 20$ $\mu m$	nd	nd	nd	0	0.62	5.1	0.17	2
<i>Thalassiosira</i> spp. $> 20$ $\mu m$	nd	nd	nd	0	1.4	5.2	0.33	3
Unidentified centrics $\leq 30$ $\mu m$	8.6	26	0.09	1	1.2	5.6	0.15	4
Unidentified centrics $> 30$ $\mu m$	10	18	0.12	2	1.1	4.2	0.22	3
Empty centrics	nd	nd	nd	0	0.47	4.2	0.02	1
<b>FRAGILARIOPHYCEAE</b>								
<i>Fossula arctica</i> Hasle, Syvertsen et von Quillfeldt	nd	nd	nd	0	47	254	1.3	4
<i>Synedropsis hyperborea</i> (Grunow) Hasle, Medlin et Syvertsen	171	220	1.8	4	20	62	0.76	8
<b>BACILLARIOPHYCEAE</b>								
<i>Amphora laevis</i> var. <i>laevissima</i> (Gregory) Cleve	17	35	0.20	3	0.32	1.9	0.06	2

<i>Bacillaria paxillifer</i> var. <i>tumidula</i> (Grunow) Witkowsi, Lange-Bertalot et Metzeltin	4.3	13	0.05	1	3.0	22	0.06	2
<i>Biremis ambigua</i> (Cleve) Mann	nd	nd	nd	0	0.21	1.9	0.03	1
<i>Cylindrotheca closterium</i> (Ehrenberg) Reimann et Lewin	nd	nd	nd	0	10	1.9	1.0	8
<i>Diploneis litoralis</i> var. <i>arctica</i> Cleve	nd	nd	nd	0	0.16	1.5	0.09	1
<i>D. litoralis</i> var. <i>clathrata</i> (Østrup) Cleve	8.6	26	0.09	1	3.4	11	0.11	4
<i>Entomoneis gigantea</i> var. <i>septentrionalis</i> (Grunow) Poulin et Cardinal	nd	nd	nd	0	2.4	11	0.04	2
<i>E. kjellmanii</i> (Cleve) Poulin et Cardinal	37	51	0.40	4	7.0	32	0.23	6
<i>E. kjellmanii</i> var. <i>kariana</i> (Grunow) Poulin et Cardinal	154	170	1.7	4	12	53	0.49	5
<i>E. kjellmanii</i> var. <i>subtilis</i> (Grunow) Poulin et Cardinal	12	18	0.13	3	2.6	21	0.15	2
<i>E. paludosa</i> var. <i>hyperborea</i> (Grunow) Poulin et Cardinal	12	35	0.15	1	11	85	0.22	4
<i>Entomoneis</i> spp.	22	35	0.25	3	5.5	21	0.15	5
<i>Fallacia forcipata</i> var. <i>densestriata</i> (Schmidt) Sickle et Mann	nd	nd	nd	0	0.47	4.2	0.02	1
<i>Fragilariopsis cylindrus</i> (Cleve) Frenguelli	19	39	0.19	2	165	951	7.0	9
<i>F. oceanica</i> (Cleve) Hasle	nd	nd	nd	0	44	279	1.5	5
<i>Gyrosigma hudsonii</i> Poulin et Cardinal	4.3	13	0.05	1	nd	nd	nd	0
<i>G. tenuissimum</i> var. <i>hyperborea</i> (Grunow) Cleve	nd	nd	nd	0	0.26	1.9	0.06	2
<i>Haslea crucigeroides</i> (Hustedt) Simonsen	5.9	18	0.07	1	5.7	22	0.34	5
<i>H. kjellmanii</i> (Cleve) Simonsen	5.9	18	0.07	2	0.94	5.6	0.08	3
<i>H. spicula</i> (Hickie) Lange-Bertalot	5.9	18	0.07	1	2.3	11	0.28	4
<i>H. vitrea</i> (Cleve) Simonsen	nd	nd	nd	0	3.8	21	0.10	2
<i>Kurpisia subprotracta</i> (Cleve) Witkowski, Lange-Bertalot et Metzeltin	4.3	13	0.05	1	nd	nd	nd	0

<i>Meuniera membranacea</i> (Cleve) Silva	5.9	18	0.07	1	1.8	11	0.04	2
<i>Navicula directa</i> (W. Smith) Ralfs	25	39	0.29	2	6.8	22	0.86	6
<i>N. gelida</i> var. <i>radissonii</i> Poulin et Cardinal	18	53	0.22	1	0.05	0.49	0.03	1
<i>N. cf. impexa</i> Hustedt <i>sensu</i> Poulin et Cardinal	nd	nd	nd	0	0.62	5.6	0.02	1
<i>N. kariana</i> Grunow	nd	nd	nd	0	0.23	2.0	0.06	1
<i>N. lineola</i> var. <i>perlepida</i> (Grunow) Cleve	nd	nd	nd	0	0.51	2.0	0.16	4
<i>N. pelagica</i> Cleve	1098	673	13	4	182	380	16	9
<i>N. pellucidula</i> Hustedt	nd	nd	nd	0	1.9	17	0.08	1
<i>N. septentrionalis</i> (Grunow) Gran	265	373	2.8	3	220	861	6.9	9
<i>N. superba</i> Cleve	5.9	18	0.07	1	0.21	1.9	0.03	1
<i>N. transitans</i> Cleve	nd	nd	nd	0	2.95	11.18	0.16	4
<i>N. transitans</i> var. <i>derasa</i> (Grunow) Cleve	nd	nd	nd	0	0.54	3.0	0.20	2
<i>N. transitans</i> var. <i>derasa</i> f. <i>delicatula</i> Heimdal	5.9	18	0.07	1	nd	nd	nd	0
<i>N. transitans</i> / <i>kariana</i> complex	nd	nd	nd	0	0.88	0.49	0.08	3
<i>N. vanhoeffenii</i> Gran	nd	nd	nd	0	3.7	22	0.09	2
<i>Navicula</i> sp. 1 <i>sensu</i> Philippe	30	51	0.30	2	3.7	34	0.06	1
<i>Navicula</i> sp. 1 <i>sensu</i> Róžańska	nd	nd	nd	0	4.1	36	0.13	1
<i>Navicula</i> sp. 6 <i>sensu</i> Róžańska	949	2291	9.2	2	0.66	5.9	0.34	1
<i>Navicula</i> spp. $\leq 20$ $\mu\text{m}$	49	78	0.49	2	32	159	0.71	5
<i>Navicula</i> spp. 21–50 $\mu\text{m}$	261	424	2.6	4	27	145	0.63	4
<i>Nitzschia angularis</i> W. Smith	11.8	35	0.15	1	0.02	0.18	0.04	1
<i>N. arctica</i> Cleve	26	35	0.29	3	22	56	1.3	7
<i>N. brebissonii</i> var. <i>borealis</i> Grunow ex Cleve	5.9	18	0.07	1	nd	nd	nd	0
<i>N. frigida</i> Grunow	2693	3360	29	4	559	1237	20	9
<i>N. hudsonii</i> Poulin et Cardinal	nd	nd	nd	0	2.6	21	0.10	2

