



HAL
open science

Impact de la fonte de la glace sur le phytoplancton et le CO₂ de l'Océan Arctique

Pierre Vincent Coupel

► **To cite this version:**

Pierre Vincent Coupel. Impact de la fonte de la glace sur le phytoplancton et le CO₂ de l'Océan Arctique. Milieux et Changements globaux. Université Pierre et Marie Curie - Paris VI, 2012. Français. NNT: . tel-00747878

HAL Id: tel-00747878

<https://theses.hal.science/tel-00747878>

Submitted on 2 Nov 2012

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

**THESE DE DOCTORAT DE
L'UNIVERSITE PIERRE ET MARIE CURIE**

Ecole Doctorale des Sciences de l'Environnement

Spécialité
Biogéochimie de l'Océan

Pierre COUPEL

Pour obtenir le grade de
DOCTEUR de l'UNIVERSITÉ PIERRE ET MARIE CURIE

**Impact de la fonte de la glace sur le
phytoplancton et le CO₂ de l'Océan Arctique**

Soutenue le 30 mars 2012

Devant le jury composé de :

Pr. Alain SALIOT,	Président du Jury	LOCEAN, Paris
Dr. Marie-Alexandrine SICRE,	Directrice de thèse	LSCE, Gif-sur Yvette
Dr. Diana RUIZ-PINO,	Co-Directrice de thèse	LOCEAN, Paris
Pr. Jean-Eric TREMBLAY,	Rapporteur	U. Laval, Québec
Dr. Bruno DELILLE,	Rapporteur	AGO, Liège
Dr. Jean-Claude GASCARD,	Examinateur	LOCEAN, Paris
Dr. Véronique GARCON,	Examinatrice	LEGOS, Toulouse
Pr. Catherine GOYET,	Examinatrice	IMAGES, Perpignan

*Thèse effectuée au sein de l'équipe Austral-Boréal du Laboratoire d'Océanographie et du Climat :
Expérimentations et Approches Numériques (LOCEAN – IPSL, UMR 7159 CNRS/IRD/UPMC/MNHN)*

Résumé

Les impacts les plus rapides et intenses du changement climatique sont observés actuellement dans l'Océan Arctique. La grande sensibilité de cet environnement polaire a été révélée par la réduction exceptionnelle de la banquise ces derniers étés. Quels est l'impact de la fonte de la glace sur le phytoplancton et la prise de CO₂ atmosphérique ?

La réponse à cette question s'appuie sur des observations obtenues durant deux campagnes océanographiques, réalisées en Arctique de l'Ouest, au cours des étés 2008 et 2010, années record de fonte de la banquise. Plusieurs paramètres caractérisent l'environnement physique (température, salinité, couvert de glace de mer) et les conditions de croissance du phytoplancton (lumière, nutriments). Des mesures de production primaire, pigments et taxonomie ont permis de décrire et quantifier les communautés phytoplanctoniques. La chimie des carbonates associée aux données d'hydrologiques et du phytoplancton permet d'estimer l'impact de la fonte de la glace sur la prise de CO₂ atmosphérique.

Les régions du front de glace, les eaux libres de glace des bassins profonds et du plateau continental, et celles englacées présentent des populations phytoplanctoniques et une chimie des carbonates différente. Le rôle de l'accumulation d'eau douce lié à la fonte (« freshening ») est évalué sur la biomasse et la structure des communautés phytoplanctoniques. L'impact de la dilution et de la désalinisation induit par le freshening est analysé sur la prise de CO₂ et l'acidification des eaux arctiques. Les résultats obtenus pendant des étés de fonte record sont comparés à des données antérieures documentant des années pendant lesquelles l'Océan Arctique était plus englacé. Cette comparaison suggère que biomasses, production primaire, espèces de phytoplancton et pression partielle de CO₂ de l'eau de surface sont modifiés dans un Océan Arctique affecté par l'accélération de la fonte de la glace.

MOTS CLES : OCEAN ARCTIQUE, FONTE DE LA GLACE, BIOGEOCHIMIE MARINE, PHYTOPLANCTON, CO₂

Abstract

The most abrupt changes in response to climate change are observed in the Arctic Ocean. The high sensitivity of this polar environment was revealed by the exceptional sea ice reduction in recent summers. What is in turn the impact of ice melting on phytoplankton and atmospheric CO₂ uptake?

To address this question data were acquired during two oceanographic cruises carried out in the Western Arctic, during two summers 2008 and 2010 of extensive ice melting. Several parameters were used to characterize the physical environment (temperature, salinity, sea ice cover) and conditions for phytoplankton growth (light, nutrients). Primary production, pigments and taxonomy data were generated to describe and quantify the phytoplankton communities. Carbonate chemistry, hydrology and phytoplankton observations were combined to estimate the impact of ice melting on atmospheric CO₂ uptake.

Sub-regions were distinguished based on their sea ice cover, namely the ice edge, the ice-free deep basins and shelves and ice-covered areas where phytoplankton communities and carbonate chemistry differ. The role of freshening resulting from sea ice melting is evaluated from the biomass and phytoplankton community structure. We further investigated the impact of dilution and desalinization due to freshening on the CO₂ uptake and acidification of the Arctic waters. Comparison to historical data documenting heavy ice years suggests that biomass, primary production, phytoplankton species and seawater CO₂ are greatly modified in an Arctic Ocean affected by accelerated melting of ice.

KEYWORDS: ARCTIC OCEAN, ICE MELTING, MARINE BIOGEOCHEMISTRY, PHYTOPLANKTON, CO₂

« La réalité ne peut être saisie par une pensée, une phrase ou une explication. La réalité est une vision directe du monde tel qu'il est, et non tel que notre intellect la cartographie, le décrit ou le conçoit. »

« Plus nous nous accrochons aux concepts, plus nous oublions le suprême trésor qui est à portée de nos main, la Réalité elle-même. »

Steve Hagen

Remerciements

Cette thèse fut la découverte du monde de la recherche mais surtout du monde professionnel et des relations humaines au sein du travail. C'est une véritable redécouverte de soi dans un nouveau contexte de vie. J'ai ressenti ces trois années comme une maturation entre l'étudiant et le professionnel. Je dois en grande partie cet apprentissage à Diana Ruiz-Pino, ma responsable de thèse. Diana, merci de m'avoir permis d'explorer les nombreuses facettes du travail de recherche. Merci pour ta confiance et ton soutien sans faille quelles que soient les difficultés. Merci pour l'investissement, le temps et l'énergie que tu offres à tes étudiants pour qu'ils puissent se construire le meilleur avenir possible. Merci de m'avoir transmis ta passion pour la science des idées et de savoir laisser libre court à l'originalité. Nos discussions scientifiques m'ont été très précieuses et ont toujours fait évoluer mon cheminement intérieur. Elles m'ont appris que notre travail consiste plus souvent à se poser des questions qu'à y répondre. Nos discussions non scientifiques m'ont également beaucoup appris. J'ai la certitude qu'un chercheur doit tendre à développer sa curiosité dans tous les domaines de la connaissance. La réalité ne pouvant être comprises que par une vision globale et intégrée. La biogéochimie marine m'a beaucoup séduit dans ce sens car elle réunit les univers physiques, chimiques et biologiques fournissant une approche de l'océan selon diverses échelles de temps et d'espace. Cependant, cette pluridisciplinarité requiert la maîtrise de nombreux outils et concepts et nécessite un long apprentissage qui ne fait que commencer pour moi.

Je voudrais remercier Jean-Claude Gascard qui a su transmettre sa passion des régions polaires par la narration de ces expéditions scientifiques. Je te transmets toute ma gratitude pour m'avoir intégré à des projets européens aussi intéressants et prestigieux que DAMOCLES et Arctic Tipping Point (ATP) qui ont permis à cette thèse de voir le jour. Je dois ma participation aux deux campagnes océanographiques effectuées pendant cette thèse à Jean-Claude et Diana. Ces participations sont les fruits des collaborations et amitiés nationales et internationales qu'ils entretiennent notamment avec la Chine et le Québec.

Merci à Marie-Alexandrine Sicre, ma directrice de thèse, pour son investissement et son efficacité au travail. Son aide a toujours permis à cette recherche de faire des bonds en avant. Son esprit critique m'a poussé à argumenter et à mieux en développer certains points clés.

Je remercie Véronique Garçon qui a répondu présente lors des moments difficiles. Merci d'avoir accepté de prendre les commandes de cette thèse pendant une année. Ma participation à l'école d'été internationale SOLAS fut pour moi un grand bol d'air frais où j'ai pu rencontrer des étudiants de tous horizons. Cette école m'a permis de partager mes doutes et mes joies de doctorant et m'a donné le sentiment précieux d'appartenir à une « famille » internationale de jeunes scientifiques.

Je tiens à remercier l'ensemble des membres du jury. Merci à mes deux rapporteurs, Jean-Eric Tremblay et Bruno Delille, qui m'ont fait l'honneur de bien vouloir évaluer ces trois années de travail. Merci à Alain Saliot de présider le jury avec toute la solennité qu'il sait offrir à une soutenance. Merci à Catherine Goyet qui a bien voulu accepter le rôle d'examinatrice mais aussi pour ses conseils avisés en matière de biogéochimie du carbone.

Merci à Paul Wassmann, coordinateur du programme européen ATP, qui a permis à cette thèse de s'inclure et d'être financée par un aussi porteur et intéressant que ATP.

Je remercie chaleureusement Chen Jianfang et son équipe pour leur accueil au sein du Second Institute of Oceanography à Hangzhou et pour leur attention et leur générosité tous au long des 2 mois passés en leur compagnie. Merci à Jin Haiyan qui m'a épaulé pour la mise en place du protocole d'analyse des pigments et pour l'utilisation de l'HPLC au laboratoire chinois d'Hangzhou. Merci au SOA (State of Oceanic Administration), à Chen Jianfang et à mes collègues chinois pour avoir organisé et financé ma participation à la campagne de terrain CHINARE 2010 sur le brise-glace Chinois Xuelong (« Dragon des glaces »). Un grand merci au capitaine du « Dragon des glaces » et à toute l'équipe pour m'avoir accueilli à leur bord pendant les 80 jours d'une campagne océanographique au centre de l'Arctique. Cette tranche de vie restera pour moi une expérience professionnelle, culturelle et humaine inoubliable.

Merci aux membres de mon comité de thèse, Guillaume Massé, Luc Beaufort et Marcel Babin d'avoir apporté une vision extérieure à mon travail et soumis des suggestions pour son bon déroulement. Je remercie particulièrement Luc pour m'avoir accueilli à maintes reprises dans son laboratoire afin que je puisse observer au travers de microscopes polarisés ou électroniques la beauté des coccolithophoridés. Marcel, merci de m'avoir inclus dans le programme franco-canadien MALINA et ainsi offert la possibilité d'embarquer sur le brise-glace Amundsen pendant une partie de la campagne océanographiques entre l'océan Pacifique et la Mer de Beaufort. Par la même occasion, je remercie le capitaine et les membres d'équipage de l'Amundsen qui m'ont invité sur leur navire pendant deux semaines. Cette mission fut pour moi la découverte du monde polaire, synonyme du premier ours polaire, du premier morse et de la première traversée du cercle polaire Arctique.

Je remercie la direction du LOCEAN pour avoir hébergé cette thèse et fourni le soutien nécessaire, afin qu'elle soit menée à terme dans de bonnes conditions. Merci aux membres du secrétariat pour avoir effectué le travail administratif indispensable à son bon déroulement. Un merci spécial à Dani pour sa bonne humeur communicative, sa disponibilité et sa gentillesse. Merci à Mehrad Rafizadeh à qui je dois l'apprentissage et l'élaboration de programmes informatiques, que ce fut lors de mon stage de Master ou lors de cette thèse. Merci également de m'avoir dépanné de sucre pour adoucir mon café.

Cette thèse fut jalonnée de nombreuses collaborations pour l'apprentissage des méthodes analytiques et l'acquisition des données océanographiques utilisées dans cette recherche. Merci à Doris Thuillier de m'avoir appris à utiliser le dosage

potentiométrique pour l'acquisition des données de CO₂. Merci à Beatriz Beker du LEMAR (Plouzané) pour avoir partagé pendant deux semaines son exceptionnelle connaissance de la taxonomie du phytoplancton. Merci à Alain Cauté pour son accueil au Muséum National d'Histoire Naturelles (MNHN) qui m'a offert la possibilité d'effectuer des comptages taxonomiques. Merci à Hervé Claustre de m'avoir reçu au Laboratoire de Villefranche-sur-mer (LOV) et à Joséphine Ras pour son initiation à la méthode HPLC (High Performance Liquid Chromatography).

Je voudrais aussi exprimer ma reconnaissance aux nombreuses personnes qui m'ont aidé au quotidien au laboratoire LOCEAN. Philippe Lattes pour son aide à la programmation et aussi pour la préparation des campagnes en mer. Ce fut également un grand plaisir de t'avoir comme compagnon de restaurant. Merci à Laetitia Nitkiewicz pour les pauses café, ses conseils et critiques culturels et son aide administrative. Mes passages dans les sous-sols de Jussieu pour organiser les campagnes en mer, fabriquer un système de filtration ou emballer du matériel furent facilités par l'aide et la bonne humeur de Claude Le Garnec, que je remercie. Merci à Hervé Le Goff pour ses conseils avisés d'aventurier du grand Nord et pour m'avoir initié à l'utilisation de la bouteille Nansen. Merci à Julien Vincent et Paul Zakharov, pour les dépannages informatiques mais aussi pour nos discussions photo, vélo ou basket. Merci à mon homonyme Pierre Cauchy pour avoir eu la patience de faire et de m'expliquer les calculs de vents. Merci aux autres thésards et stagiaires de l'équipe Austral-Boréal, Antoine Bouvet, Laurent Oziel, Rafiqua Boutarène et Emmanuel Piquillier qui ont apportés de nouvelles approches et pour les discussions constructives autour des données Arctiques récoltées pendant la thèse. Un grand merci à Laurent pour les corrections bibliographiques de la thèse.

Un merci particulier à Pascaline Bourgain, amie, collègue, et compagne de campagnes océanographiques. C'est un réel plaisir de pouvoir partager avec toi la complicité d'une mission aussi incroyable que celle vécue sur le brise-glace XueLong. Ton audace, ta volonté et ta capacité à aller de l'avant sont des exemples à suivre pour moi. Merci de toujours être à l'écoute, prête à m'aider et à me remonter le moral.