<i>N. laevis</i> Grunow	27	65	0.29	2	0.73	5.6	0.05	2
<i>N. longissima</i> (Brébisson) Ralfs	5.7	17	0.05	2	0.57	3.8	0.17	3
<i>N. neofrigida</i> Medlin	59	91	0.59	2	12	42	0.29	6
<i>N. promare</i> Medlin	nd	nd	nd	0	156	423	5.0	8
<i>N. scabra</i> Cleve	29	71	0.35	2	5.4	17	0.15	4
<i>Nitzschia</i> spp. $\leq 50 \mu\text{m}$	4.3	13	0.05	1	9.4	42	0.38	3
<i>Nitzschia</i> spp. 51–100 $\mu\text{m}$	4.3	13	0.05	2	3.5	16	0.10	3
<i>Nitzschia</i> spp. $> 100 \mu\text{m}$	5.7	17	0.05	1	nd	nd	nd	0
<i>Pauliella taeniata</i> (Grunow) Round et Basson	146	230	1.7	3	85	454	2.4	5
<i>Petroneis glacialis</i> (Cleve) Witkowski, Lange-Bertalot et Metzeltin	nd	nd	nd	0	1.2	11	0.02	1
<i>Pinnularia quadratarea</i> var. <i>constricta</i> (Østrup) Heiden	10	18	0.12	2	1.8	11	0.07	2
<i>Plagiotropis</i> spp.	nd	nd	nd	0	1.3	11	0.05	2
<i>Pleurosigma clevei</i> Grunow	nd	nd	nd	0	2.5	11	0.07	3
<i>P. stuxbergii</i> Cleve et Grunow	40	18	0.45	2	0.90	4.2	0.11	3
<i>P. stuxbergii</i> var. <i>rhomboides</i> (Cleve) Cleve	12	35	0.15	1	1.5	5.6	0.25	4
<i>Pseudogomphonema arcticum</i> (Grunow) Medlin	112	136	1.2	3	11	63	0.45	6
<i>P. groenlandicum</i> (Østrup) Medlin	5.9	18	0.07	1	0.05	0.49	0.03	1
<i>Pseudo-nitzschia delicatissima</i> (Cleve) Heiden	nd	nd	nd	0	3.5	16	0.10	3
<i>P. cf. pseudodelicatissima</i> (Hasle) Hasle	nd	nd	nd	0	0.06	0.54	0.12	1
<i>P. seriata</i> (Cleve) H. Peragallo	nd	nd	nd	0	8.0	21	0.23	5
<i>Pseudo-nitzschia</i> spp.	8.6	26	0.09	1	0.67	5.6	0.05	2
<i>Stauroneis radissonii</i> Poulin et Cardinal	nd	nd	nd	0	0.68	4.2	0.05	2
Pennate sp. 4 <i>sensu</i> Philippe	nd	nd	nd	0	0.23	2.0	0.06	1
Pennate sp. 6 <i>sensu</i> Philippe	nd	nd	nd	0	0.94	8.5	0.04	1

Pennate sp. 7 <i>sensu</i> Philippe	nd	nd	nd	0	0.11	1.0	0.03	1
Unidentified pennates $\leq 30 \mu\text{m}$	1316	2719	14	4	113	338	5.0	9
Unidentified pennates 30–50 $\mu\text{m}$	59	91	0.61	3	29	63	0.94	8
Unidentified pennates $> 50 \mu\text{m}$	17	51	0.16	2	0.16	1.5	0.09	1
Empty pennates	2468	4493	26	4	501	919	18	9

### DINOPHYCEAE

<i>Gymnodinium</i> spp. $\leq 20 \mu\text{m}$	nd	nd	nd	0	2.9	11	0.06	3
<i>Gymnodinium</i> spp. $> 20 \mu\text{m}$	5.7	17	0.05	1	nd	nd	nd	0
<i>Gymnodinium</i> / <i>Gyrodinium</i> complex $\leq 20 \mu\text{m}$	10	17	0.10	3	2.3	11	0.06	3
<i>Gymnodinium</i> / <i>Gyrodinium</i> complex $> 20 \mu\text{m}$	16	34	0.15	2	nd	nd	nd	0
<i>Gyrodinium</i> spp. $> 20 \mu\text{m}$	nd	nd	nd	0	0.58	4.2	0.05	2
<i>Prorocentrum</i> spp.	20	34	0.20	2	nd	nd	nd	0
<i>Protoperidinium bipes</i> (Paulsen) Balech	4.3	13	0.05	1	nd	nd	nd	0
<i>Protoperidinium</i> spp.	10	17	0.10	2	3.0	22	0.06	2
Dinophyceae spp. $\leq 20 \mu\text{m}$	34	52	0.37	4	13	34	0.85	9
Dinophyceae spp. $> 20 \mu\text{m}$	36	39	0.39	3	3.9	11	0.20	7

### CHLOROPHYCEAE

<i>Dunaliella</i> spp.	5.9	18	0.07	1	0.64	5.6	0.06	2
Chlorophyceae spp. $\leq 5 \mu\text{m}$	19	39	0.19	2	18	53	0.52	5
Chlorophyceae spp. 6–10 $\mu\text{m}$	4.3	13	0.05	1	0.64	0.54	0.14	2

**CHRYSOPHYCEAE**

<i>Paraphysomonas</i> spp.	nd	nd	nd	0	1.2	11	0.02	1
Chrysophyceae spp.	18	53	0.22	1	2.7	11	0.15	5

**CRYPTOPHYCEAE**

<i>Plagioselmis prolonga</i> Butcher ex Novarino, Lucas et Morrall	nd	nd	nd	0	1.1	5.2	0.07	3
<i>Rhodomonas baltica</i> Karsten	24	39	0.25	2	9.5	36	0.47	7
<i>R. marina</i> (Dangeard) Lemmermann	nd	nd	nd	0	5.3	34	0.16	4
<i>Teleaulax amphioxeia</i> (Conrad) Hill	nd	nd	nd	0	0.05	0.49	0.03	1
Cryptophyceae spp. $\leq 5 \mu\text{m}$	40	68	0.40	2	3.6	22	0.08	2
Cryptophyceae spp. 6–10 $\mu\text{m}$	20	34	0.20	2	2.3	11	0.06	2
Cryptophyceae spp. 11–20 $\mu\text{m}$	4.3	13	0.05	1	1.2	11	0.02	1

**EUGLENOPHYCEAE**

<i>Eutreptiella braarudii</i> Throndsen	nd	nd	nd	0	2.3	11	0.06	3
Euglenophyceae spp. $\leq 20 \mu\text{m}$	nd	nd	nd	0	0.58	5.2	0.02	1
Euglenophyceae spp. $> 20 \mu\text{m}$	30	89	0.37	1	1.2	10	0.07	2

**PRASINOPHYCEAE**

<i>Pseudoscourfieldia marina</i> (Throndsen) Manton	nd	nd	nd	0	1.2	11	0.02	1
<i>Pyramimonas nansenii</i> Braarud	nd	nd	nd	0	2.5	22	0.04	1
<i>P. orientalis</i> Butcher ex McFadden, Hill et Wetherbee	5.9	18	0.07	1	nd	nd	nd	0
<i>Pyramimonas</i> spp.	50	65	0.54	3	12	32	0.80	6
<i>Resultor mikron</i> (Throndsen) Moestrup	12	18	0.13	3	2.2	11	0.06	2
Prasinophyceae spp.	8.6	26	0.09	1	2.6	13	0.08	2

**PRYMNESIOPHYCEAE**

<i>Heterosigma inlandica</i> Hada	12	35	0.15	1	0.11	0.98	0.06	1
Prymnesiophyceae spp. $\leq 5 \mu\text{m}$	16	34	0.15	2	3.8	34	0.10	2
Prymnesiophyceae spp. 6–10 $\mu\text{m}$	10	17	0.10	2	15	138	0.39	3

**UNIDENTIFIED FLAGELLATES**

Flagellate cells $\leq 5 \mu\text{m}$	377	478	4.3	4	76	211	3.9	9
Flagellate cells 6–10 $\mu\text{m}$	79	71	0.88	4	17	45	1.1	9
Flagellate cells 11–20 $\mu\text{m}$	5.7	17	0.05	1	1.2	10	0.07	2
Flagellate cells $>20 \mu\text{m}$	4.3	13	0.05	1	nd	nd	nd	0

**HETEROTROPHIC PROTISTS**

<i>Pleurostomum</i> spp.	10	17	0.10	2	3.3	22	0.20	5
<i>Telonema subtilis</i> Griessmann	10	17	0.10	2	5.4	22	0.20	4
Heterotroph cells $\leq 5 \mu\text{m}$	nd	nd	nd	0	2.0	11	0.43	3
Heterotroph cells 6–10 $\mu\text{m}$	nd	nd	nd	0	0.69	0.54	0.23	3

**CILIATES**

<i>Aspidisca</i> spp.	nd	nd	nd	0	0.58	5.2	0.02	1
Ciliates $\leq 20 \mu\text{m}$	nd	nd	nd	0	1.8	11	0.04	2

**SPORES**

Spores $>20 \mu\text{m}$	nd	nd	nd	0	0.94	8.5	0.04	1
--------------------------	----	----	----	---	------	-----	------	---



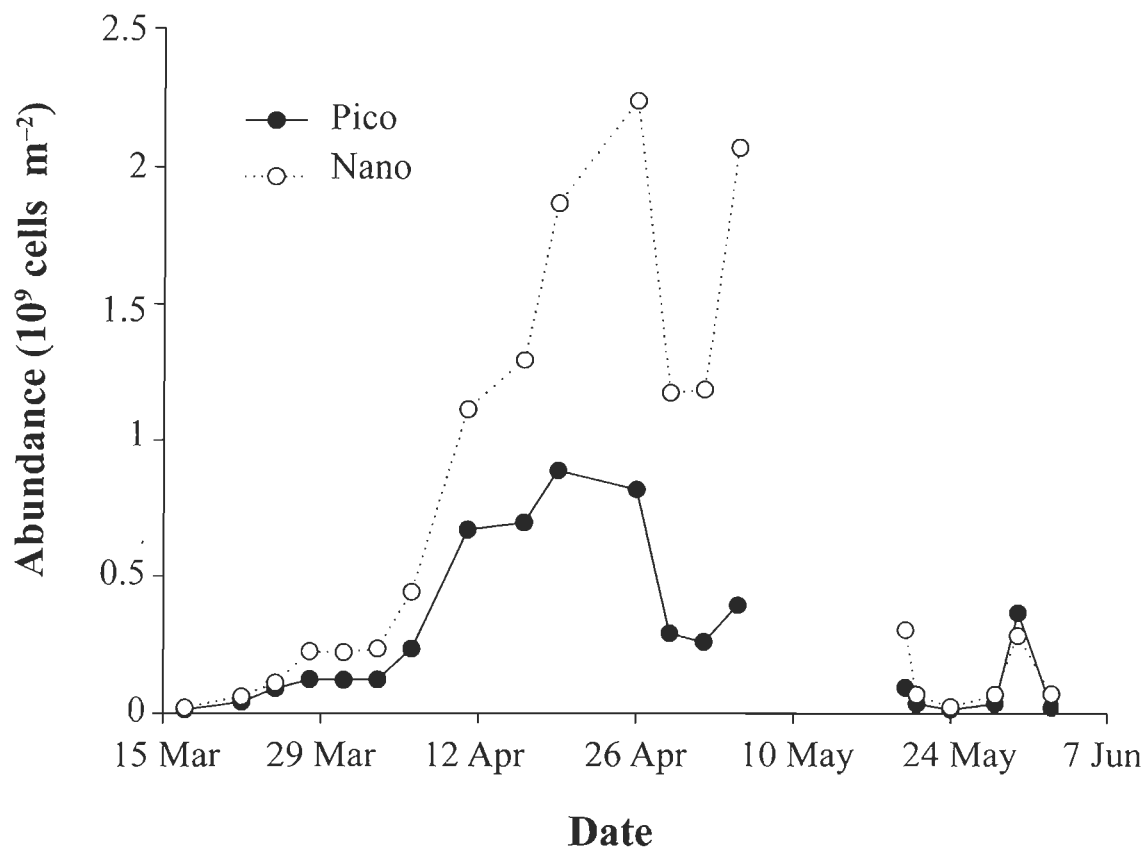
**UNKNOWN CELLS**

Cells $\leq 5 \mu\text{m}$	390.27	678.77	3.89	3	180.35	547.70	6.62	9
Cells 6–10 $\mu\text{m}$	106.97	186.66	1.08	3	32.19	111.78	1.37	9
Cells 11–20 $\mu\text{m}$	24.26	33.94	0.25	2	3.96	21.14	0.21	5
Cells 21–50 $\mu\text{m}$	5.66	16.97	0.05	1	1.75	10.57	0.04	2
Cells $>50 \mu\text{m}$	nd	nd	nd	0	0.47	4.23	0.02	1
<i>Number of species</i>				<b>45</b>				<b>73</b>
<i>Number of taxa</i>				<b>84</b>				<b>227</b>

---

**Pico- and nanoalgae**

During the pre-bloom period (before 6 April), the abundance of pico- and nanoalgae was below  $0.5 \times 10^9$  cells  $\text{m}^{-2}$ . During the bloom period, the abundance of nanoalgae peaked at  $2.2 \times 10^9$  cells  $\text{m}^{-2}$  compared to  $0.89 \times 10^9$  cells  $\text{m}^{-2}$  for picoalgae (Figure 4). The post-bloom period (after 20 May) showed abundance lower than  $1 \times 10^9$  cells  $\text{m}^{-2}$ , paralleling the decrease in chlorophyll *a* shown in Figure 2.



**Figure 8:** Temporal variation of bottom ice eukaryotic picoalgae (0.2–2  $\mu\text{m}$ ) and eukaryotic nanoalgae (2–20  $\mu\text{m}$ ) in drifting and landfast ice stations in the southeastern Canadian Beaufort Sea during spring 2008. Landfast ice was sampled on 8, 20, 24 and 28 May, and 2 June.

## 1.5 DISCUSSION

During the 2007–2008 CFL project, we had the opportunity to study bottom ice algae and other protists in the drifting and landfast ice of the Canadian Beaufort Sea during the springtime. In the next sections, we will describe the taxonomic composition, abundance, biomass and potential production of algae in these two types of ice and examine the environmental factors controlling ice algal communities during the low ice extent of 2008.

### Cell abundance and community composition

The maximum abundance of protists larger than 4  $\mu\text{m}$  was  $20.7 \times 10^9$  cells  $\text{m}^{-2}$ . This value, which was recorded at the landfast ice station F-1, is three times higher than previously reported in Franklin Bay in spring (Róžańska et al. 2009) and six times higher than measured in Alaskan Beaufort Sea during spring (Horner & Schrader 1982). The arborescent colonial pennate diatom, *Nitzschia frigida*, was the predominant species during the bloom period, with a mean relative abundance similar to that reported in previous studies (Róžańska et al. 2009), along with other frequently occurring ribbon-shaped colonial species, *Navicula pelagica*, *Navicula* sp. 6 *sensu* Róžańska and *Navicula septentrionalis*. In the northern polar regions, *Nitzschia frigida* is a key species in the bottom landfast ice and pack ice (Poulin et al. 2011) since this species is highly adapted to different light regimes (Róžańska et al. 2009).

The number of protist species (45) and taxa (84) recorded in landfast ice in spring 2008 was lower compared to the 112 species and 140 taxa recorded in the same region in spring 2004 by Róžańska et al. (2009), but with a similar suite of predominant colonial pennate diatoms and a far less number of solitary pennate diatoms. It should be noted that similar numbers of species and taxa in other bottom ice cores were obtained during the present study (Sylvie Lessard, unpubl. data). Our species/taxa richness is, however, twice higher than previous observations made by Niemi et al. (2011) during winter 2008. They reported a lower number of species (29) and taxa (37) in the newly formed ice (<0.05 m) during the first half of the dark winter season, concordant with previous records of protist incorporation in newly formed sea ice in the same region in fall 2003 (Róžańska et al. 2008). Obviously, there was no more species of protists added to the bottom landfast ice community in spite of the high chl *a* biomass recorded in the bloom period, but colonial diatom species were always predominant as shown above. This is also confirmed by Mundy et al. (2011) who recorded a similar number of species (47) and taxa (88) in mid-June during the advanced stage of ice melt, and a predominance of the colonial diatoms *Nitzschia frigida* and *Navicula pelagica*.

Interestingly, the drifting ice showed a slightly lower number of species (73) and taxa (127) than landfast ice during spring 2008 but comparable to the species richness recorded in landfast ice during the same period in 2004 (Róžańska et al. 2009), with more or less the same relative taxonomic composition. The difference in species richness and taxonomic

composition between landfast and drifting ice in 2008 may be explained by different environmental conditions prevailing that year. Indeed, the difference observed between bottom landfast ice in 2004 and 2008 could possibly be explained by a marked difference in the underlying surface water inorganic nutrients available to the ice protists, which was three times higher in 2008 compared to 2004 (Tremblay et al. 2011; see section “What is explaining the high ice algal production at the landfast ice-edge zone in 2008?”). Such high nutrient concentrations in the surface waters underneath the landfast ice may decrease the species richness in the bottom ice horizons by favouring the development of large colonial pennate diatom cells at the cost of solitary diatoms or of flagellated cells, which are forming the bulk of the protist biomass (Róžańska et al. 2008).