Merci à mes compatriotes de bureau qui m'ont accompagné depuis le début de cette aventure. Simon Pasquet pour ses conseils santé et ses pensées philosophiques ; Gaëlle Parard pour les pauses goûter et ses conseils pour diverses procédures administratives. Je pense aussi à mes autres collègues de bureau, Alice Renaud et Ramiro Ferrari qui sont arrivés en cours de thèse et avec qui la cohabitation se fit à merveille. Je remercie l'ensemble de mes partenaires de la pause déjeuner qui me permettaient d'effectuer une coupure essentielle dans la journée de travail. La bonne ambiance entre « jeunes scientifiques » fut une des composantes qui me procurait un réel enthousiasme à venir chaque matin au laboratoire.

Mes remerciements les plus profonds vont à ma famille. A mes parents qui ont su me supporter pendant les moments difficiles de la rédaction de la thèse. Leurs conseils furent salvateurs pour affronter et surmonter toutes les épreuves et ont toujours su me ramener aux choses essentielles lorsque le flou se créait. Je tiens aussi à exprimer

ma tendresse à tous mes proches et amis qui ont suivis et suivent toujours mon parcours.

Enfin, je remercie l'Océan Arctique d'exister et d'avoir émerveillé mon esprit d'images et de sensations. L'Arctique reste une des rares parties du monde où l'empreinte de l'homme reste encore invisible. Cet univers polaire est loin de notre vision monotone et inhospitalière mais révèle chaque printemps une multitude de couleurs et de vie. Nous devons apprendre à connaître et préserver cet environnement unique avant qu'il ne soit bouleversé irrémédiablement par nos activités.

Table des matières

Résumé	3
Abstract	4
Remerciements	
Table des matières	11
Introduction générale	15
1. Pourquoi étudier l'Arctique ?	16
1.1. Spécificités polaires	16
1.2. Un océan fortement touché par le changement climatique	17
1.3. Des répercussions environnementales et sociétales majeures	18
1.4. Une région très perturbée mais peu documentée	20
2. Caractéristiques physiques et biogéochimiques de l'Océan Arctique	21
2.1. Un océan contrasté	21
2.2. Un océan stratifié par la salinité	25
3. Un écosystème rythmé par une saisonnalité extrême	27
4. L'Océan polaire Arctique : un puits à carbone	33
5. Problématique	36
6. Objectifs généraux	37
7. Approches	37
7.1. Campagnes océanographiques	38
7.2. Contexte national et international	40
8. Méthodologie	41
8.1. Type de données - Méthodes analytiques	41
8.2. Organisation du manuscrit	43
Chapitre 1. Impact de la fonte de la glace sur la productivité primaire	45

Résumé	46
Article 1: The role of freshening in controlling phytoplankton production in the Pacific sector of the Arctic Ocean	48
Abstract	49
Introduction	50
1. Methods	52
1.1. The CHINARE 2008 cruise	52
1.2. Hydrographical and ice data	53
1.3. Nutrients	55
1.4. Chlorophyll- <i>a</i> and primary productivity	55
2. Results	56
2.1. The physical environment	56
2.2. Nutrients, chlorophyll- <i>a</i> and primary productivity	60
3. Discussion	64
3.1. Nutrient source: the Pacific Water	64
3.2. Shallow productive shelf (66°N–73°N)	66
3.3. Open oligotrophic basins (73°N- 86°N)	68
4. Conclusions	75
Annexes	78
References	79

Chapitre 2. Impact de la fonte de la glace sur les communautés

phytoplanktoniques

Résumé	86
---------------	-----------

Article 2: Phytoplankton distribution in unusually low sea ice cover over the Pacific Arctic

Abstract	89
Introduction	89
1. Methods	91

1.1.	Study area _____	91
1.2.	HPLC pigments _____	93
1.3.	Light microscopy identification, counts and biomass of phytoplankton _____	94
2.	Results _____	94
2.1.	Physical and biogeochemical parameters _____	94
2.2.	Spatial distribution of phytoplankton communities _____	96
3.	Discussion _____	104
3.1.	Comparison between pigments and taxonomic counts _____	104
3.2.	Comparison with previous expeditions in the Canadian Arctic _____	107
3.3.	Impact of ice melting on the phytoplankton distribution _____	110
4.	Conclusions _____	114
	Acknowledgements _____	115
	References _____	116
	<i>Chapitre 3. Impact de la fonte de la glace sur la prise de CO₂ et la capacité tampon des eaux _____</i>	<i>121</i>
	<i>Résumé _____</i>	<i>122</i>
	<i>Chapitre 3: Impact de la fonte de la glace sur la prise de CO₂ et la capacité tampon des eaux _____</i>	<i>123</i>
	Introduction _____	123
1.	Méthodes et Approches _____	125
1.1.	Acquisition des données _____	125
1.2.	Méthodes d'analyses et de calculs du système des carbonates _____	126
1.3.	Calcul de de la vitesse d'invasion du CO ₂ atmosphérique dans l'océan _____	129
2.	Résultats _____	131
2.1.	Distribution de la pCO ₂ de surface _____	131
2.2.	Comparaison avec des données antérieures de pCO ₂ _____	133
2.3.	Couvert de glace et pCO ₂ : 3 cas de figures, 1994, 2008 et 2010 _____	134
3.	Discussion _____	137
3.1.	Processus contrôlant la pCO ₂ de surface _____	137

3.2.	Rôle de l'accumulation d'eau douce sur la chimie des carbonates	144
3.3.	Acidification	149
4.	Conclusions	151
	Annexes	158
a.	Calculs théorique de l'effet d'ajout d'eau douce sur le pCO ₂	157
b.	Figures annexes	158
c.	Tables annexes	161
	Conclusions générales	163
	Perspectives	171
	Bibliographie	173
	Annexes	180
	Annexe A : Processus affectant le CO₂ de l'Arctique	181
	Annexe B : Méthodes d'analyse et collaborations de la thèse	182
	Annexe C : Article 4	183

Introduction générale

1. Pourquoi étudier l'Arctique ?	16
1.1. Spécificités polaires	16
1.2. Un océan fortement touché par le changement climatique	17
1.3. Des répercussions environnementales et sociétales majeures	18
1.4. Une région très perturbée mais peu documentée	20
2. Caractéristiques physiques et biogéochimiques de l'Océan Arctique	21
2.1. Un océan contrasté	21
2.2. Un océan stratifié par la salinité	25
3. Un écosystème rythmé par une saisonnalité extrême	27
4. L'Océan polaire Arctique : un puits à carbone	33
5. Problématique	36
6. Objectifs généraux	37
7. Approches	37
7.1. Campagnes océanographiques	38
7.2. Contexte national et international	40
8. Méthodologie	41
8.1. Type de données - Méthodes analytiques	41
8.2. Organisation du manuscrit	43

1. Pourquoi étudier l'Arctique ?

1.1. Spécificités polaires

Pour comprendre l'écosystème et la biogéochimie de l'océan Arctique, il est indispensable de tenir compte de deux particularités propres à cet océan : i) une saisonnalité extrême contrôlée par le cycle annuel d'ensoleillement qui varie de 0 h par jour en hiver, à 24h par jour en été ii) une couche de glace qui peut atteindre plusieurs mètres d'épaisseur. La banquise recouvre la totalité de l'océan Arctique en hiver (Fig. 1). La partie centrale de l'Arctique est couverte de glace pluriannuelle épaisse (3-7m) tandis que la glace saisonnière plus fine (1-2m) recouvre les mers marginales. L'extension de la banquise est minimale à la fin de l'été en septembre, les mers marginales sont alors libérées des glaces (*Parkinson et al., 1999*). Les bassins occupant les plus hautes latitudes restent couverts de glace toute l'année.

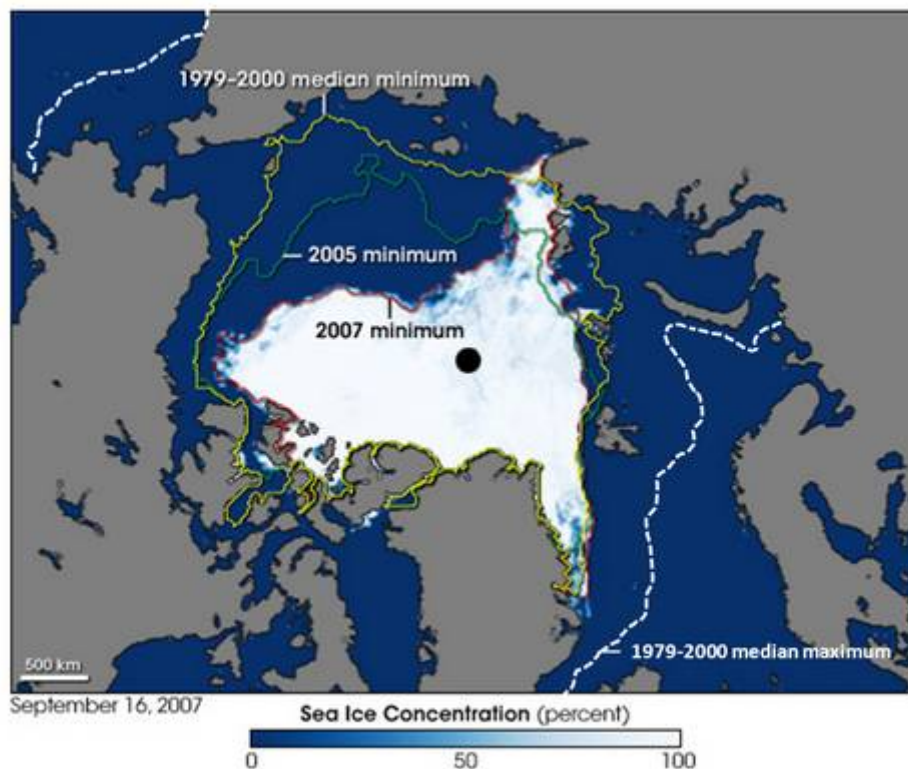


Figure 1 : Concentration en glace de l'océan Arctique pendant le record de recul de la banquise, le 16 septembre 2007, par le capteur Advanced Microwave Scanning Radiometer de EOS (AMSR-E) obtenue à partir du satellite Aqua de la NASA. Le minimum de glace de l'été 2005 est indiqué par le tracé vert, le minimum (été) et le maximum (hiver) de glace moyennée entre 1979 et 2000 sont montrés par les tracés en trait plein rouge (minimum) et en train discontinu blanc (maximum).

Cependant avec l'accélération de la fonte depuis 2007 et notamment la fonte des glaces pluriannuelles, une partie des bassins profonds devient libre de glace en été tandis que les plateaux sont libérés plus tôt et recouverts plus tard par la glace (*Perovich, 2011*).

La présence/absence de la banquise Arctique affecte des paramètres clés pour les producteurs primaires et le cycle du carbone tel que la pénétration de lumière, l'action du vent et les échanges de gaz et de chaleur entre l'océan et l'atmosphère. La banquise forme également un habitat pour les algues de glace ainsi que pour de nombreux mammifères.

1.2. Un océan fortement touché par le changement climatique

L'océan Arctique est la zone la plus touchée par le changement climatique global (*IPCC, 2001*). L'augmentation de la température moyenne en Arctique, de 2-3°C depuis 1950 et de 4°C en hiver, est la plus forte du globe (*Chapman et Walsh, 2003*). A l'échelle d'une génération, des changements sont déjà perceptibles, dont le plus remarquable est la réduction de la couverture et de l'épaisseur de la glace. La reconstruction récente de *Kinnard et al. (2011)* obtenue à partir de proxy continentaux (cernes d'arbres, carottes de glace et marines, séquences lacustres, sources documentaires) indique que cette diminution du couvert de glace se serait accélérée depuis 1970 (Fig. 2) et serait sans précédent depuis les 6 derniers siècles.

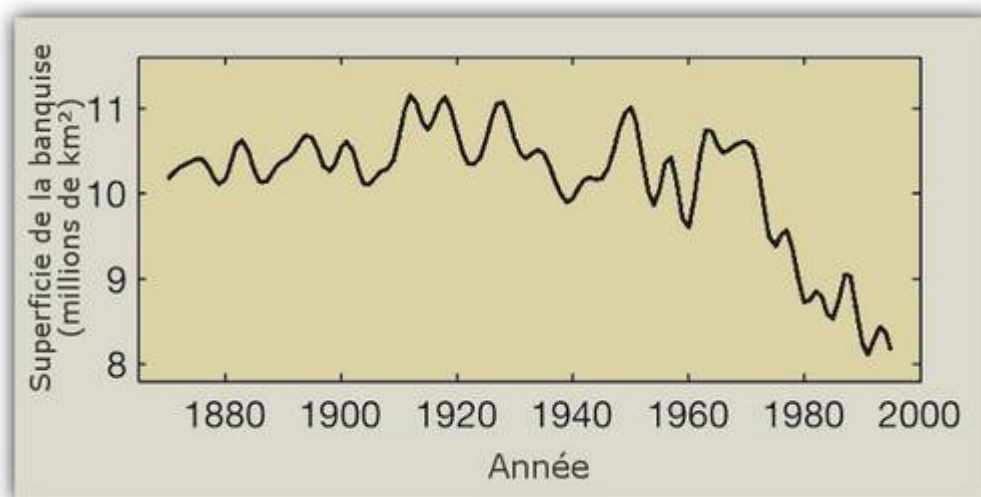


Figure 2: Évolution de la superficie de la banquise en Arctique au cours du dernier siècle. On note la forte réduction à partir des années 1970. (Source : *Kinnard et al., 2011*).

Ces travaux suggèrent par ailleurs que l'augmentation de l'advection d'eaux chaudes atlantiques parvenant dans l'océan Arctique serait un facteur prédominant de cette fonte aux

échelles de temps pluri-décennales. Depuis une quarantaine d'années, la banquise a ainsi perdu 2 millions de km² de surface. C'est d'ailleurs durant la dernière décennie que les superficies minima de glace de mer ont été observées, en 2007 et en 2011 (*Perovich, 2011*). Ainsi à partir du milieu des années 1990, la superficie de la banquise a atteint des niveaux encore plus bas que durant l'optimum climatique médiéval qui s'est étendue de 800 à 1300.

D'après les projections climatiques fournies par des modèles de circulation globale (GCM), le réchauffement climatique devrait se poursuivre. L'augmentation estimée de la température serait de 1°C pour 2020, de 2-3°C en 2050 et 4-5°C en 2080 (*IPCC 2007*) et devrait amplifier les tendances en cours. Une disparition complète de la banquise arctique a été pronostiquée pour l'été 2040 (*Wang et Overland, 2009*).