In the bottom ice horizons, nanoalgae (2–20  $\mu\text{m}$ ) were always more abundant than picoalgae (<2  $\mu\text{m}$ ), except at the drifting station D46 at the end of the sampling season (Figure 4). A similar dominance of nanoalgae over picoalgae was reported in newly formed sea ice by Róžańska et al. (2008) and during the advanced stages of landfast sea ice melt by Mundy et al. (2011). Pico- and nanocyanobacteria were in low concentrations compared to photosynthetic eukaryotes (data not shown), as previously reported in Róžańska et al. (2008) and Mundy et al. (2011). It should be noted that in open Arctic waters picophytoplankton are generally the most abundant photosynthetic cells (Not et al. 2005, Tremblay et al. 2009).

### **Ice algal biomass and production**

During this study, the maximum bottom ice biomass ( $102 \text{ mg chl } a \text{ m}^{-2}$ ) was measured at the landfast ice station F1. This value is four times higher than previously reported for the western Arctic Ocean (Table 3). The maximum bottom ice biomass in the drifting sea ice was  $20.6 \text{ mg chl } a \text{ m}^{-2}$ . This value is two times higher than reported in the pack ice of Chukchi and Beaufort seas by Gradinger (2009; Table 3) but similar to the maximum value reported in the pack ice of northern Baffin Bay (Nozais et al. 2001). Size-fractionation of the chl *a* biomass confirms that small algae ( $<5 \mu\text{m}$ ) contribute little to the total algal biomass, except during the melt period (Figure 2).

In the Arctic Ocean, ice algae contribute significantly to the total annual primary production (Legendre et al. 1992, Gosselin et al. 1997). During this study, net carbon accumulation rates at the bottom ice horizon were  $257 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  in landfast ice and  $29 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  in drifting ice. Landfast ice accumulation rate was four times higher than previously reported in the Canadian Beaufort Sea (Riedel et al. 2008), but similar to ice algal production rates estimated in northern Baffin Bay (Nozais et al. 2001) and Resolute Passage (Smith et al. 1988).

**Table 3:** Historical environmental and biological data for the western Arctic Ocean. Chlorophyll *a* concentrations are measured for the 3 cm bottom ice sections in all studies, except for Chukchi and Beaufort seas where values are integrated through the whole ice core and included pheopigments. Nitrate concentrations were measured in the seawater underneath the ice cover. \*: vernal production rate estimated by Carmack et al. (2004); na: no data.

Region	Chukchi and Beaufort seas	Alaskan Beaufort Sea	Alaskan Beaufort Sea	Franklin Bay	Canadian Beaufort Sea
Reference	Gradinger 2009	Lee et al. 2008	Horner & Schrader 1982	Róžańska et al. 2009	This study
Sampling period	10/05–08/06 2002	12/02–11/06 2003	15/02–20/06 1979; 10/04–11/06 1980	24/02–20/06 2004	17/03–02/06 2008
Ice thickness (cm)	50–200	82–140	na	132–201	130–173
Ice salinity	na	5.3–13.0	14.1–15.9	5.9–12.8	3.8–9.5
Sub-ice irradiance ( $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )	1–169	1.7–14.9	5–18	0.2–26	7.2–192.7
Nitrate ( $\mu\text{M}$ )	<0.2–6	2.2–8.4	0.8–18	0.2–3.1	<0.05–11.9
Chlorophyll <i>a</i> ( $\text{mg m}^{-2}$ )	<0.3–10	<1–27	0–26.5	0.01–30.9	0.3–102.2
Maximum vernal production rate ( $\text{g C m}^{-2}$ )	2.7	2	0.7	2.4*	13.4
Species dominance	na	na	<i>Nitzschia frigida</i>  <i>Fragilariopsis cylindrus</i>	<i>Nitzschia frigida</i>  <i>Nitzschia promare</i>	<i>Nitzschia frigida</i>  <i>Navicula pelagica</i>

Assuming that the vernal growth season was 52 days, we estimated that the total vernal ice algal production along the landfast ice–edge zone was  $13.4 \text{ g C m}^{-2}$ . This rate is five times higher than previously reported for the western Arctic Ocean (Table 3). Ice algae were thus possibly an important food source for sympagic, pelagic and/or benthic upper trophic levels in Franklin Bay during spring 2008.

### **What is explaining the high ice algal biomass value at the landfast ice-edge zone in 2008?**

Light availability, nutrient supply and melting processes are the main factors controlling the growth of bottom ice algae (Gosselin et al. 1990, Róžańska et al. 2009). During this study, the incident irradiance gradually increased from March to June paralleling longer day lengths and triggered the onset of the ice algal bloom. Snow depth, ice thickness and sub-ice irradiance were not significantly different between landfast ice and drifting ice stations. Furthermore, these measured variables are within the range of previous measurements recorded in different regions of the Beaufort Sea (Table 3). This suggests that light availability in the bottom ice would not explain the large difference in the accumulation of algae between landfast and drifting ice stations in spring 2008.

The surface water temperature ( $-1.16$  to  $-1.60^\circ\text{C}$ ) and salinity (29.6 to 31.6) in the flaw lead polynya in spring 2008 were similar to those measured in the southeastern Beaufort Sea in spring 2003 (Tremblay et al. 2008, Róžańska et al. 2009). However, the surface water underneath the landfast ice stations of Franklin Bay in spring 2008 was

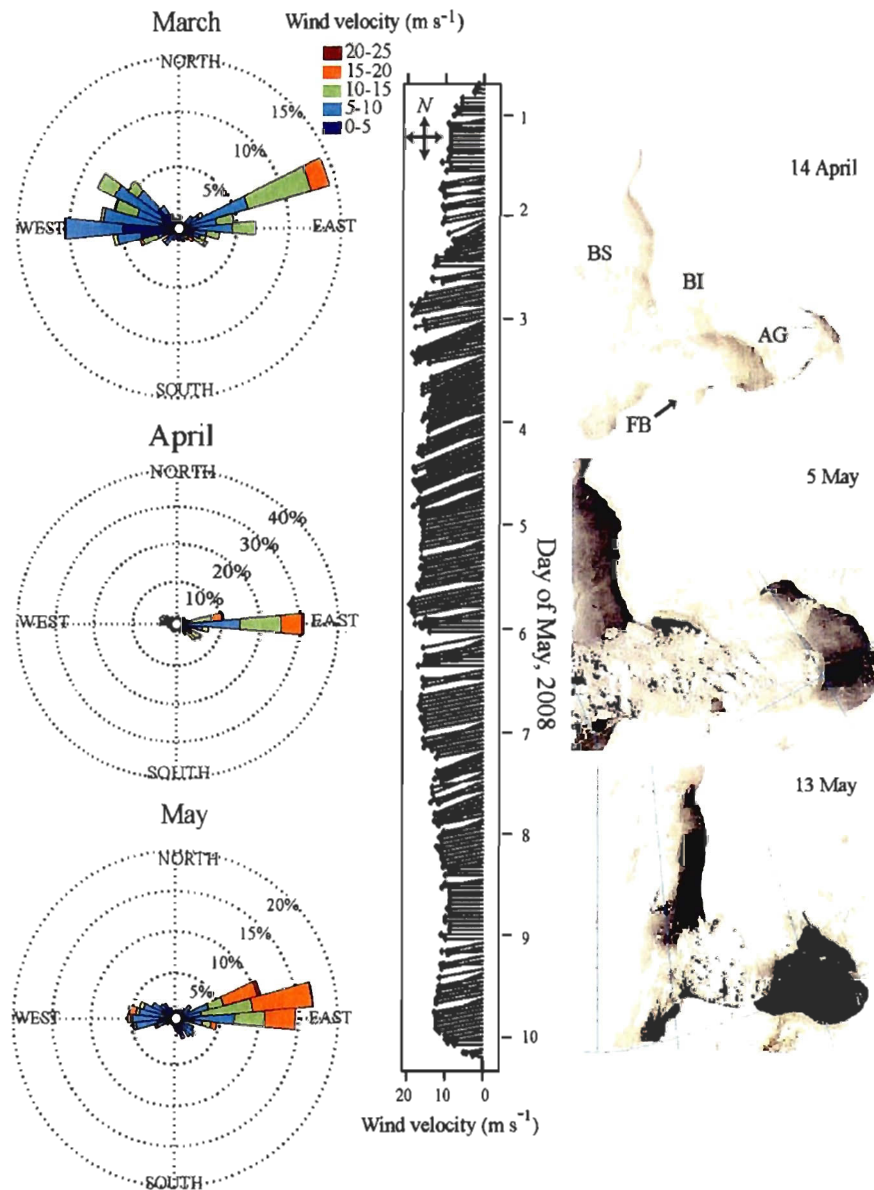


colder ( $-1.70^{\circ}\text{C}$ ) and more saline (32.9) than in spring 2003 (Tremblay et al. 2011). In addition, surface nitrate concentration underneath of landfast ice of Franklin Bay in spring 2008 was 3–4 times higher than those measured during the 2002–2004 CASES project in southeastern Beaufort Sea (Tremblay et al. 2008, Róžańska et al. 2009). These results suggest that coastal upwelling events occurred during our study, as discussed in Tremblay et al. (2011).

During the CFL project, strong upwelling-favourable winds occurred in the coastal Beaufort Sea but failed to erode the halocline stratification immediately offshore (Tremblay et al. 2011). This upwelling was observed directly underneath the landfast ice and was most probably associated with wind-induced Ekman upwelling along the southern ice-edge and coastal zones of the Cape Bathurst polynya system (Figure 5). The early open water period in the Amundsen Gulf, when compared to the period 1979–2000 (Barber & Hanesiak 2004), was associated with prolonged strong easterly winds that would have favoured upwelling events in April and May of 2008. Indeed just prior to sampling at landfast ice stations on 3–7 May, the hourly averaged wind speed was  $16\text{ m s}^{-1}$  (Figure 5). The presence of upwelled nutrient-rich Pacific waters along the southern ice-edge of the polynya system, with a maximum surface water nitrate concentration of  $12\text{ }\mu\text{M}$ , greatly enhanced ice algal production and biomass at the landfast ice-edge zone. Similarly at drifting ice stations, surface water nitrate concentration reached  $5\text{ }\mu\text{M}$ , which is higher than values recorded in 2002–2004 (Tremblay et al. 2008, Róžańska et al. 2009). Finally, the easterly winds pushed out drifting ice from the southeastern Beaufort Sea, which resulted in

which resulted in a large open water area in spring 2008 that favoured a rapid ice melting through ocean solar heating (Tremblay et al. 2011).

During the vernal season of 2008, a longer and more extended ice-free Arctic Ocean have favoured increased atmosphere–ocean coupling, enhancing water column mixing processes. This apparently resulted in an enhancement of the ice algal accumulation, particularly along the coastal region and at the ice-edge zone where upwelling processes brought nutrient-rich waters from depth to the surface (Carmack & Chapman 2003, Williams & Carmack 2008, Mundy et al. 2009, Tremblay et al. 2011).



**Figure 9:** Monthly wind roses from March to May 2008 showing the wind velocity and frequency, and a feather plot of hourly averaged wind vectors obtained from the Cape Parry meteorological station (Northwest Territories, Canada). Satellite images of the western Arctic within a month time showing Amundsen Gulf (AG), Beaufort Sea (BS), Banks Island (BI) and Franklin Bay (FB), and highlighting the ice retreat that forms the Cape Bathurst polynya obtained from the Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer (MODIS) aboard NASA's Terra satellite (<http://rapidfire.sci.gsfc.nasa.gov/>).

### **Future studies and implications**

Summer Arctic sea ice extent and thickness decreased rapidly during the last decade (NSIDC 2012). We do not know what would be the major environmental and biological impacts of an ice-free summer Arctic Ocean, which is predicted to occur before the end of the century (Wang & Overland 2009). This study describes how changing ice and atmospheric conditions may affect the Arctic sea ice ecosystem. To have a better understanding of the impacts of the ice retreat on the sea ice ecosystem, further studies need to be conducted in this and other Arctic regions. In the coastal waters of the Canadian Beaufort Sea, strong upwelling-favourable winds may have increased ice algal abundance, biomass and accumulation. Mundy et al. (2011) have also reported an ice-edge upwelling phytoplankton bloom in Darnley Bay, southern Amundsen Gulf, in June 2008. These results show that both ice algae and underice phytoplankton blooms may be favoured by coastal upwelling events, bringing new nutrients in the upper surface layer. Since the 2012 Arctic minimum sea ice extent is below the one recorded in 2008, we could speculate that more upwelling events and a longer growth period would enhance ice algae and phytoplankton production in the coastal Arctic Ocean.

## 1.6 CONCLUSIONS

These results suggest that enhanced supply of nitrates to the underice surface waters by wind-induced upwelling in the southern edge of the Cape Bathurst polynya system increased the accumulation of bottom ice algae during the winter–spring transition. The shrinking and thinning of the Arctic sea ice cover may favour an earlier formation and the extension of landfast ice-edges along the coastal Arctic Ocean. Earlier favourable wind-forcing may increase the occurrence of ice-edge upwelling events. Since these winds are strongly correlated with summer Arctic sea ice extent, we anticipate wider open water areas, which might contribute to enhance wind-induced upwellings (Ogi et al. 2010). Furthermore, in contrast to marginal ice zones, landfast ice-edges tend to form over the same location each year, providing unique potential for recurrent exposure to upwelling events. In particular, the southern edge of the Cape Bathurst polynya system appears to be a likely location for upwelling events and, therefore, may become a potential hotspot for sea ice primary production in the Amundsen Gulf. New hotspots of primary production may develop across the whole Arctic coastal zone, locally affecting the ice-associated food web.

## CONCLUSION GÉNÉRALE

Depuis les deux dernières décennies, le réchauffement climatique est considéré comme étant la plus importante menace pour la planète. L'intensification de la recherche scientifique a permis de mettre en évidence les effets de ce réchauffement climatique qui affecte plus particulièrement les régions polaires, avec des conséquences importantes sur les écosystèmes pélagiques, incluant directement celui de la glace de mer (Lavoie et al. 2005). Les études en modélisation confirment de plus en plus qu'il y aura de vastes étendues d'eau libre de glace présentes sur de plus longues périodes de temps, ce qui entraînera des modifications majeures de tout l'écosystème marin arctique, et en particulier sur le premier maillon du réseau alimentaire (Li et al. 2009). Il y a cependant encore peu d'études qui ont tenté d'évaluer l'impact de la forte réduction du couvert de glace sur les communautés sympagiques (e.g. Lavoie et al. 2005, 2010). Cette étude menée en mer de Beaufort nous a permis de porter une attention particulière sur la biomasse, l'abondance et la composition taxinomique des algues et autres protistes qui colonisent la base de la glace de mer. Les objectifs de cette étude étaient : (1) de décrire la variabilité spatio-temporelle de la biomasse, de l'abondance et de la composition taxinomique des algues sympagiques de la glace dérivante et côtière pendant la floraison printanière, et (2) d'évaluer l'importance des facteurs du milieu sur la dynamique de ces algues.

Au cours des 30 dernières années, la biomasse maximale rapportée dans la littérature pour la région de la mer de Beaufort était de l'ordre de  $30 \text{ mg chl } a \text{ m}^{-2}$  dans la glace côtière au printemps (Horner et Schrader 1982, Lee et al. 2008, Riedel et al. 2008, Rózańska et al. 2009). Les faibles biomasses chlorophylliennes dans le secteur canadien de la mer de Beaufort par rapport à d'autres régions de l'Arctique s'expliquent, en partie, par la très forte

stratification verticale de la couche supérieure de la colonne d'eau qui réduit, tout au long de l'année, les apports en nitrates entre la couche intermédiaire d'origine Pacifique riche en éléments nutritifs et la masse d'eau de surface polaire (Carmack et al. 2004, Róžańska et al. 2009).

Toutefois, au cours du printemps 2008, la très faible étendue de glace côtière, l'absence de formation d'un pont de glace à l'est du golfe d'Amundsen en mars et les vents forts dominants du nord-est ont créé des conditions météorologiques et océanographiques qui ont accru le mélange vertical dans la colonne d'eau, entraînant alors une remontée vers la surface de fortes concentrations de nutriments (Tremblay et al. 2011). Il se peut aussi que le pré-conditionnement de la colonne d'eau à l'automne ait favorisé une diminution de la stratification, ce qui aurait facilité la remontée d'eau profonde. Cet apport de nutriments nouveaux dans les eaux de surface polaires a permis l'accumulation d'une forte biomasse chlorophyllienne à la base des glaces côtière et dérivante, atteignant respectivement des concentrations maximales de 102 mg et 20,6 mg chl *a* m<sup>-2</sup>. La biomasse algale maximale dans la glace côtière et la concentration maximale en nitrate (11,9 μM) dans les eaux de surface étaient trois fois plus élevées que les valeurs maximales rapportées auparavant dans la mer de Beaufort.