En plus de la réduction du couvert de glace et de neige en été, le réchauffement global va réchauffer les eaux, accroître les précipitations, l'apport d'eaux douces par les fleuves et induire des changements de salinité et de stratification des eaux. Enfin une pénétration accrue du rayonnement ultra-violet (UV) et de la lumière est prédite dans la couche de surface. Suite à ces modifications, des impacts environnementaux, économiques et sociétaux sont déjà observés, notamment sur les écosystèmes, la pêche, les habitats, le tourisme, les cultures et les modes de vie (*ACIA, 2005 ; Weller, 1998*).

1.3. Des répercussions environnementales et sociétales majeures

L'Arctique est un élément clé du système climatique global notamment via la formation d'eau dense dans les mers du Labrador et du Groenland, moteur de la circulation thermohaline et du transport de chaleur (*Aagaard et al., 1985*). Par le biais du pouvoir réfléchissant de sa cryosphère (albédo), l'Arctique joue un rôle dans la régulation du bilan énergétique de la Terre (*Perovich et al., 1998*). Finalement, cet océan polaire se distingue par sa capacité à stocker du CO₂ anthropique qui représente 5 à 14% de la prise nette de CO₂ de l'océan global (*Takahashi et al., 2009*).

Ainsi l'océan Arctique est affecté par le changement climatique global mais il peut également rétroagir sur ce dernier. La réduction du couvert de glace, en réduisant l'albédo, contribue à l'augmentation de l'énergie solaire absorbée et au réchauffement des eaux arctiques (*Curry et al., 1995 ; Kwok et Unterstainer, 2011*). Le réchauffement et la désalinisation des eaux

contribuent à ralentir la formation d'eaux denses et à réduire l'efficacité du transport de chaleur (*Cubasch et al., 2001*). Une perturbation de l'écosystème et des échanges de gaz, liée à la modification de la lumière, du mélange turbulent, du transport de nutriments et à l'augmentation de la surface d'échange entre l'océan et l'atmosphère, va rétroagir sur la prise de carbone anthropique par cet océan polaire (*Anderson and Katlin, 2001 ; Bates and Mathis 2009*). Il est indispensable de suivre l'évolution du puits de CO₂ Arctique afin d'être en mesure d'évaluer les transformations actuelles du bilan de carbone à l'échelle globale.

Les conséquences de ces bouleversements sont aussi d'ordre sociétal et économique. La séquestration du CO₂ anthropique par les océans est une composante essentielle des modèles de prédiction de l'augmentation du CO₂ dans l'atmosphère qui orientent les décisions politiques vis-à-vis des rejets de carbone anthropique. L'Arctique est également un enjeu économique important, il abrite la plus grande réserve de gaz, de minerais et de pétrole (*ACIA, 2005*). Les activités touristiques et commerciales pourraient s'intensifier avec le recul des glaces (projet de l'Union Européenne *ACCESS-Arctic Climate Change Economy and Society, 2011-2015*). Les mers marginales de l'océan Arctique (Mer de Béring, Mer de Barents) jouent un rôle économique clé en abritant des zones de pêche parmi les plus productives du monde (*Hamre, 1994 ; Schopka, 1994 ; Weller and Lange, 1999*). D'autre part, la diversité écologique inédite et fragile de l'écosystème Arctique est mise en péril par les changements actuels. Etudier le rôle de l'Arctique et sa réaction aux changements actuels est crucial pour l'avenir des populations septentrionales qui dépendent de ses ressources, pour les activités économiques et industrielles de cette région, mais aussi pour son rôle clé dans la régulation du climat mondial.

Ces modifications affecteront sans aucun doute l'équilibre des cycles biogéochimique et biologique dans cette région et entraîneront une réorganisation et une adaptation de l'écosystème (*May, 1977*). Certaines études évoquent la possibilité d'un point de non-retour, "tipping point", impliquant le basculement du système d'un état d'équilibre vers un autre.

Un moyen d'évaluer ces changements est d'étudier les composantes biologiques et biogéochimiques en amont. Cette étude s'intéressera aux producteurs primaires, base de l'écosystème et maillon déterminant de la qualité des pêcheries et de l'ensemble du réseau trophique de l'océan Arctique (*Pedersen et Smidt, 2000 ; Carmack et Wassmann, 2006*).

L'étude des composantes de la chimie du carbone fournira des informations sur la capacité de prise et de stockage du CO₂ par cet océan.

1.4. Une région très perturbée mais peu documentée

L'étude de ces changements nécessite l'acquisition de données physiques, biologiques et chimiques. Paradoxalement, l'océan Arctique est la région la plus perturbée par le changement climatique mais c'est aussi la moins documentée. Des efforts ont été faits ces dernières années, notamment dans le cadre de l'année polaire internationale (API) pour mieux documenter et comprendre la région Arctique et les changements qui s'y opèrent. Cependant les observations de l'écosystème et de la biogéochimie de cet océan restent très limitées, que ce soit avant ou après la forte réduction de la couverture de glace (*Wassmann et al., 2010*). Au contraire des données physiques pouvant en partie être acquises par des instruments autonomes déployés en Arctique (bouées, AITP-*Acoustic Ice Tethered Platform*), l'acquisition de données biologiques et biogéochimiques nécessite des missions de terrain et des campagnes en mer à bord de brise-glaces. En outre, la plupart des études sur le phytoplancton et les carbonates se sont limitées aux plateaux arctiques, plus accessibles, tandis que la partie centrale formée par les bassins profonds et couverte de glace toute l'année reste largement sous-documentée (Fig. 3).

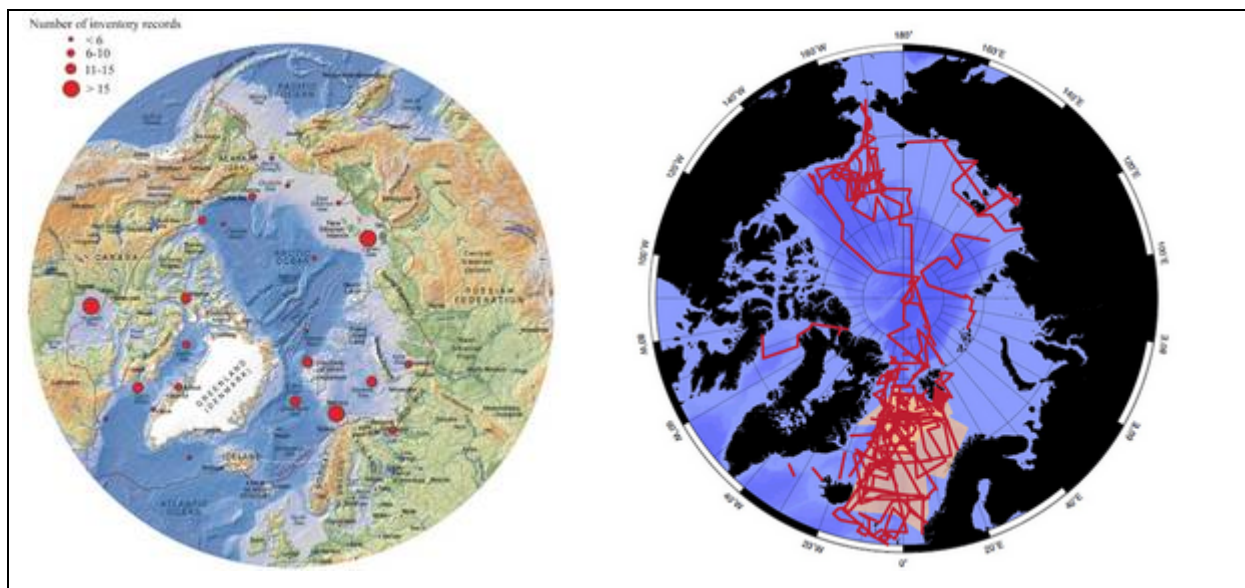


Figure 3 : Inventaire des données de phytoplancton (à gauche, *Poulin et al., 2011*) et de carbonates (à droite, base de données CARINA, 1980-2006) pour l'ensemble de l'océan Arctique.

Les conditions extrêmes de l'Arctique induisent un coût élevé de ces opérations, et la présence de glace limite fortement le déploiement des instruments d'échantillonnage et l'acquisition des données de terrain. Pour comprendre les changements du système Arctique, il est nécessaire de prendre en compte ses principales caractéristiques physiques, biologiques et biogéochimique avant l'accélération de la fonte de la banquise de cette dernière décennie.

2. Caractéristiques physiques et biogéochimiques de l'Océan Arctique

Un des grands défis de l'étude de l'Arctique tient à sa grande complexité et à sa forte variabilité autant spatiale que temporelle. La bathymétrie et la circulation complexes des eaux arctiques conduisent à des systèmes très différents qui nécessitent des études dédiées.

2.1. Un océan contrasté

L'océan Arctique qui couvre 14 millions de km², (soit 4% de la surface océanique globale) est un océan de type "méditerranéen", c'est-à-dire entouré de continents au contraire de l'Antarctique. L'océan Arctique est bordé par des mers marginales formant des plateaux qui occupent 50% de sa surface et constituent le plateau continental le plus étendu de l'océan global. Certains sont peu profonds, avec des fonds à environ 50 m (Mer de Chukchi, de Laptev et Est Sibérienne), d'autres ont une profondeur entre 50 et 200 m (Mer de Barents, Archipel Canadien, Fig. 4). Ces plateaux sont étroits au nord de l'Amérique, étendus avec une pente relativement abrupte du côté Eurasien. Au centre de ces mers marginales, 4 bassins profonds de plus de 3000 m de fond (Nansen, Amundsen, Makarov et Canada), sont séparés les uns des autres par des crêtes sous-marines (Crêtes de Lomonosov, de Gakkel et de Mendeleev). Les bassins dits eurasiens (Nansen, Amundsen) sont influencés par l'entrée d'eaux atlantiques. Les bassins dits Canadien (Makarov et Canada) sont influencés par la pénétration d'eaux pacifiques. La circulation de surface en Arctique se caractérise par deux principaux courants contrôlés par le régime de vent: la circulation anticyclonique liée au gyre de Beaufort dans le bassin Canadien et la dérive transpolaire qui transporte les eaux de la côte sibérienne vers le détroit de Fram (Fig. 5).

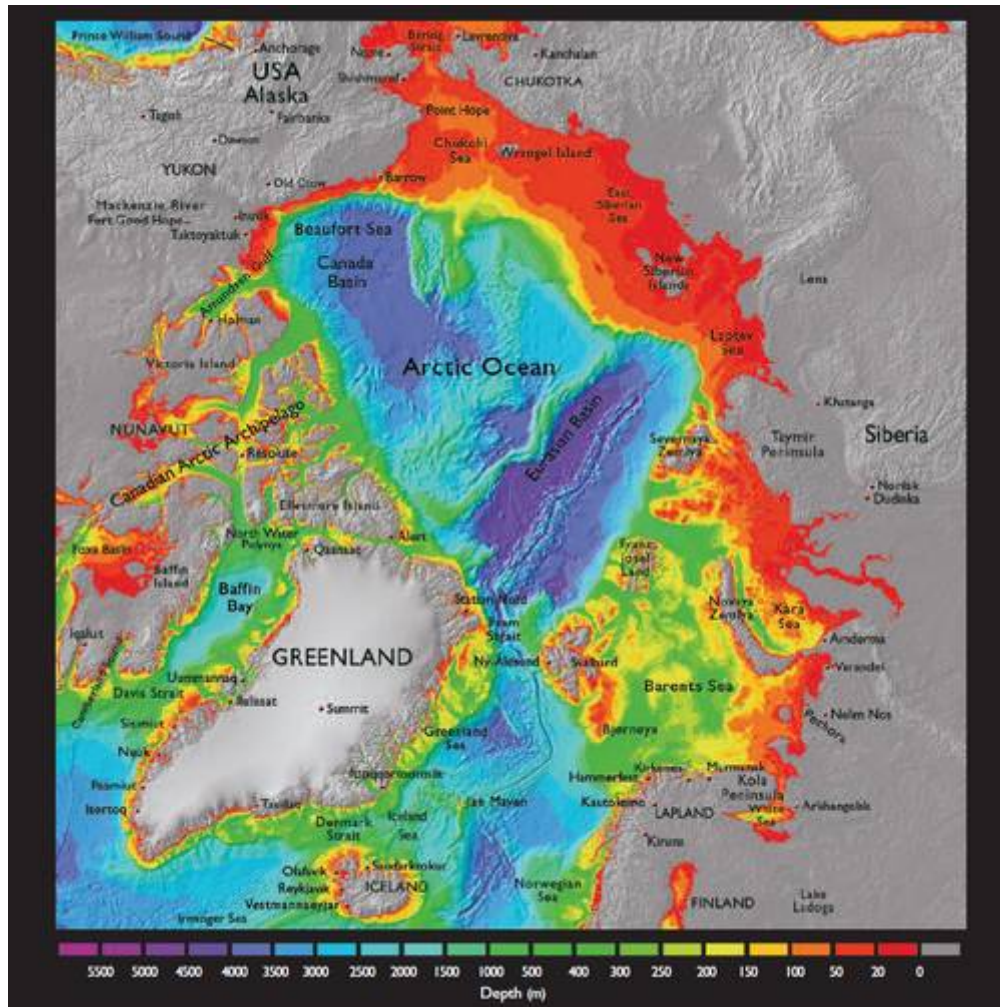


Figure 4: Bathymétrie et géographie de l'océan Arctique. Les couleurs rouges représentent les plateaux peu profonds (~50m), les couleurs vertes les plateaux profonds (50-200m) et les couleurs bleues les bassins profonds (200-4000m) (D'après ACIA 2005, chapitre 2).

La circulation de l'océan Arctique n'est pas seulement gouvernée par la direction des vents mais aussi par les entrées d'eaux en provenance des fleuves sibériens (Lena, Ob, Yenisey, Kolyma) et nord-canadiens (Mackenzie) ainsi que par le courant nord-atlantique pénétrant en Arctique par la mer de Norvège et par l'entrée d'eaux pacifiques par le détroit de Béring. La circulation côtière est cyclonique, l'eau circule du côté Atlantique vers le côté Pacifique de l'Arctique le long des côtes Eurasiennes et du Pacifique vers l'Atlantique le long des côtes canadiennes. L'eau et la glace Arctique sont ensuite évacuées via l'archipel Canadien et le détroit de Fram, compensant les entrées d'eaux, ce qui maintient le niveau de la mer stable dans l'océan Arctique. La circulation générale de la glace est gouvernée par la dérive transpolaire dans le bassin Eurasien et le gyre de Beaufort dans le bassin Canadien. Ainsi la

dérive de la glace Arctique peut être superposée à la circulation atmosphérique. En fonction du chemin qu'elle emprunte, il faut entre 3 et 5 ans à la glace pour sortir de l'océan Arctique.

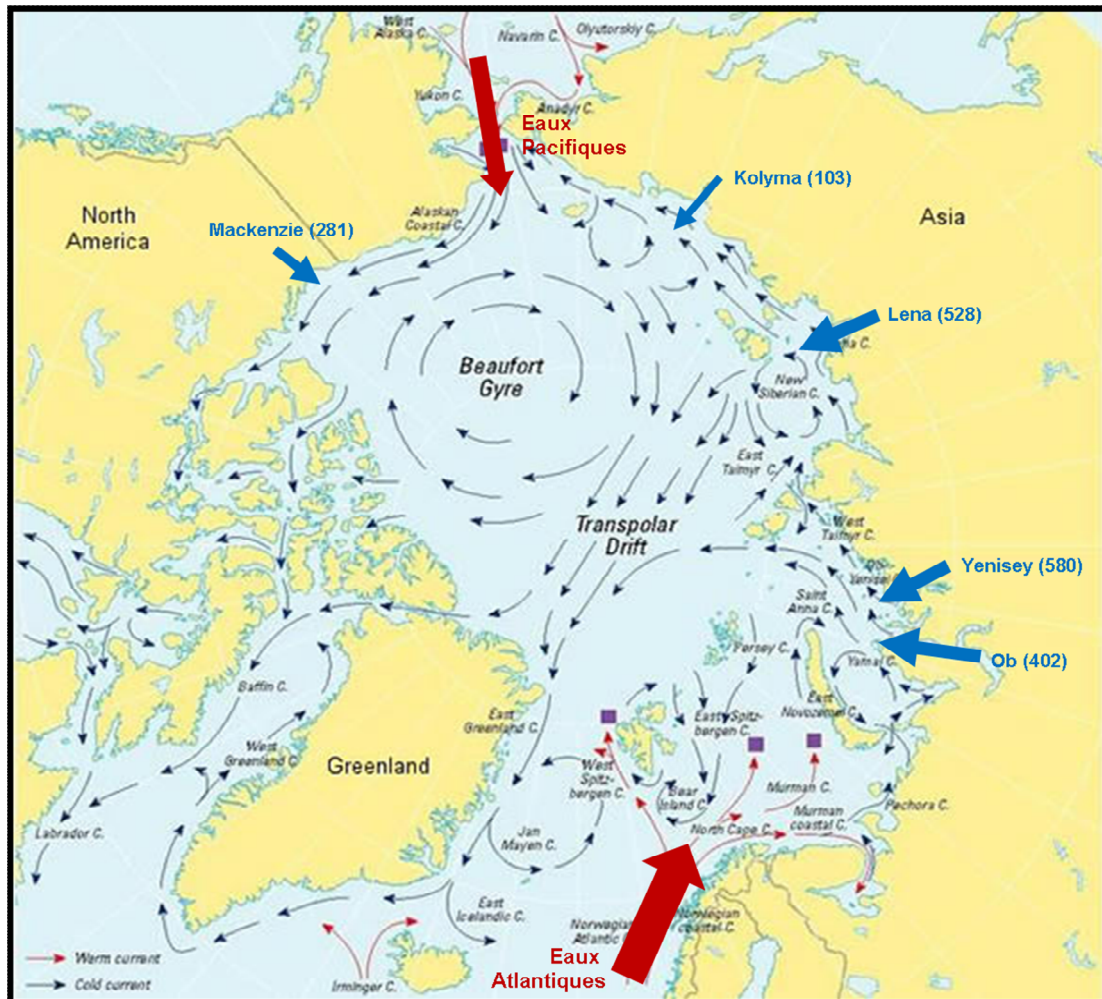


Figure 5: Circulation générale de l'Océan Arctique représentant les deux principaux courants : le Gyre de Beaufort et la Dérive Transpolaire. Les flèches rouges représentent les entrées d'eau en provenance des océans Atlantique et Pacifique. Les flèches bleues montrent les principaux fleuves s'écoulant en Arctique et leurs apports en kilomètres cube d'eau par an (données ACIA 2004, Woodgate et Aagaard, 2005 et image fournie par Arctic Monitoring and Assessment Programme (AMAP, <http://www.amap.no/>).

La circulation des eaux et des glaces arctiques est sensible à la variabilité interannuelle du forçage atmosphérique caractérisé par l'Oscillation Arctique (OA) et sa phase, positive (OA+) ou négative (OA-) (Rigor et al., 2002 ; Macdonald et al., 2009 ; Overland and Wang, 2005 ; Wang et al., 2005). L'oscillation arctique (OA) est une variation de la différence de pression atmosphérique, au niveau de la mer, entre 20°N et le pôle nord d'une année à l'autre. L'OA agit sur le gyre de Beaufort et la dérive transpolaire et ainsi modifie la circulation de la glace. En phase OA+, le gyre de Beaufort a une extension maximale, la dérive transpolaire est

centrée à l’Ouest du bassin arctique et d’intensité réduite ; au contraire en phase OA-, le gyre de Beaufort, de taille réduite, est confiné à l’ouest du bassin arctique, alors que la dérive transpolaire s’intensifie et s’étend vers l’Est (Fig. 6). En modifiant l’intensité du gyre de Beaufort et de la dérive transpolaire, l’OA va contrôler la vitesse d’évacuation de la glace de mer hors de l’Océan Arctique et le contenu en eau douce de cet océan (Kwok et Untersteiner, 2011).

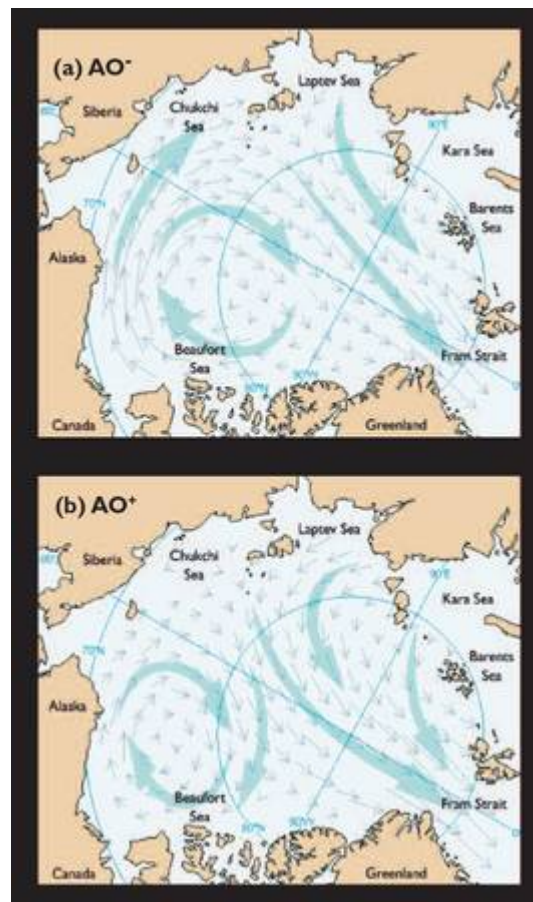


Figure 6 : Circulation de la glace de mer pendant des années avec **(a)** des conditions AO- (anticyclonique) prononcées et **(b)** des conditions AO+ (cyclonique) prononcées (d’après Malsowski *et al.*, 2000 ; Polyakov et Johnson, 2000 ; Rigor *et al.*, 2002). Les petites flèches montrent le mouvement en détail de la glace de mer basée sur l’analyse de la pression au niveau de la mer (Rigor *et al.*, 2002). Les grosses flèches bleues indiquent la circulation à grande échelle de la glace.

L’océan Arctique est un bassin de dilution caractérisé par une exceptionnelle accumulation d’eau douce en partie causée par un volume de précipitations (P) largement supérieur à l’évaporation (E) ($P-E \sim 2000 \text{ km}^3 \text{ an}^{-1}$, Serreze, 2006). Une deuxième source majeure d’eau douce provient des fleuves s’écoulant en Arctique qui apportent plus de $3300 \text{ km}^3 \text{ an}^{-1}$ d’eau douce soit 10% de l’ensemble des apports des fleuves mondiaux dont $2000 \text{ km}^3 \text{ an}^{-1}$ sont

attribués aux quatre principaux fleuves : Yenisey, Ob, Lena et Mackenzie (Fig. 5, *Aagaard et Carmack, 1989*). Les eaux pacifiques entrant en Arctique par le détroit de Béring représentent en moyenne $2500 \pm 300 \text{ km}^3 \text{ an}^{-1}$ d'apports d'eau douce supplémentaire (*Woodgate et al., 2005*). Pour finir, le cycle de formation/fonte de la glace augmente le volume d'eau douce en surface l'été et le en hiver. Le débit des fleuves est également largement réduit en hiver par l'englacement de l'Arctique. L'accumulation d'eau douce est la plus marquée dans la partie pacifique de l'Océan Arctique. Elle est influencée par la circulation anticyclonique du Gyre de Beaufort (*Prohutinsky et al., 2002*). Le volume d'eau douce accumulé en Arctique a une importance majeure pour la circulation (*Rabe et al., 2011*) et la stratification des eaux et pourrait également affecter les processus biogéochimiques de cet océan polaire. Notre étude focalisée sur le secteur pacifique de l'Arctique permettra d'apporter des éléments de réponse quant à la composante biologique et biogéochimique d'une zone sujette à une importante accumulation d'eau douce. Les flux d'eaux entrant en Arctique (fleuves, eaux d'origine atlantiques et du pacifiques) en plus d'être des sources d'eaux douce majeures, constituent des sources significatives de matière dissoute et particulaire et de nutriments. L'océan Arctique est entouré de terres dont le lessivage apporte une quantité importante d'eau douce, de matière en suspension, de nutriments ou de carbone organique et inorganique dissous (*Opsahl et al., 1999 ; Dittmar and Kattner 2003 ; Benner et al., 2004*). Les fleuves sibériens et nord-américains constituent la source principale de cet apport de matière continentale (*Peterson et al., 2002 ; Cooper et al., 2008*). Les eaux pacifiques constituent la source de nutriments la plus riche de l'Arctique et permettent de soutenir un fort taux de production phytoplanctonique (*Walsh et al, 1989*). Les plateaux intérieurs tels que les mers de Kara, Laptev, Sibérie et Beaufort dépendent des échanges avec les plateaux avoisinants (*Carmack et Wassmann, 2006*).

2.2. Un océan stratifié par la salinité

L'advection horizontale d'eaux d'origine pacifique et atlantique et des fleuves va profondément influencer la structure de la colonne d'eau, sa stratification et donc les échanges verticaux de chaleur mais aussi de nutriments nécessaires au développement du phytoplancton. La stratification de l'océan Arctique a la particularité d'être contrôlée par la salinité, au contraire des océans à plus basses latitudes, stratifiés par la température (*Carmack, 2000 ; Rudels, 1993*). Les forts gradients verticaux de salinité sont la conséquence de

l'ensemble des apports d'eaux douces évoqués précédemment (*Jones et al., 2008*). L'eau douce est principalement stockée dans les couches supérieures de l'océan (0-250 m) où elle forme un gradient de salinité intense appelé halocline (*Coachman et al., 1975*). Cette caractéristique physique propre à l'océan Arctique crée une barrière de densité limitant les échanges verticaux. Le coefficient de diffusion verticale dans la halocline est faible ($\sim 1.10^{-6} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$). Son existence est cruciale car elle isole la banquise des eaux « chaudes » atlantiques et limite ainsi sa fonte.

Au-dessus de la halocline, s'étend une couche homogène dessalée dont les températures sont proches du point de congélation, appelée « couche polaire de mélange » (CMP ou PML-polar mixed layer, *Coachman et al., 1975 ; Rudels et al., 1996*). L'épaisseur de cette couche est un paramètre déterminant pour la production primaire car elle agit sur la disponibilité en nutriments et en lumière. D'autre part, son épaisseur va agir sur la vitesse de rééquilibrage du CO₂ entre l'atmosphère et l'océan. La profondeur de cette couche dépend de l'intensité de la stratification et des apports en énergie tel que le vent mais surtout le processus de fonte et de formation de glace de mer. Lors de la formation et de la croissance de la glace de mer, l'eau de surface expulse du sel sous forme de saumures. Ces rejets de sel entraînent des mouvements de convection et une homogénéisation des eaux de surface. Cette convection associée à la formation de saumures est le mécanisme de mélange le plus efficace des eaux de surface arctiques. En été, la fonte de la glace libère de l'eau très dessalée en surface, ce qui stratifie la colonne d'eau et réduit l'épaisseur de la CMP. En été, le vent et le mouvement des blocs de glace constituent le principal moteur du mélange de l'océan superficiel dans les zones où la glace s'est morcelée ou retirée.

La structure de la couche de surface va être différente en fonction des bassins du fait de la pénétration en sub-surface des eaux pacifique et atlantique. Dans le bassin Canadien, la structure verticale de masses d'eaux (profil CB de la figure 7) est influencée par l'entrée d'eau pacifique peu salée ($S \sim 32.5$) et par l'écoulement du fleuve Mackenzie. La CMP est moins dense car moins salée et la halocline plus épaisse. Il en résulte un écart de densité très important entre surface et profondeur. Dans les bassins d'Amundsen et de Markarov (profils AB et MB de la figure 7), le gradient de densité de la halocline est plus atténué et se situe sous le minimum de température de la couche de surface. Enfin, le bassin de Nansen (profil

NB de la figure 7) présente des valeurs de température et de salinité quasi-constantes en surface qui augmentent rapidement jusqu'au maximum de température des eaux atlantiques. Le gradient de densité est un élément déterminant de la stratification des eaux et de l'efficacité du mélange vertical qui va notamment définir la capacité d'une région à être enrichies en nutriments du réservoir d'eaux profondes.