L'abondance maximale des protistes ( $\geq 4 \mu\text{m}$ ) dans la glace côtière et dérivante était respectivement de  $20,7 \times 10^9$  cellules m<sup>-2</sup> et de  $6,2 \times 10^9$  cellules m<sup>-2</sup>. L'horizon inférieur de 0–3 cm était surtout colonisé par des diatomées pennales, principalement de l'espèce *Nitzschia frigida*, et ce, quel que soit le type de glace. Le nombre total d'entités taxinomiques a toutefois diminué comparativement à 2004, où 112 espèces et 140 taxons différents avaient été identifiés dans la glace côtière (Róžańska et al. 2009) alors que nous avons seulement répertorié 45 espèces et 84 taxons différents (Tableau 2). Notre étude de l'abondance des picoalgues et des nanoalgues dans la glace de mer était la première en son genre réalisée au printemps.

La production primaire potentielle à la base de la glace pendant la période de floraison a été estimée en multipliant le taux de croissance nette des algues par la valeur moyenne de leur biomasse carbonée. Pour la période comprise entre le 17 mars et le 8 mai, la production primaire maximale nette estimée de cette manière est de  $257 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  dans la glace côtière et de  $29 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  dans la glace dérivante. Dans la glace côtière, le taux de production primaire estimé au printemps 2008 est sept fois supérieur au taux mesuré au printemps 2004 dans la baie de Franklin (Riedel et al. 2008), mais comparable aux valeurs mesurées dans le passage de Résolute dans l'archipel arctique canadien (Smith et al. 1988).

Cette étude nous a permis de mieux comprendre l'impact potentiel de la diminution du couvert de glace sur l'écosystème sympagique de l'océan Arctique. Des événements de remontée d'eau profonde, potentiellement causés par de forts vents dominants du nord-est, auraient permis un apport en éléments nutritifs dans les eaux de surface (Tremblay et al. 2011). Avec la diminution de la durée de présence du couvert de glace de première année et de son étendue prévues pour les prochaines décennies en présence de vents favorables, il est fort probable que les événements de remontée d'eau profonde soient plus fréquents à la lisière de la glace le long des côtes de l'océan Arctique. Ceci permettrait la création de nouvelles zones plus productives que par le passé, influençant la production primaire annuelle et potentiellement l'ensemble du réseau alimentaire sur le plateau continental arctique. Toutefois, il est aussi possible que la contribution des algues de glace à la production primaire annuelle dans l'océan Arctique diminue au cours des prochaines décennies, une diminution causée par un amincissement de la glace et une perte d'habitat (Lavoie et al. 2010).





## **RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES**

- ACIA (2005) Arctic Climate Impact Assessment. Cambridge University Press, Cambridge
- Apollonio S (1961) The chlorophyll content of Arctic sea-ice. *Arctic* 14:197-200
- Ardyna M, Gosselin M, Michel C, Poulin M, Tremblay J-É (2011) Environmental forcing of phytoplankton community structure and function in the Canadian High Arctic: contrasting oligotrophic and eutrophic regions. *Mar Ecol Prog Ser* 442:37-57
- Arrigo KR, Sullivan CW (1992) The influence of salinity and temperature covariation on the photophysiological characteristics of Antarctic sea ice microalgae. *J Phycol* 28:746-756
- Arrigo KR, van Dijken GL (2004) Annual cycles of sea ice and phytoplankton in Cape Bathurst polynya, southeastern Beaufort Sea, Canadian Arctic. *Geophys Res Lett* 31:L08304, doi:10.1029/2003GL018978
- Arrigo KR, van Dijken GL (2011) Secular trends in Arctic Ocean net primary production. *J Geophys Res* 116:C09011, doi:10.1029/2011JC007151
- Arrigo KR, Mock T, Lizotte MP (2010) Primary producers and sea ice. In: Thomas DN, Dieckmann GS (eds) *Sea ice*, Second edition. Wiley-Blackwell, West Sussex, p 283-325
- Barber DG, Hanesiak JM (2004) Meteorological forcing of sea ice concentrations in the southern Beaufort Sea over the period 1979 to 2000. *J Geophys Res* 109:C06014, doi:10.1029/2003JC002027
- Buckley JR, Gammelsrød T, Johannessen JA, Johannessen OM, Røed LP (1979) Upwelling: oceanic structure at the edge of the Arctic ice pack in winter. *Science* 203:165-167

- Carmack E, Chapman DC (2003) Wind-driven shelf/basin exchange on an Arctic shelf: The joint roles of ice cover extent and shelf-break bathymetry. *Geophys Res Lett* 30:1778, doi:10.1029/2003GL017526
- Carmack EC, Macdonald RW, Jasper S (2004) Phytoplankton productivity on the Canadian Shelf of the Beaufort Sea. *Mar Ecol Prog Ser* 277:37-50
- Cleve PT (1873) On diatoms from the Arctic Sea. *Bih K Svenska Vetensk-Akad Handl* 1:1-28
- Comiso JC (2002) A rapidly declining perennial sea ice cover in the Arctic. *Geophys Res Lett* 29:1956, doi:10.1029/2002GL015650
- Comiso JC, Parkinson CL, Gersten R, Stock L (2008) Accelerated decline in the Arctic sea ice cover. *Geophys Res Lett* 35:L01703, doi:10.1029/2007GL031972
- Cota GF, Horne EPW (1989) Physical control of arctic ice algal production. *Mar Ecol Prog Ser* 52:111-121
- Cota GF, Anning JL, Harris LR, Harrison WG, Smith REH (1990) Impact of ice algae on inorganic nutrients in seawater and sea ice in Barrow Strait, NWT, Canada, during spring. *Can J Fish Aquat Sci* 47:1402-1415
- Cota GF, Legendre L, Gosselin M, Ingram RG (1991) Ecology of bottom ice algae: I. Environmental controls and variability. *J Mar Syst* 2:257-277
- Dickson DL, Gilchrist HG (2002) Status of marine birds of the southeastern Beaufort Sea. *Arctic* 55, Suppl 1:46-58
- Dieckmann GS, Hellmer HH (2010) The importance of sea ice: an overview. In: Thomas DN, Dieckmann GS (eds) *Sea ice*, Second edition. Wiley-Blackwell, West Sussex, p 1-22
- Ehrenberg CG (1841) Einen Nachtrag zu dem Vortrage über Verbreitung und Einfluß des mikroskopischen Lebens in Süd- und Nord-Amerika. *Monatsber Dtsch Akad Wiss Berlin* 1841:202-207

- Falk-Petersen S, Mayzaud P, Kattner G, Sargent JR (2009) Lipids and life strategy of Arctic *Calanus*. *Mar Biol Res* 5:18-39
- Fortier M, Fortier L, Michel C, Legendre L (2002) Climatic and biological forcing of the vertical flux of biogenic particles under seasonal Arctic sea ice. *Mar Ecol Prog Ser* 225:1-16
- Fritsen CH, Ackley SF, Kremer JN, Sullivan CW (1998) Flood-freeze cycles and microalgal dynamics in Antarctic pack ice. *Antarct Res Ser* 73:1-21
- Garrison DL, Buck KR (1986) Organism losses during ice melting: a serious bias in sea ice community studies. *Polar Biol* 6:237-239
- Gleitz M, Rutgers v. d. Loeff M, Thomas DN, Dieckmann GS, Millero FJ (1995) Comparison of summer and winter inorganic carbon, oxygen and nutrient concentrations in Antarctic sea ice brine. *Mar Chem* 51:81-91
- Gosselin M, Legendre L, Demers S, Ingram RG (1985) Responses of sea-ice microalgae to climatic and fortnightly tidal energy inputs (Manitounuk Sound, Hudson Bay). *Can J Fish Aquat Sci* 42:999-1006
- Gosselin M, Legendre L, Therriault J-C, Demers S, Rochet M (1986) Physical control of the horizontal patchiness of sea-ice microalgae. *Mar Ecol Prog Ser* 29:289-298
- Gosselin M, Legendre L, Therriault J-C, Demers S (1990) Light and nutrient limitation of sea-ice microalgae (Hudson Bay, Canadian Arctic). *J Phycol* 26:220-232
- 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
- Gradinger R (2009) Sea-ice algae: Major contributors to primary production and algal biomass in the Chukchi and Beaufort Seas during May/June 2002. *Deep-Sea Res II* 56:1201-1212