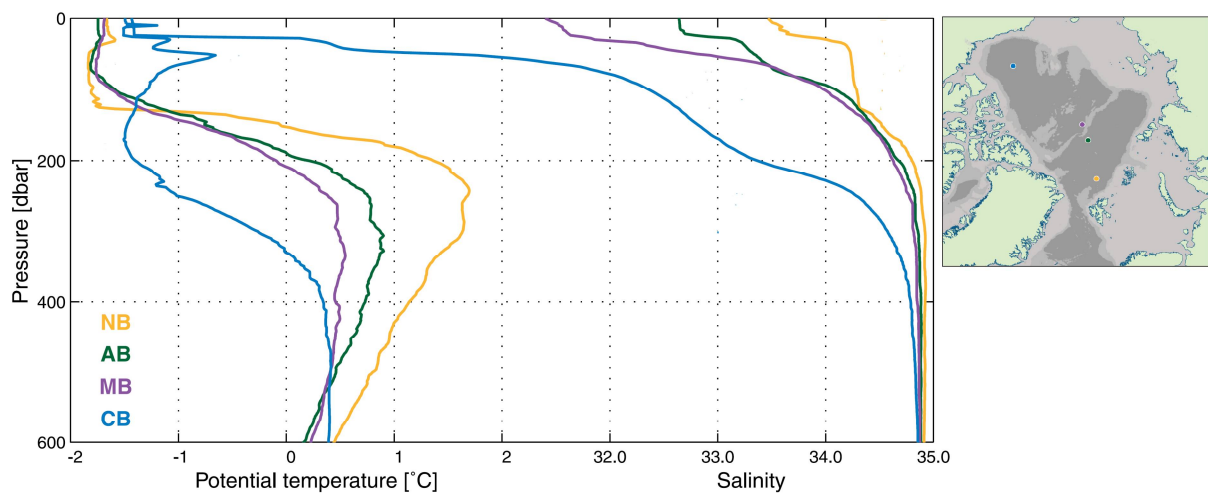


Figure 7 : Caractéristiques en température potentielle et salinité de la couche supérieure (600m) dans les différents bassins de l'Océan Arctique. Les profils proviennent de quatre stations (voir carte) échantillonnées dans le Bassin de Nansen (NB, jaune), le Bassin d'Amundsen (AB, vert), le Bassin de Markarov (MB, violet) et le Bassin du Canada (CB, bleu), (modifié de Rudels et al., 2004).

3. Un écosystème rythmé par une saisonnalité extrême

Les caractères environnementaux extrêmes de l'océan Arctique (lumière, stratification, salinité, glace) vont rythmer et contrôler l'activité des producteurs primaires. Les algues planctoniques se développent principalement dans les couches supérieures éclairées de la colonne d'eau mais aussi dans et sur la glace de mer arctique. La production primaire dans l'Océan Arctique est fortement contrainte par la disponibilité en lumière qui est fonction de la période de l'année et de la pénétration de la lumière (épaisseur de glace, couvert de glace, épaisseur de neige, turbidité de l'eau), et de la disponibilité en nutriments (Tremblay et Gagnon, 2009, Fig. 8).

On estime la production primaire totale de l'Océan Arctique à $\sim 135 \text{ Tg C yr}^{-1}$ mais avec un degré d'incertitude assez fort (Macdonald et al., 2009). La production primaire est très inégale d'une saison à l'autre, mais aussi d'une zone à l'autre de l'Arctique (Carmack et Wassmann, 2006). En hiver et au début du printemps (novembre à avril), la nuit polaire et

l'épaisse couverture de glace (1 à 3m) rend l'activité photosynthétique impossible. A cette période, la production primaire (PP) est quasi inexistante dans l'océan Arctique (<10% de la PP annuelle) et les rares prélèvements dont on dispose révèlent la présence de spores de phytoplancton sur les plateaux océaniques.

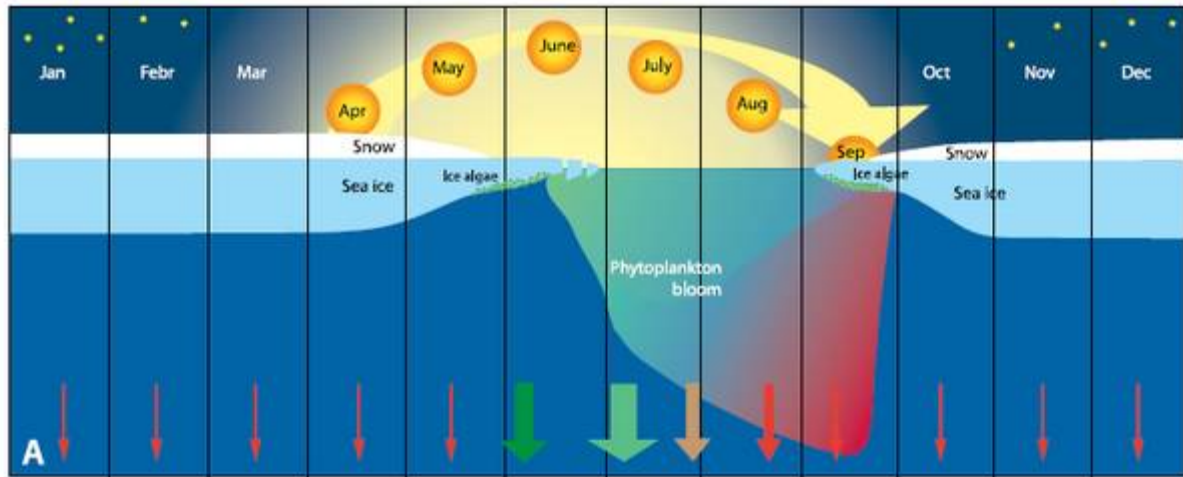


Figure 8 : Saisonnalité du développement du phytoplancton et de l'export de carbone. Le gradient du vert au rouge indique le passage d'une biomasse en suspension autotrophique à une biomasse hétérotrophique. L'épaisseur et la couleur des flèches verticales illustrent la magnitude et la composition du flux de matière exporté verticalement. Vert foncé = carbone dominé par des algues de glace ; Vert clair = carbone dérivé du phytoplancton ; Orange et rouge = débris organiques abiotiques. (Modifié de Wassmann et al., 2011).

A partir d'avril-mai, avec le retour de la lumière et la fonte de la neige accumulée sur la glace, des communautés d'algues se développent à l'interface eau-glace (Horner 1982 ; Gradinger, 2009) et dans les réseaux de pores et de canaux formés dans la couche de glace (Weissenberger et al., 1992 ; Eicken, 2003). Ces algues de glace représentent ~50% de la production primaire des zones arctiques couvertes à plus de 90% par la glace et sont dominées (50 à 100%) par du nano- et micro-plancton (>5µm) (Gosselin et al., 1997). Les diatomées centriques *Melosira arctica* atteignent de fortes concentrations à l'interface eau-glace tandis que les diatomées pennées sont dominantes dans la glace (Booth et Horner, 1997). La production primaire dans la colonne d'eau est plus faible car limitée par la lumière malgré l'abondance en nutriments. Cette production pélagique en période de pré-bloom est dominée par du phytoplancton de petite taille composé de prasinophytes et de chrysophytes (<5µm) et de cellules plus grandes comme les diatomées, dinoflagellés et haptophytes (>5µm) (Hill et Cota, 2005).

L'allongement du temps d'éclairement journalier amplifie la fonte de la banquise et libère des glaces les plateaux peu profonds en périphérie de l'océan Arctique (<200m), à la fin mai en mer de Barents, et fin juin-début juillet en mer de Chukchi. Les eaux enrichies en nutriments par le mélange hivernal sont stratifiées par l'apport d'eaux douces issues de la fonte de la glace de mer et exposées au rayonnement solaire. Les conditions sont optimales à l'apparition de blooms printaniers de phytoplancton caractérisés par une forte biomasse, une production primaire élevée et un export vertical de carbone important (*Alexander et Niebauer, 1981 ; Sakshaug et Skjoldal 1989 ; Luchetta et al., 2000 ; Tremblay et al., 2006 ; Sukhanova et al., 2009*). Ces blooms sont associés pour 90% à une production nouvelle et dominés par des cellules de grande taille dont la croissance nécessite de fortes concentrations en nutriments (*Wassmann et al., 2008*). Les diatomées centriques de grande taille (>5µm, *Thalassiosira spp.* et *Chaetoceros spp.*) et la prymnesiophycées *Phaeocystis pouchetii* dominent ces blooms (*Gradinger et Baumann, 1991*). Les dinoflagellés occupent également une part importante de la production printanière tandis que les prasinophytes dominent la fraction de petite taille (*Hill et Cota., 2005*). Les plateaux arctiques, notamment es mers de Barents et de Chukchi, deviennent le lieu d'une production intense, parmi les plus actives et les plus riches de l'océan global (*Walsh et al., 1989 ; Springer et McRoy, 1993 ; Sakshaug et al, 1994 ; Rysgaard et al., 2001 ; Sakshaug, 2004*). Cette production primaire par le biais de la chaîne alimentaire nourrit d'importantes colonies d'oiseaux marins migrateurs, diverses populations de mammifères, et fournit une des zones de pêche les plus généreuses du monde (*ACIA, 2005*). Ce « pic » de production se déplace vers le Nord au cours de la saison estivale, suivant le retrait des glaces caractérisé par la zone marginale de glace (MIZ-marginal ice zone, Fig. 9). Ce bloom associé au front de glace diminue d'intensité à mesure que l'on s'éloigne des côtes du fait d'une diminution de la disponibilité en nutriments. La libération des algues de glace dans la colonne d'eau lors de la fonte pourrait fournir un source de matière organique supplémentaire lors du bloom printanier (*Jin et al., 2007*) et jouer un rôle majeur pour « nourrir » les communautés benthiques des plateaux. Le cycle de développement décrit ici résulte principalement d'études dans les mers marginales peu profondes de l'Arctiques. Plus on se déplace vers les très hautes latitudes, plus la période libre de glace se réduit, modifiant certainement le timing de croissance du phytoplancton.

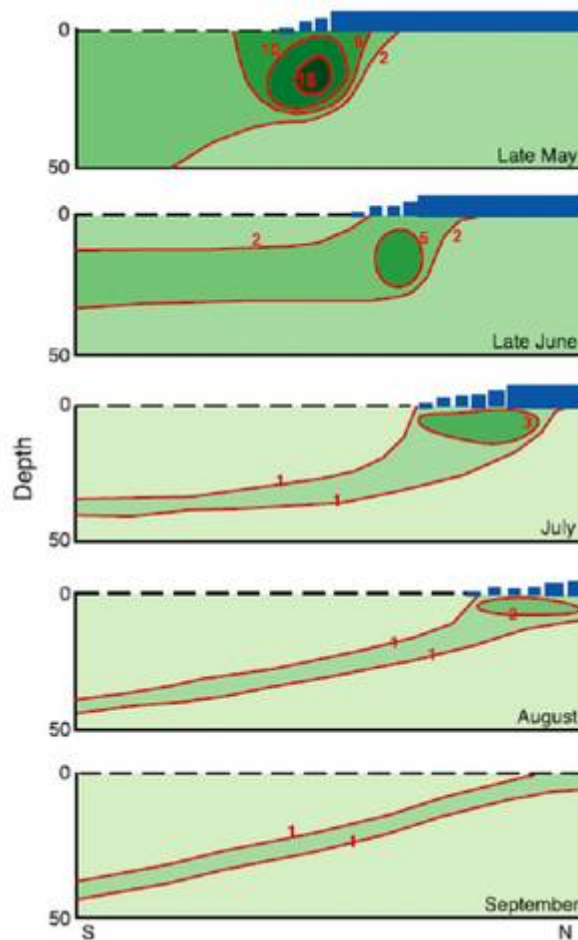


Figure 9 : Développement schématique de l'évolution saisonnière (Mai à Septembre) de la concentration en chlorophylle a en Mer de Barents, Arctique de l'Est. (D'après : *Wassmann et al., 2006*)

Jusqu'à 2007, les bassins profonds restaient couverts de glace en été et leur production primaire était fortement limitée par la lumière (*Cota et al., 1996 ; Chen, 2003*). De manière générale, la production primaire dans la colonne d'eau diminue lorsque l'on s'approche du pôle, alors que celle associée aux algues de glace augmente (*Gosselin et al., 1997*). Dans le bassin d'Amundsen et de Markarov, la production d'algues de glace est deux fois supérieure à celle dans la colonne d'eau (*Wheeler et al., 1996*). La biomasse algale se développant dans la glace est dominée par de grosses cellules, principalement des diatomées pennées et centriques tandis que dinoflagellées et algues vertes sous-dominent (*Melnikov et al., 2002*). Au contraire, dans la colonne d'eau des bassins profonds, des prasinophytes de petite taille et adaptés à l'obscurité se développent (*Hill et Cota, 2005 ; Lovejoy et al., 2007*).

A la fin de l'été, en août-septembre, se met en place une dichotomie entre la surface et la subsurface. En effet, le « blooms printanier » a épuisé les nutriments en surface et le

réchauffement des eaux a renforcé la stratification, limitant fortement l'injection de nutriments en surface. Le maximum de production est alors observé en sub-surface à la base de la couche euphotique, près de la nutricline (*Martin et al., 2010*). La production en sub-surface (~25m) est dominée par de grands taxons (diatomées, flagellés) caractéristiques d'une production nouvelle (*Sakshaug 1997 ; Wassmann et al., 2006*). Au contraire la faible production de surface associée à des petites cellules (petites diatomées, haptophytes, prasinophytes) est caractéristique d'une production régénérée (*Hill et Cota, 2005*). Occasionnellement, la disparition de la glace au niveau de la rupture de pente des plateaux lors d'épisodes ventés peut être à l'origine d'upwelling d'eaux profondes riches en nutriments susceptibles de stimuler la production primaire (*Woodgate et al., 2005*).

De septembre à octobre, la lumière devient à nouveau un facteur limitant au développement du phytoplancton et conduit à la fin du bloom (*Hegseth, 1997*). La production de bactéries atteint à ce moment son apogée et contribue à la production primaire à hauteur de $32 \pm 6\%$, (*Sturluson et al., 2008*). Des exopolymères, synthétisés par des diatomées en absence de lumière continue et lors de carence en nutriments (*Smith et al., 1998*) sont observés en grande quantité dans des poches d'eau de mer piégées dans les glaces arctiques (*Krembs et al., 2002*). Ces exopolymères constitueraient une source non négligeable de carbone pour l'océan Arctique lors de la fonte de la glace, pouvant alimenter des populations benthiques. De plus, ces EPS pourraient potentiellement accroître la production primaire en améliorant l'habitat et la capacité de survie du plancton par la modification des microstructure de la glace et des pores (*Krembs et al., 2011*).