- Gradinger R, Spindler M, Henschel D (1991) Development of Arctic sea-ice organisms under graded snow cover. *Polar Res* 10:295-307
- Grasshoff K, Kremling K, Ehrhardt M (1999) Methods of seawater analyses. Third edition. Wiley-VCH, New York, 600 p
- Haas C, Pfaffling A, Hendricks S, Rabenstein L, Etienne J-L, Rigor I (2008) Reduced ice thickness in Arctic Transpolar Drift favors rapid ice retreat. *Geophys Res Lett* 35:L17501, doi:10.1029/2008GL034457
- Haecky P, Jonsson S, Andersson A (1998) Influence of sea ice on the composition of the spring phytoplankton bloom in the northern Baltic Sea. *Polar Biol* 20:1-8
- Hasle GR, Syvertsen EE (1997) Marine diatoms. In: Tomas CR (ed) Identifying marine phytoplankton. Academic Press, San Diego, p 5-385
- Hassol SJ (2004) Impacts of a warming Arctic: Arctic Climate Impact Assessment. Cambridge University Press, Cambridge, 144 p
- Holland MM, Bitz CM, Tremblay B (2006) Future abrupt reductions in the summer Arctic sea ice. *Geophys Res Lett* 33:L23503, doi:10.1029/2006GL028024
- Horner R (1985) Ecology of sea ice microalgae. In: Horner RA (ed) Sea ice biota. CRC Press, Boca Raton, p 83-103
- 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, Dieckmann GS, Guilliksen 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
- Juul-Pedersen T, Michel C, Gosselin M, Seuthe L (2008) Seasonal changes in the sinking export of particulate material under first-year sea ice on the Mackenzie Shelf (western Canadian Arctic). *Mar Ecol Prog Ser* 353:13-25

- Kerr RA (2007) Is battered Arctic sea ice down for the count? *Science* 318:33-34
- Knap A, Michaels A, Close A, Ducklow H, Dickson A (1996) Protocols for the Joint Global Ocean Flux Study (JGOFS) Core measurements. JGOFS report 19. Reprint of the IOC Manuals and Guides, no. 29, UNESCO, Bergen
- Krembs C, Tuschling K, Juterzenka Kv (2002) The topography of the ice-water interface – its influence on the colonization of sea ice by algae. *Polar Biol* 25:106-117
- Lavoie D, Denman K, Michel C (2005) Modeling ice algal growth and decline in a seasonally ice-covered region of the Arctic (Resolute Passage, Canadian Archipelago). *J Geophys Res* 110:C11009, doi:10.1029/2005JC002922
- Lavoie D, Denman KL, Macdonald RW (2010) Effects of future climate change on primary productivity and export fluxes in the Beaufort Sea. *J Geophys Res* 115:C04018, doi:10.1029/2009JC005493
- Lee SH, Whitledge TE, Kang SH (2008) Spring time production of bottom ice algae in the landfast sea ice zone at Barrow, Alaska. *J Exp Mar Biol Ecol* 367:204-212
- Legendre L, Ackley SF, Dieckmann GS, Gulliksen B, Horner R, Hoshiai T, Melnikov IA, Reeburgh WS, Spindler M, Sullivan CW (1992) Ecology of sea ice biota 2. Global significance. *Polar Biol* 12:429-444
- Li WKW, McLaughlin FA, Lovejoy C, Carmack EC (2009) Smallest algae thrive as the Arctic Ocean freshens. *Science* 326:539
- Lizotte MP (2001) The contributions of sea ice algae to Antarctic marine primary production. *Amer Zool* 41:57-73
- Lund JWG, Kipling C, Le Cren ED (1958) The inverted microscope method of estimating algal numbers and the statistical basis of estimations by counting. *Hydrobiologia* 11:143-170
- Maranger R, Bird DF, Juniper SK (1994) Viral and bacterial dynamics in Arctic sea ice during the spring algal bloom near Resolute, N.W.T., Canada. *Mar Ecol Prog Ser* 111:121-127

- Marie D, Simon N, Vaultot D (2005) Phytoplankton cell counting by flow cytometry. *In*: Andersen RA (ed) Algal culturing techniques. Academic Press, London, p 253-267
- Mathot S, Becquevort S, Lancelot C (1991) Microbial communities from the sea ice and adjacent water column at the time of ice melting in the northwestern part of the Weddell Sea. *Polar Res* 10:267-275
- McLaughlin FA, Carmack EC, Macdonald RW, Weaver A, Smith JN (2002) The Canada Basin, 1989–1995: Upstream events and far-field effects of the Barents Sea. *J Geophys Res* 107:3082, doi:10.1029/2001JC000904
- Medlin LK, Hasle GR (1990) Some *Nitzschia* and related diatom species from fast ice samples in the Arctic and Antarctic. *Polar Biol* 10:451-479
- Medlin LK, Priddle J (1990) Polar marine diatoms. British Antarctic Survey, Cambridge, 214 p
- Michel C, Legendre L, Demers S, Therriault J-C (1988) Photoadaptation of sea-ice microalgae in springtime: photosynthesis and carboxylating enzymes. *Mar Ecol Prog Ser* 50:177-185
- 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* 101:18,345-18,360
- Michel C, Gosselin M, Nozais C (2002) Preferential sinking export of biogenic silica during the spring and summer in the North Water Polynya (northern Baffin Bay): Temperature or biological control? *J Geophys Res* 107:3064, doi:10.1029/2000JC000408
- Mundy CJ (2007) Scale dependent forcing on ice algae dynamics: observations and modelling. Thèse de doctorat. Winnipeg : Université du Manitoba
- Mundy CJ, Barber DG, Michel C, Marsden RF (2007) Linking ice structure and microscale variability of algal biomass in Arctic first-year sea ice using an in situ photographic technique. *Polar Biol* 30:1099-1114

- Mundy CJ, Gosselin M, Ehn J, Gratton Y, Rossnagel A, Barber DG, Martin J, Tremblay J-É, Palmer M, Arrigo KR, Darnis G, Fortier L, Else B, Papakyriakou T (2009) Contribution of under-ice primary production to an ice-edge upwelling phytoplankton bloom in the Canadian Beaufort Sea. *Geophys Res Lett* 36:L17601, doi:10.1029/2009GL038837
- Mundy, CJ, Gosselin M, Ehn J, Belzile C, Poulin M, Alou E, Roy S, Hop H, Lessard S, Papakyriakou, T, Barber D, Stewart J (2011) Characteristics of two distinct high-light acclimated algal communities during advanced stages of sea ice melt. *Polar Biol* 34:1869-1886
- Niemi A, Michel C, Hille K, Poulin M (2011) Protist assemblages in winter sea ice: setting the stage for the spring ice algal bloom. *Polar Biol* 34:1803-1817
- Not F, Massana R, Latasa M, Marie D, Colson C, Eikrem W, Pedrós-Alió C, Vaultot D, Simon N (2005) Late summer community composition and abundance of photosynthetic picoeukaryotes in Norwegian and Barents Seas. *Limnol Oceanogr* 50:1677-1686
- 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
- NSIDC (2012) National Snow and Ice Data Center. Boulder, Colorado, USA, <http://nsidc.org/arcticseaicenews> (site web consulté le 19 septembre 2012)
- Ogi M, Yamakazi K, Wallace JM (2010) Influence of winter and summer surface wind anomalies on summer Arctic sea ice extent. *Geophys Res Lett* 37:L07701, doi:10.1029/2009GL042356
- Parsons TR, Maita Y, Lalli CM (1984) A manual of chemical and biological methods for seawater analysis. Pergamon Press, Toronto, 184 p
- Perovich DK, Roesler CS, Pegau WS (1998) Variability in Arctic sea ice optical properties. *J Geophys Res* 103:1193-1208