Néanmoins, les caractéristiques de développement du phytoplancton arctique décrites dans ce paragraphe souffrent d'une faible couverture régionale des données. Les schémas conceptuels présentés dans les figures 8 et 9 proviennent d'études spécifiques à la mer de Chukchi ou de Barents et sont extrapolés à partir de "snapshots" car les séries temporelles sont quasi-absentes en Arctique. L'utilisation des satellites est limité par la couverture de glace qui empêche l'estimation de la production primaire dans et sous la glace. D'autre part, la plupart de nos connaissances biologiques et biogéochimiques au-dessus des bassins profonds de la région ouest se base sur une unique campagne océanographique effectuée en 1994, l'Arctic Ocean Section (AOS), conduite dans un Océan Arctique couvert d'une épaisse couche de

glace. Avec les changements récents de couvert de glace, de température et l'augmentation de l'accumulation d'eau douce dans la couche de surface, les schémas de développement du phytoplancton décrits jusqu'à maintenant pourraient rapidement changer.

Hypothèses de la littérature sur l'évolution de la productivité

Malgré l'absence d'une base de données suffisante, de nombreuses études spéculent sur les impacts du changement actuel sur l'écosystème de l'Arctique. Les observations satellites et *in situ* ainsi que les modèles prédisent **une augmentation de la production primaire dans l'Océan Arctique dans les prochaines années** (*Carmack and Chapman, 2003 ; Lee and Whiteledge, 2005 ; Arrigo et al., 2008 ; Pabi et al., 2008 ; Zhang et al., 2010*). Les causes principales de cette augmentation proposées par la littérature sont:

- une augmentation de l'irradiance liée au retrait des glaces
- une période productive rallongée
- une fréquence accrue des upwellings d'eaux profondes riches en nutriments (*Tremblay et al., 2011*)

Une étude récente dans le bassin Canadien suggère que le petit phytoplancton serait favorisé au dépend des cellules de grande taille par l'augmentation de la stratification des eaux (*Li et al., 2009*). D'autres études soulignent un déplacement vers les hautes latitudes et une croissance accrue des espèces subarctiques et tempérées en Arctique, liée à l'altération de la circulation des eaux en Arctique (*Reid et al., 2007 ; Hegseth et Sundfford, 2008*).

La plupart des changements mis en évidence concernent l'impact de la réduction du couvert de glace, facilement quantifiable par satellite, alors que les processus inhérents à la fonte de la glace, tels que l'accumulation d'eau douce en surface, sont encore peu étudiés. L'utilisation des satellites pour prévoir les changements de productivité du phytoplancton posent plusieurs problèmes en Arctique. La présence de glace et la forte couverture nuageuse limite l'acquisition des données. D'autre part, nous verrons dans le chapitre 1 que les plus fortes biomasses phytoplanctoniques sont en sub-surface (20-80m) et que des productions non négligeables sont observées dans les eaux couvertes de glace. Ces caractéristiques soulignent qu'une part importante de la biomasse phytoplanctonique échappe aux satellites (*Martin et al.,*

2010). Une autre lacune tient au fait que la plupart des changements du phytoplancton attribués au changement climatique reposent sur des observations de production et sur la biomasse du phytoplancton (Table 1). Les effets sur la qualité du phytoplancton (espèces, abondances, dominances, tailles) sont encore très peu connus bien que ce soit un élément clé du réseau trophique (Piepenburg, 2005 ; Grebmeier et al., 2006) et de l'export de carbone (Sigman et Boyle, 2000). Par ailleurs, la plupart des observations du phytoplancton proviennent d'études réalisées sur les plateaux arctiques tandis que les changements de l'écologie du phytoplancton des bassins profonds demeurent largement méconnus (Fig. 3).

Table 1: Synthèse de la littérature des changements du plancton arctique en réponse au changement climatique en fonction des organismes et des régions étudiées. Sont indiqués les processus impactant et la réponse des organismes. (d'après Wassmann et al., 2010).

Subject	Region	Climatic driver	Footprint	References
Primary production	Arctic Ocean	Ice changes	Increased annual primary production	Arrigo et al. (2008)
Phytoplankton biomass	Barents Sea	Ice changes	Increased phytoplankton biomass	Qu et al. (2006)
Primary production	Arctic Ocean	Ice changes	Increased primary production	Pabi et al. (2008)
Planktonic diatom	Labrador Sea	Altered circulation	Range shift of <i>Neodenticula seminiae</i>	Reid et al. (2007)
Primary production	Beaufort Sea	Ice changes	Increased primary production	Mundy et al. (2009)
Amphipods	Kongsfjord, Svalbard	Altered circulation	Increasing proportion of <i>Themisto abyssorum</i> to <i>T. libellula</i>	Hop et al. (2006)
Zooplankton community	West Greenland	Warming	Changes in zooplankton abundance and composition	Pedersen & Rice (2002)
Copepods	Kongsfjord, Svalbard	Altered circulation	Increasing contribution of smaller copepods	Hop et al. (2006)
Jellyfish	Bering Sea	Warming	Increase in jellyfish biomass	Brodeur et al. (1999)

4. L'Océan polaire Arctique : un puits à carbone

Le cycle du carbone de l'Arctique est une autre composante de l'Arctique qui pourrait être rapidement modifiée par le changement climatique. L'Arctique est actuellement un puits important de CO₂ (Fig. 10) et joue un rôle primordial dans l'équilibre entre les sources et les puits de CO₂ à l'échelle planétaire en contribuant à hauteur de 5 à 14% de la prise nette de CO₂ de l'océan mondial, soit 44 à 199 Tg C an⁻¹ (Bates et Mathis, 2009). La capacité « puits » de cet océan polaire est en partie liée à la forte solubilité du CO₂ dans ces eaux caractérisées par de faibles valeurs de températures (~0°C) et de salinités (~32).

Les plateaux continentaux comme la mer de Chukchi et de Barents sont les sites présentant la plus forte sous-saturation en CO₂ en été ($\Delta\text{CO}_2 > -100 \mu\text{atm}$) et donc une forte capacité à absorber du CO₂ atmosphérique (Chen and Borges, 2009). Cet intense puits de CO₂ est attribué au refroidissement des eaux lors de leur transit vers le nord (Murata et Takizawa, 2003) ainsi qu'à une forte production primaire estivale sur ces plateaux, qui diminuent la pCO₂ les concentrations en carbone inorganique dissous total (CT, Bates et al., 2006). Cependant, certaines parties des plateaux reçoivent de grandes quantités d'eaux fluviales

riches en matière organique et représentent des sources locales de CO₂ pour l'atmosphère (Cai *et al.*, 2006).

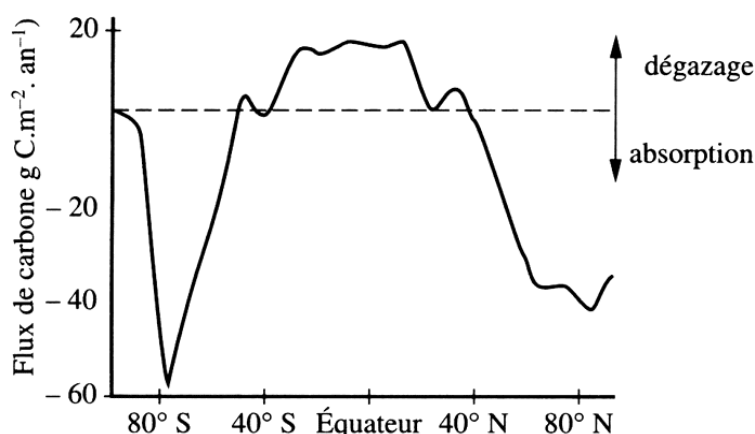


Figure 10 : Flux de dioxyde de carbone entre l'atmosphère et l'océan (Henri Jupin, 1996)

La présence de fleuves peut être associée à une sursaturation importante des eaux résultant de la reminéralisation et de la photo-oxydation de la matière organique d'origine fluviale (Semiletov *et al.*, 2007). D'autres zones ont une activité photosynthétique importante qui compense l'augmentation de la concentration en CO₂ liée au réchauffement des eaux et à son mélange avec les eaux douces de rivières et les eaux en sub-surface riche en CO₂ (Nitishinsky *et al.*, 2007).

Les rares données de carbone inorganique dissous dans les bassins profonds suggèrent une sous-saturation des eaux plus ou moins grande ($\Delta p\text{CO}_2 = -40$ à $-200 \mu\text{atm}$) qui soulignent le potentiel de l'Arctique central à absorber du CO₂ (Anderson et Katlin, 2001 ; Fransson *et al.*, 2009). Cependant la forte couverture de glace recouvrant les bassins arctiques toute l'année constitue une barrière aux échanges gazeux dont l'efficacité est encore débattue (Gosink *et al.*, 1976 ; Semiletov *et al.*, 2004 ; Delille *et al.*, 2007). La sous-saturation du bassin Canadien serait attribuée au flux d'eaux appauvries en CT lors de leur transit au travers des plateaux de Chukchi et de Beaufort (Bates, 2006).

Hypothèses de la littérature sur l'évolution du puits de CO₂

La couverture de glace, la production biologique, les fleuves et la température sont autant de facteurs qui subissent actuellement des changements (Bates et Mathis, 2009 ; Jutterström et Anderson, 2010) qui peuvent modifier le puits arctique à CO₂. La réduction de la couverture

de glace et l'augmentation de la période libre de glace conduirait à **une prise accrue de CO₂ par cet océan polaire sous-saturé en CO₂** (*Semiletov et al. 2004 ; Bates et al., 2006*). L'augmentation de la production primaire arctique observée par les satellites et prédites par les modèles pourraient également contribuer à accroître la prise de carbone par l'Océan Arctique (*Anderson et Katlin, 2001 ; Arrigo et al., 2008*). En outre, une étude récente dans la zone du bassin Canadien nouvellement libérées des glaces en été suggère une diminution de la prise de carbone par l'océan liée à l'invasion du CO₂ atmosphérique dans la couche de surface et au réchauffement des eaux (*Cai et al., 2010*). *Bates et al. (2011)* concluent sur une diminution du puits de CO₂ dans les bassins arctiques et une augmentation du puits au-dessus des plateaux. Une autre hypothèse, formulée grâce à des études théoriques, suggère une forte acidification des eaux Arctique en conséquence de l'augmentation du CO₂ de l'atmosphère (*Orr et al., 2005*). Ces calculs théoriques, fautes de données de pH en Arctique n'ont cependant pas été validées. La validation de ces prévisions ainsi que des modifications induite par la fonte de la glace nécessitent des observations *in situ* du CO₂ et du système des carbonates après 2007.

De plus en Arctique, de nombreuses autres composantes peuvent interagir avec le cycle du carbone, certains avec des effets positifs qui augmentent la prise de carbone (production primaire, recul des glaces) et d'autres négatifs (rivières, réchauffement des eaux) (Table 1, annexe A). L'impact des différents processus sur la prise de carbone reste encore hypothétique et s'appuie sur des observations encore trop limitées dans le temps et l'espace pour dresser un bilan sur l'avenir du puits de carbone.

La compréhension de l'évolution du CO₂ à l'échelle du bassin arctique nécessite d'examiner la structure verticale des masses d'eaux et des populations phytoplanctoniques associées en ne se limitant pas à quantifier l'état de saturation des eaux de surface. En effet des changements dans la circulation des masses d'eaux, pacifiques ou atlantiques, la modification des débits des fleuves et de la fonte de la banquise sont autant de paramètres environnementaux qui affectent profondément la chimie des eaux arctiques (alcalinité totale-AT, CT, pH, Ω_{Ar} , Ω_{Ca}) et leur capacité à stocker du CO₂. L'acidification des eaux pourrait réduire la capacité de nombreuses espèces benthiques à former des coquilles carbonatées (*Jutterström et Anderson, 2005 ; Yamamoto-Kawai et al., 2009*).

5. Problématique

Le couvert de glace, par son contrôle sur la disponibilité en lumière, a été mis en évidence comme facteur clé du développement du phytoplancton en Arctique. La banquise constitue aussi une barrière physique qui maintient la sous-saturation en CO₂ des eaux arctiques en hiver et limite la prise de carbone atmosphérique en été. La réduction importante de la banquise observée depuis 2007 dans le secteur pacifique de l'Arctique devrait profondément modifier les composantes biologique et biogéochimique de ce secteur de l'Arctique (Perovich, 2011 ; Arrigo et al., 2008 ; Fig. 11).

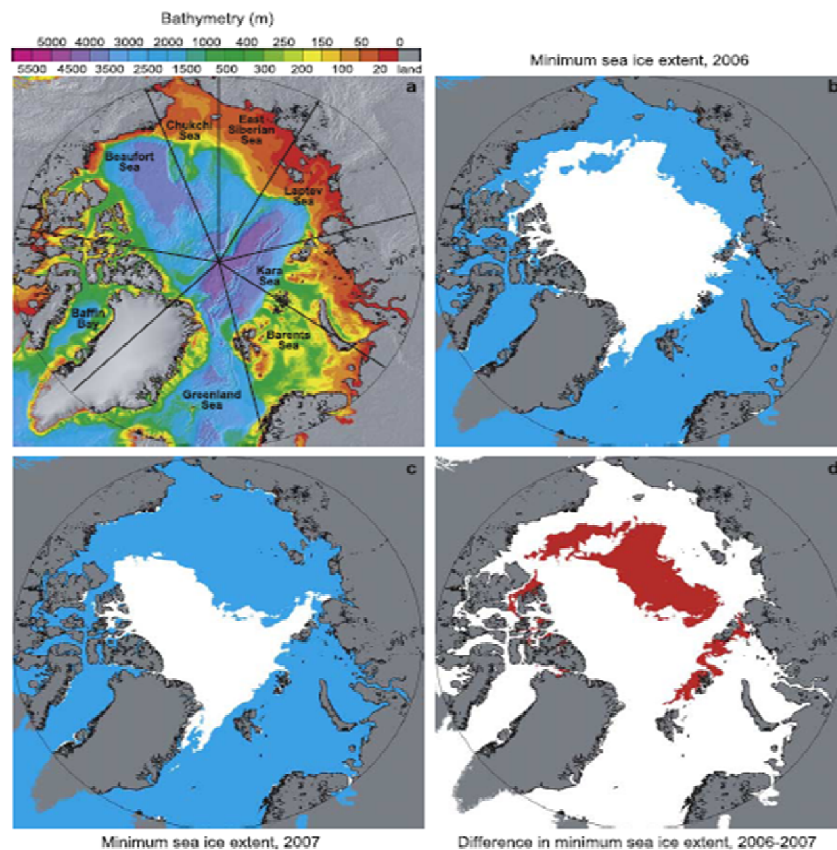


Figure 11 : Représentation de la banquise au-dessus des bassins arctiques en 2006 et 2007. **(a)** Bathymétrie et toponymie des mers marginales arctiques. **(b)** Extension minimale de la glace de mer en 2006, **(c)** Extension minimale de la glace de mer en 2007 et **(d)** Différence d'extension minimale de la glace de mer entre 2006 et 2007. En rouge, les zones libres de glace en 2007 mais couvertes de glace en 2006. (D'après : Arrigo et al. 2008).

Pour la première fois depuis plusieurs siècles, une partie du bassin canadien est libre de glace en été (Kinnard et al., 2011). Le réchauffement des eaux du Pacifique pénétrant dans cette zone de l'Arctique pourrait être une cause supplémentaire pour expliquer ce retrait spectaculaire de la glace de ces dernières années (Shimada et al., 2006 ; Woodgate et al., 2010). Des observations hydrographiques indiquent également une accumulation d'eaux

douces particulièrement marquée du côté pacifique de l'Arctique depuis 2005 (*McPhee et al., 2009 ; Morison et al., 2012*). Des changements tels que la désalinisation des eaux de surface affectent aussi bien les zones libérées des glaces que les latitudes les plus septentrionales encore couvertes de glace, mais dont la fonte a drastiquement réduit l'épaisseur (*Jones et al., 2008 ; Rabe et al., 2011*). Comment cette dilution et désalinisation des eaux associées au volume supplémentaire d'eau douce apporté en surface de l'Océan Arctique influence-t-elle la biogéochimie des eaux?

Cette thèse se place dans la problématique de comprendre l'impact de la fonte de la glace et de la désalinisation, au-dessus des plateaux et des bassins, sur le phytoplancton et la prise de carbone par l'océan Ouest Arctique.

La croissance du phytoplancton va-t-elle être stimulée par une disponibilité lumineuse plus importante ou limitée par les nutriments ?

Le retrait de la glace de mer est-il synonyme de diminution ou d'augmentation du puits de CO₂ caractéristique des eaux Arctiques ?

6. Objectifs généraux

Les objectifs principaux de cette thèse sont de:

- Détecter des changements dans les communautés phytoplanctoniques et la capacité de prise et de stockage du CO₂ par l'océan Arctique en comparant des étés situés avant et après l'accélération de la fonte de 2007.
- Déceler les mécanismes majeurs contrôlant le phytoplancton et le CO₂ pendant des années fortement touchées par le retrait des glaces.
- Caractériser les populations de phytoplancton et les composantes majeures du cycle du CO₂ pendant des années de fonte exceptionnelle de la banquise (2008-2010)
- Evaluer le degré d'acidification des eaux suite à la pénétration du CO₂ de l'atmosphère associé à la fonte de la glace de mer.

7. Approches

Pour répondre à ces objectifs, nous nous sommes appuyés sur l'acquisition de données *in situ* physiques, biologiques et biogéochimiques dans le secteur pacifique de l'océan Arctique en

2008 et 2010, après l'accélération de la fonte de 2007. L'approche pluridisciplinaire de cette thèse va permettre de confronter l'environnement physico-chimique avec la distribution des paramètres biologiques et biogéochimiques. Cette approche permettra d'identifier les principaux mécanismes physiques responsables des distributions observées en 2008 et 2010 et de mettre en évidence un lien avec les changements physiques récents.

7.1. Campagnes océanographiques

L'échantillonnage nécessaire à la réalisation de ce travail a été obtenu au cours de 2 campagnes océanographiques couvrant au total une période de 4 mois d'observations dans le secteur pacifique de l'Arctique en 2008 (août) et 2010 (juillet-août, table 2). Les sites échantillonnés au cours de ces trois campagnes sont indiqués sur la figure 12.

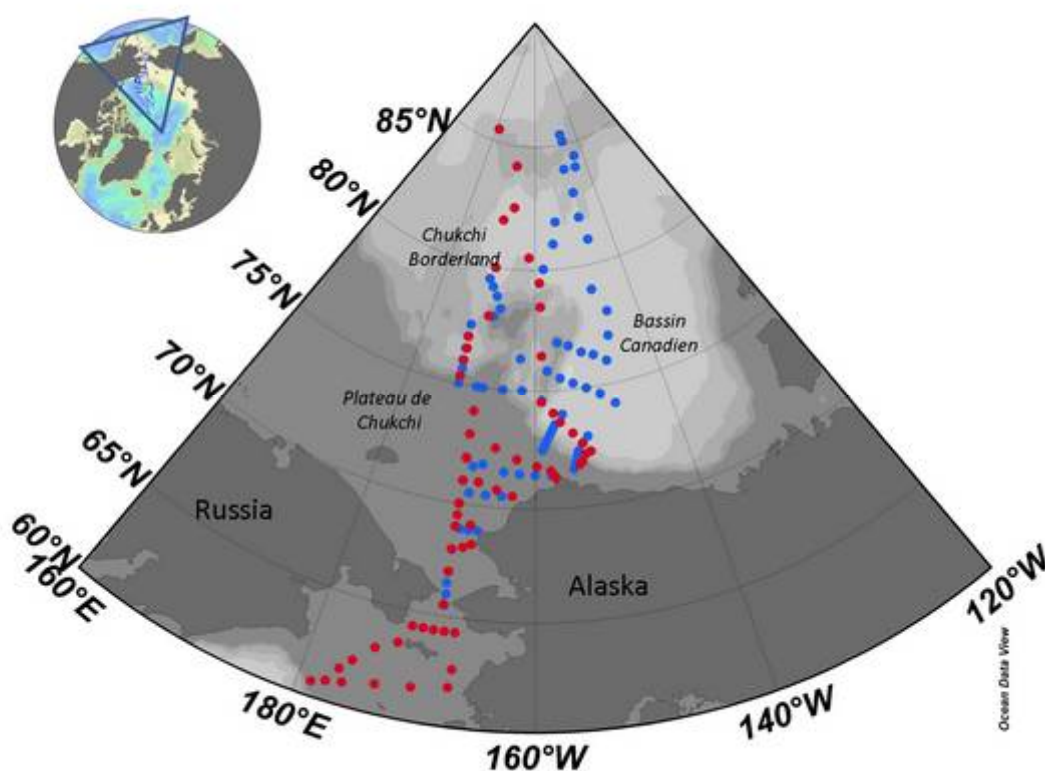


Figure 12 : Stations échantillonnées lors des campagnes CHINARE 2008 (bleu) et CHINARE 2010 (rouge), voir la table 2 pour la stratégie d'échantillonnage et la table de l'annexe B pour les méthodes d'analyse des échantillons.

Les campagnes 2008 et 2010, réalisées à bord du brise-glace chinois *XueLong*, fournissent des données inédites de la colonne d'eau dans la région du plateau de Chukchi et celle des bassins profonds jusqu'à des latitudes très élevées, 86°N en 2008 et 88°N en 2010. Les informations sur la région, la période de l'année et les paramètres mesurés sont référencés dans la Table 2.

Table 2 : Liste des campagnes océanographiques au cours desquelles les données *in situ* ont été acquises. Les régions et les paramètres échantillonnés ainsi que le brise-glace utilisé sont référencés. La période de l'année et le temps passé en mer pendant la thèse est également précisée dans le tableau. Le prélèvement des échantillons de 2008 a été fait par Diana Ruiz-Pino (UPMC-LOCEAN) tandis que Pierre Coupel (LOCEAN) a effectué le traitement post campagne pour l'acquisition des données finales. Pierre Coupel a participé au prélèvement des échantillons durant la campagne CHINARE 2010 soit un temps de mer total de 70 jours.

Mission	Période (jours de mer)	Brise-glace	Région échantillonnées	Paramètres échantillonnés	Collaboration
CHINARE 2008	1 août-6 sept. 2008 (-)	<i>Xuelong</i>	Mer de Chukchi, Bassin Canadien	Pigments, Carbonates, taxonomie, nutriments, coccolithophoridés	Chen Jianfang (SOA)
CHINARE 2010	4 juil.-13 sept. 2010 (70 dont 12 jours de camp de glace)	<i>Xuelong</i>	Mer de Béring, Mer de Chukchi, Bassin Canadien	Pigments, carbonates, coccolithophoridés, nutriments, POC, DOC, Silicate	Chen Jianfang (SOA)

Pour évaluer des changements, nos données sont comparées avec des données antérieures, où la fonte de la banquise était moins intense. Les données biologiques et biogéochimiques sont rares dans la zone ciblée par notre étude, ce qui limite considérablement les possibilités de comparaison.

La seule campagne océanographique qui fournit des données dans le bassin Arctique du secteur pacifique pendant une année suffisamment ancienne pour observer un changement important dans le couvert de glace par rapport à la période post-2007 est la mission transpolaire Arctic Ocean Section (AOS) conduite en 1994. L'extension minimale de la glace a diminué de 30% entre 1994 et 2008-2010 (Fig. 13). Les données acquises par le programme Shelf-Basins Interaction (SBI, 2002-2004) sur le plateau de Chukchi et le sud du bassin canadien compléteront la comparaison à nos données. Remarquez sur cette figure 13 que les campagnes océanographiques CHINARE correspondent bien à des années de fonte accrue de la banquise Arctique.

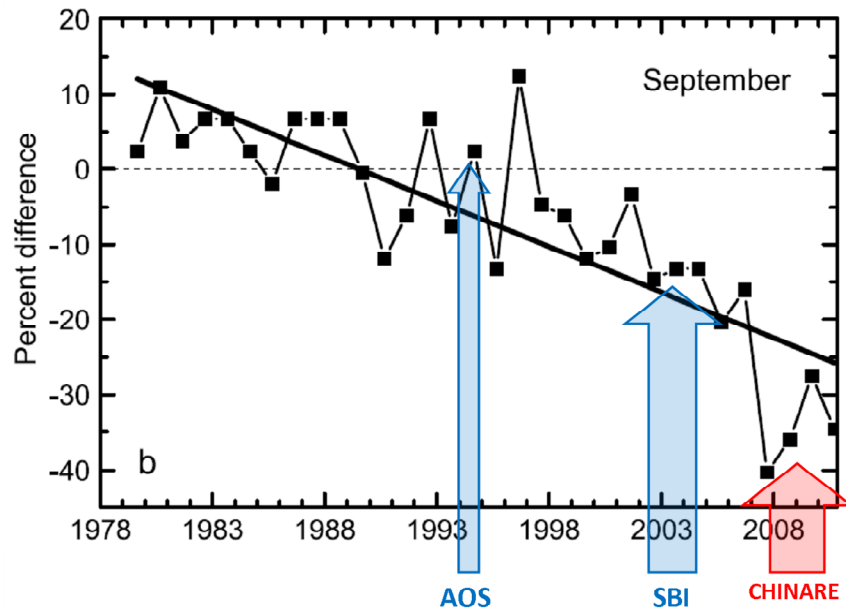


Figure 13 : Pourcentage de différence de l'extension de la glace de mer (le mois du minimum de glace) en fonction de l'extension moyenne pour la période 1979-2000. Les flèches indiquent les années des campagnes effectuées pendant la thèse (2008-2010) et des campagnes océanographiques antérieures utilisées pour les comparaisons (1994-2002) (d'après Perovich., 2011).

7.2.Contexte national et international

Les objectifs de ce travail s'inscrivent dans le cadre de quatre programmes internationaux ; ATP (*Arctic Tipping Point*, PI: P. Wassmann), DAMOCLES (*Developing Arctic Modeling and Observing Capabilities for Long-term Environmental Studies*), CHINARE (*Chinese National Arctic Research Expedition*), MALINA qui ont financé cette thèse, l'organisation et la participation aux campagnes en mer ainsi que l'analyse en laboratoire des échantillons.

- ATP (2009-2012) est un projet à grande échelle financé par l'Union Européenne dont le but est d'identifier les éléments de l'écosystème marin arctique susceptible de subir des transformations abruptes en réponse au changement climatique. Le salaire de thèse était financé par ATP et les objectifs de thèse contribuent à la thématique du « tipping point » étudiée par ce programme.
- DAMOCLES est un projet européen (2005-2009) associé à l'API (année polaire internationale) qui intègre des observations de la glace de mer, de l'atmosphère et de l'océan pour comprendre et quantifier l'impact de la réduction du couvert de glace sur l'environnement et les activités humaines à l'échelle régionale et globale.

- Le programme chinois CHINARE coordonné par le *Polar Research Institute of China* (PRIC) assure un suivi scientifique de l'Arctique et de l'Antarctique grâce à des missions océanographiques annuelles ou bisannuelles à bord du brise-glace de recherche « *Xuelong* ».

8. Méthodologie

8.1.Type de données - Méthodes analytiques

Un grand nombre de données physiques, chimiques et biologiques ont dû être produites afin de décrire l'état du système tant sur le plan de l'environnement physique et chimique que de celui des populations phytoplanctoniques associées. Certaines ont été acquises au cours de campagnes océanographiques (Fig. 12 et Table 2) où par l'extraction de données satellites (glace, calcite, chlorophylle et groupes phytoplanctoniques grâce à l'algorithme PHYSAT, *Alvain et al., 2005*). D'autres données sont le fruit de collaborations : nutriments (SIO-SOA, Chine, Pr. Chen Jianfang), production primaire (KPR, Corée, Sang Lee), profondeur de la couche euphotique (PRIC, Chine, Pr. Jinping Zhao). Lors de campagnes océanographiques CHINARE 2008 et 2010, les données physiques acquises grâce à des mesures par CTD ont permis de décrire les paramètres importants pour la biogéochimie et la biologie tel que la stratification, l'identification des masses d'eau, l'accumulation d'eau douce.

A partir des profils de fluorescence obtenus par un fluorimètre fixé sur la rosette, ont pu être établies les profondeurs d'acquisition des échantillons pour l'étude du phytoplancton et des carbonates. La description du phytoplancton a été abordée par deux méthodes : les pigments phytoplanctoniques obtenus par analyse en chromatographie liquide haute performance (HPLC), et les énumérations taxonomiques par microscopie optique. La séparation de pigments par HPLC, dont la liste figure dans la table 3, a permis de caractériser la biomasse et la composition des communautés phytoplanctoniques. Un échantillonnage spécifique a été utilisé pour obtenir la taxonomie des coccolithophores. En effet, les espèces calcifiantes nécessitent une méthode de filtration et une conservation particulière afin de préserver leur test calcaire. Les échantillons pour l'acquisition de l'alcalinité totale (AT) et du carbone inorganique total (CT) ont été prélevés en mer selon les méthodes prescrites par le service national d'analyse des paramètres océaniques du CO₂ (SNAPO-CO₂) puis analysés par potentiométrie au LOCEAN-IPSL.

Table 3 : Liste des pigments mesurés pendant les campagnes CHINARE 2008 et 2010. La signification taxonomique et la classe de taille du phytoplancton associée à chaque pigment sont indiquées. P: Picoplankton (<2µm), N: Nanoplankton (2-20µm), M: Microplankton (>20µm).