- 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
- Petrich C, Eicken H (2010) Growth, structure and properties of sea ice. *In*: Thomas DN, Dieckmann GS (eds) *Sea ice*, Second edition. Wiley-Blackwell, West Sussex, p 23-72
- Pogson L, Tremblay B, Lavoie D, Michel C, Vancoppenolle M (2011) Development and validation of a one-dimensional snow-ice-algae model against observations in Resolute Passage, Canadian Archipelago. *J Geophys Res* 116:C04010, doi:10.1029/2010JC006119
- Poulin M (1990) Sea ice diatoms (Bacillariophyceae) of the Canadian Arctic. I. The genus *Stenoneis*. *J Phycol* 26:156-167
- Poulin M (1993) *Craspedopleura* (Bacillariophyta), a new diatom genus of arctic sea ice assemblages. *Phycologia* 32:223-233
- Poulin M, Cardinal A (1982a) Sea ice diatoms from Manitounuk Sound, southeastern Hudson Bay (Quebec, Canada). I. Family Naviculaceae. *Can J Bot* 60:1263-1278
- Poulin M, Cardinal A (1982b) Sea ice diatoms from Manitounuk Sound, southeastern Hudson Bay (Quebec, Canada). II. Family Naviculaceae, genus *Navicula*. *Can J Bot* 60:2825-2845
- Poulin M, Cardinal A (1983) Sea ice diatoms from Manitounuk Sound, southeastern Hudson Bay (Quebec, Canada). III. Cymbellaceae, Entomoneidaceae, Gomphonemataceae, and Nitzschiaceae. *Can J Bot* 61:107-118
- Poulin M, Daugbjerg N, Gradinger R, Ilyash L, Ratkova T, von Quillfeldt C (2011) The pan-Arctic biodiversity of marine pelagic and sea-ice unicellular eukaryotes: a first-attempt assessment. *Mar Biodivers* 41:13-28
- Ralph PJ, Ryan KG, Martin A, Fenton G (2007) Melting out of sea ice causes greater photosynthetic stress in algae than freezing in. *J Phycol* 43:948-956

- Renaud PE, Riedel A, Michel C, Morata N, Gosselin M, Juul-Pedersen T, Chiuchiolo A (2007) Seasonal variation in benthic community oxygen demand: A response to an ice algal bloom in Beaufort Sea, Canadian Arctic? *J Mar Syst* 67:1-12
- Riedel A, Michel C, Gosselin M (2006) Seasonal study of sea-ice exopolymeric substances on the Mackenzie shelf: implications for transport of sea-ice bacteria and algae. *Aquat Microb Ecol* 45:195-206
- Riedel A, Michel C, Gosselin M, LeBlanc B (2007a) Enrichment of nutrients, exopolymeric substances and microorganisms in newly formed sea ice on the Mackenzie shelf. *Mar Ecol Prog Ser* 342:55-67
- Riedel A, Michel C, Gosselin M (2007b) Grazing of large-sized bacteria by sea-ice heterotrophic protists on the Mackenzie Shelf during the winter–spring transition. *Aquat Microb Ecol* 50:25-38
- Riedel A, Michel C, Gosselin M, LeBlanc B (2008) Winter–spring dynamics in sea-ice carbon cycling in the coastal Arctic Ocean. *J Mar Syst* 74:918-932
- Rózańska M, Poulin M, Gosselin M (2008) Protist entrapment in newly formed sea ice in the Coastal Arctic Ocean. *J Mar Syst* 74:887-901
- Rózańska M, Gosselin M, Poulin M, Wiktor JM, Michel C (2009) Influence of environmental factors on the development of bottom ice protist communities during the winter–spring transition. *Mar Ecol Prog Ser* 386:43-59
- Runge JA, Ingram RG (1988) Underice grazing by planktonic, calanoid copepods in relation to a bloom of ice microalgae in southeastern Hudson Bay. *Limnol Oceanogr* 33:280-286
- Serreze MC, Holland MM, Stroeve J (2007) Perspectives on the Arctic's shrinking sea-ice cover. *Science* 315:1533-1536
- Simard M (2003) Influence des facteurs du milieu sur la dynamique printanière des microalgues de glace de la région des Eaux du Nord (baie de Baffin). Mémoire de maîtrise. Rimouski : Université du Québec à Rimouski

- Sime-Ngando T, Gosselin M, Juniper SK, Levasseur M (1997) Changes in sea-ice phagotrophic microprotists (20–200 µm) during the spring algal bloom, Canadian Arctic Archipelago. *J Mar Syst* 11:163-172
- Smith REH, Anning J, Clement P, Cota G (1988) Abundance and production of ice algae in Resolute Passage, Canadian Arctic. *Mar Ecol Prog Ser* 48:251-263
- Smith REH, Harrison WG, Harris LR, Herman AW (1990) Vertical fine structure of particulate matter and nutrients in sea ice of the High Arctic. *Can J Fish Aquat Sci* 47:1348-1355
- Smith REH, Gosselin M, Taguchi S (1997) The influence of major inorganic nutrients on the growth and physiology of high arctic ice algae. *J Mar Syst* 11:63-70
- Smith WO Jr, Barber DG (2007) Polynyas, windows of the world. Elsevier Oceanographic Series, Amsterdam, 458 p
- Springer AM, McRoy CP, Flint MV (1996) The Bering Sea Green Belt: shelf-edge processes and ecosystem production. *Fish Oceanogr* 5:205-223
- Stirling I (1997) The importance of polynyas, ice edges, and leads to marine mammals and birds. *J Mar Syst* 10:9-21
- Stroeve J, Holland MM, Meier W, Scambos T, Serreze M (2007) Arctic sea ice declines: Faster than forecast. *Geophys Res Lett* 34:L09501, doi:10.1029/2007GL029703
- Tanimura A, Hoshiai T, Fukuchi M (1996) The life cycle strategy of the ice-associated copepod, *Paralabidocera antarctica* (Calanoida, Copepoda), at Syowa Station, Antarctica. *Antarct Sci* 8:257-266
- Thomsen HA (1992) Plankton i de indre danske farvande. Havforskning fra Miljøstyrelsen, Volume 11. Scantryk, Copenhagen, 331 p
- Thomson RE, Fine IV (2003) Estimating mixed layer depth from oceanic profile data. *J Atmos Oceanic Technol* 20:319-329

- Tremblay G, Belzile C, Gosselin M, Poulin M, Roy S, Tremblay J-É (2009) Late summer phytoplankton distribution along a 3500 km transect in Canadian Arctic waters: strong numerical dominance by picoeukaryotes. *Aquat Microb Ecol* 54:55-70
- Tremblay J-É, Simpson K, Martin J, Miller L, Gratton Y, Barber D, Price NM (2008) Vertical stability and the annual dynamics of nutrients and chlorophyll fluorescence in the coastal, southeast Beaufort Sea. *J Geophys Res* 113:C07S90, doi:10.1029/2007JC0044547
- Tremblay J-É, Bélanger S, Barber D, Asplin M, Martin J, Darnis G, Fortier L, Gratton Y, Link H, Archambault P, Sallon A, Michel C, Williams WJ, Philippe B, Gosselin M (2011) Climate forcing multiplies biological productivity in the coastal Arctic Ocean. *Geophys Res Lett* 38:L18604, doi: 10.1029/2011GL048825
- von Quillfeldt CH (1997) Distribution of diatoms in the Northeast Water Polynya, Greenland. *J Mar Syst* 10:211–240
- Wadhams P (2000) Ice in the ocean. Gordon and Breach Science Publishers, Amsterdam, 364 p
- Wadhams P, Lange MA, Ackley SF (1987) The ice thickness distribution across the Atlantic sector of the Antarctic Ocean in midwinter. *J Geophys Res* 92:14,535-14,552
- Wang M, Overland JE (2009) A sea ice free summer Arctic within 30 years? *Geophys Res Lett* 36:L07502, doi:10.1029/2009GL037820
- Weeks WF, Ackley SF (1982) The growth, structure and properties of sea ice. CRREL Monograph, 82-1, Cold Reg Res and Eng Lab, Hanover, NH
- Welch HE, Bergmann MA (1989) Seasonal development of ice algae and its predictions from environmental factors near Resolute, N.W.T., Canada. *Can J Fish Aquat Sci* 46:1793-1804
- Williams WJ, Carmack EC (2008) Combined effect of wind-forcing and isobath divergence on upwelling at Cape Bathurst, Beaufort Sea. *J Mar Res* 66:645-663