Pigments	Abbreviation	Size Classes	Taxonomic significance
Fucoxanthin	Fuco	M+N	Diatoms, prymnesiophytes, some Dinoflagellates
Peridinin	Peri	M	Dinoflagellates
19'-Hexanoyloxyfucoxanthin	Hex	N	Prymnesiophytes
19'-Butanoyloxyfucoxanthin	But	N	Chrysophytes, Haptophytes
Chlorophyll-c3	Chlc3	N	Prymnesiophytes, Chrysophytes
Alloxanthin	Allo	N	Cryptophytes
Prasincoxanthin	Pras	P	Prasinophytes
Neoxanthin	Neo	P	Chlorophytes
Chlorophyll-b	Chlb	P	Chlorophytes, Prasinophytes
Violaxanthin	Viola	P	Chlorophytes, Prasinophytes
Lutein	Lut	P	Red algae, Chlorophytes
Zeaxanthin	Zea	P	Cyanobacteria, Prochlorophytes, Chlorophytes
Divinyl Chlorophyll-a	Dvchla	P	Prochlorophytes
Chlorophyll-c2	Chlc2	All	Various
Diadinoxanthin	Diadino	All	Various
Diatoxanthin	Diato	All	Various
β-Carotenes	Car	All	Various
Chlorophyll-a	Chla	-	All – except Prochlorophytes

Les techniques acquises, développées et utilisées au cours de cette thèse sont répertoriées dans la table 2 de l'annexe A, et les protocoles associés sont détaillés dans les différents chapitres de la thèse. Cette approche pluridisciplinaire a permis de développer une expertise multiple tant sur le plan de l'échantillonnage, que de celui des techniques d'analyse en laboratoire et du traitement des données.

De nombreux calculs analytiques ont également été effectués pour caractériser les processus physiques et biogéochimiques. Ainsi, pour chaque station échantillonnée, diverses informations ont été extraites des données de glace « satellites », telles que le nombre de jours de fonte, le nombre de jours libres de glace, les dates de déclenchement de la fonte et de reformation de la glace. L'accumulation d'eaux douces a été évaluée par son épaisseur (SFL-surface fresh layer) et son volume (Liquid Fresh Water-LFW, méthode dérivée de *Rabe et al., 2011*). L'origine des eaux douces, pacifiques, fleuves ou glace de mer a aussi été caractérisée par des calculs de fractions relatives lors d'un mélange de masse d'eau. Les flux de CO₂ ont été également obtenus pendant ce travail de thèse mais ne seront pas présentés ici. Le lecteur

est référé à la description détaillée de ces paramètres et de leur méthode de calcul dans les différents chapitres.

8.2.Organisation du manuscrit

L'écriture et la soumission de deux articles dédiés à la publication, au cours cette thèse, nous a conduits à présenter un manuscrit sous forme d'une thèse sur articles scientifiques. Elle s'articule autour de trois chapitres : les chapitres 1 et 2 correspondent à des articles soumis à Biogéosciences et le chapitre 3 est présenté sous forme d'un chapitre de thèse. Après la thèse, une partie du chapitre 3 sera extraite et traduite en anglais pour une publication. Les objectifs visés dans chaque chapitre sont de déterminer les effets de la disparition du couvert de glace et de l'accumulation d'eaux douces liées à la fonte la glace de mer et continentale sur :

- la production et la biomasse phytoplanctonique (Chapitre 1)
- la distribution par espèce et taille du phytoplancton (Chapitre 2)
- la chimie des carbonates et la capacité de l'Arctique à absorber et stocker du CO₂ atmosphérique (Chapitre 3)

Chaque chapitre est introduit par un résumé du contexte de l'étude, les méthodes, objectifs et quelques résultats majeurs présenté dans le chapitre.

Cette thèse regroupe principalement les résultats de la campagne CHINARE 2008 (CTD, pigments, taxonomie, carbonates) présentés dans les chapitre 1 et 2. Les données CO₂ de la campagne CHINARE 2010 seront discutées avec celles de la campagne de 2008 dans le chapitre 3. Un article en co-auteur concernant l'impact de l'acidification des eaux sur les coccolithophoridés dans l'océan global est présenté en annexe C. Cet article publié pendant cette thèse a utilisé des résultats obtenus pendant mon année de Master 2.

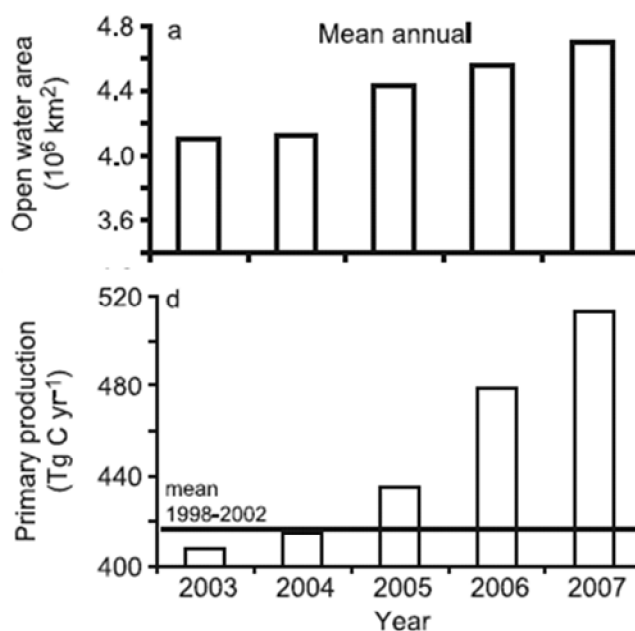
Chapitre 1. Impact de la fonte de la glace sur la productivité primaire

Article 1: The role of freshening in controlling phytoplankton in the Pacific sector of the Arctic Ocean	48
Abstract	49
Introduction	50
1. Methods	52
1.1. The CHINARE 2008 cruise	52
1.2. Hydrographical and ice data	53
1.3. Nutrients	55
1.4. Chlorophyll- <i>a</i> and primary productivity	55
2. Results	56
2.1. The physical environment	56
2.2. Nutrients, chlorophyll- <i>a</i> and primary productivity	60
3. Discussion	64
3.1. Nutrient source: the Pacific Water	64
3.2. Shallow productive shelf (66°N–73°N)	66
3.3. Open oligotrophic basins (73°N- 86°N)	68
4. Conclusions	75
Annexes	78
References	79

Résumé

Une des caractéristiques des écosystèmes polaires est la présence de glace saisonnière. La production phytoplanctonique en Arctique est de ce fait fortement contrôlée par la lumière incidente, la stabilité des eaux et la disponibilité en nutriments. Chaque année, en été, la fonte saisonnière de la banquise induit une production phytoplanctonique, dont les niveaux les plus élevés se situent dans la zone du plateau continental de Chukchi. Les valeurs atteintes sont parmi les plus fortes de l'océan mondial (Sakshaug *et al.*, 1994 ; Springer *et al.*, 1996). Dans les bassins profonds couverts de glace toute l'année, la production primaire est limitée par la lumière. Les eaux du bassin Canadien sont oligotrophes et une part importante de la biomasse phytoplanctonique est produite par des algues de glace de mer (Gosselin *et al.*, 1997).

Au cours de la dernière décennie, la fonte de la banquise s'accélère et libère ces bassins donnant lieu à une augmentation de la production primaire selon des études satellites (Fig. 1). Cependant l'importante production primaire du maximum de chlorophylle et la production sous la glace dans les bassins profonds n'est pas prise en compte.



Arrigo *et al.*, 2008

Figure 1: (a) Surface des eaux Arctique libres de glace entre 2003 et 2004 moyennées sur l'année entière et (b) augmentation associée de la production primaire annuelle dans l'Arctique (la ligne horizontale représente la production primaire annuelle moyennée entre 1998 et 2002). (D'après Arrigo *et al.*, 2008)

L'accumulation d'eau douce en surface, consécutive à cette fonte et aux apports par les grands fleuves (sibériens et canadiens) induisent des changements environnementaux qui impactent sur la production phytoplanctonique à l'échelle du bassin.

Ce premier chapitre, présenté sous forme d'un article à resoumettre: « *The role of freshening in controlling phytoplankton production in the Pacific sector of the Arctic Ocean* », évalue les conséquences du recul de la banquise sur la production primaire en distinguant plusieurs sous-systèmes définis par le pourcentage de couvert de glace. Il discute des effets de l'accumulation d'eau douce ("freshening" en anglais) marqué par le dessalement des eaux de surface sur la production primaire. Cette étude montre que l'accumulation d'eau douce appauvrit les eaux de surface en nutriments, renforce la stratification et approfondie la nutricline et le maximum de chlorophylle. Dans les bassins profonds nouvellement libérés des glaces, la profondeur de la nutricline limite la disponibilité en lumière et réduit fortement la production. Par contre, les niveaux de productions et de biomasses phytoplanctoniques, relativement fortes sont observés pour la première fois dans la zone de glace marginale des bassins profonds. Ces taux de production et de biomasse restent cependant inférieurs aux floraisons printanières du front de glace des plateaux continentaux.

Article 1:

The role of freshening in controlling phytoplankton production in the Pacific sector of the Arctic Ocean

P. Coupel¹, D. Ruiz-Pino¹, J. F. Chen², S. H. Lee³, F. Jardon¹, H.L. Li², M. Rafizadeh¹, V. Garçon⁴, J.C. Gascard¹

¹Laboratoire d'Océanographie et du Climat : Expérimentation et Approches Numériques (LOCEAN), UPMC, CNRS, Paris, France

²Laboratory of Marine Ecosystem and Biogeochemistry, Second Institute of Oceanography, SOA, PRC, Hangzhou 310012, China

³Department of Oceanography, Pusan National University, 30, Jangjeon-dong, Busan 609-735, South Korea

⁴LEGOS/UMR5566/CNRS, 18 Avenue Edouard Belin, 31401 Toulouse Cedex 4, France

Correspondance to: P.Coupel (pclocl@locean-ipsl.upmc.fr)

Soumis à Biogéosciences le 24/06/2011 et accepté en Open Discussion le 03/07/2011

Actuellement en révision pour resoumission

KEYWORDS: PRIMARY PRODUCTION, BIOMASS, NITRATE, FRESHENING, STRATIFICATION, SEA ICE

Abstract

A drastic ice decline in the Arctic Ocean, triggered by global warming, could generate rapid changes in the upper ocean. The shrinking of the ice cover and of the ice thickness increases the surface freshwater layer (SFL) and thus the freshening of the water column. The question “Are primary producers affected by the thickness of the surface freshwater layer in the shallow and the deep Arctic Ocean?” is addressed.

In the Pacific sector of the Arctic Ocean, a large dataset was acquired in August-September 2008 (CHINARE cruise) allowing evaluation of the phytoplankton biomass and primary productivity during recent strong ice melting and reduced ice cover. The phytoplankton variability was explored in the Pacific-influenced Arctic in a large zone from the Bering Strait (65°N) to the extreme high latitudes over the Alpha Ridge (86°N), encompassing shallow shelf (the Chukchi Shelf) and deep basins (the Chukchi Borderland and the Canada Abyssal Plain). In summer 2008, melting of the ice cover up to 600 kilometres north of the shelf was associated with a significant input of freshwater at the sea surface, as evidenced by the decrease in the surface salinity and the thickening of the SFL.

The freshening, which deepens both the nutricline and the deep chlorophyll maximum, (SCM) reduces the supply of nutrients to the surface and the quantity of light available at the SCM. The phytoplankton growth are disadvantaged in the areas strongly affected by the freshening (SFL>40 m) as over the Chukchi Shelf and the Canada Abyssal Plain. Conversely, a thin SFL (<40 m) in the Marginal Ice Zone (MIZ) near 80°N facilitates the diffusion of nutrients from the sub-surface reservoir of Pacific Water (PW) and leads to a shallower SCM and to a biomass and primary productivity 2 to 5 times higher than in the rest of the basin.

Despite the seasonal extension of the ice cover, an enhanced freshening in the coming years could reduce the intense phytoplankton production of the present-day ice edge, as occurs along the Chukchi Shelf and the MIZ over the basins. The entire food chain, the biological pump and air-sea CO₂ fluxes could be deeply modified and reduced by such freshening. The phytoplankton *in situ* data obtained in the water column across the Pacific sector of the Arctic Ocean during the recent strong ice melting allowed an evaluation of the state of the primary producers, which is necessary to determine past and future changes in the deep Arctic basins.

Introduction

The recent exceptional decline and thinning of Arctic sea-ice cover (*Comiso et al., 2008; Perovich et al., 2010; Stroeve et al., 2011*), forced by increased atmospheric warming due to greenhouse gas emissions, has put the Arctic Ocean at the centre of international scientific attention (*ACIA, 2004*). Models predict that sea ice will continue to shrink in the coming years and that nearly ice-free conditions could be reached by summer 2040 (*Holland et al., 2006; Wang and Overland, 2009; Boe et al., 2009*). Whereas many physical changes, such as the increase in temperature (*McPhee et al. 2009*), sub-surface solar irradiation (*Lee et al. 2010*), water-column stratification and freshwater input (*Yamamoto-Kawai et al., 2009*) have been linked to the removal of the Arctic sea-ice cover, only a few studies have been concerned by the direct impact of these changes on primary producers (*Wassmann et al., 2010*). Qualitative and quantitative changes in the primary producers could have significant consequences for organisms at higher trophic levels and for the carbon cycle (*Longhurst, 1991*). A direct consequence of the loss of ice is a loss of critical habitat for ice-dependent species, inducing major qualitative changes in the species composition of the ecosystem (*Hunt et al., 2002; Piepenburg, 2005; Carmack and Wassmann 2006; Hop and Pavlova, 2008*). But because of the thick ice cover over the Arctic basins, biogeochemical studies have been mainly confined to the Arctic and sub-Arctic shelves (Barents Sea, Bering Sea, Chukchi Sea). Only a few oceanographic campaigns – Arctic Ocean Section (AOS, 1994), Surface Heat Budget of the Arctic (SHEBA, 1997), the Russian–American Long-term Census of the Arctic (RUSALCA, 2004) and Beringia, in 2005, took place in the Arctic basins. All these studies highlight the strong seasonality of the Arctic ecosystems forced by environmental factors (ice, irradiance, stratification, nutrient supply). During the spring bloom, Bering, Chukchi and Barents shelves constitute one of the most productive areas of the world ocean (*Walsh et al., 1989; Sakshaug et al., 1994; Springer et al., 1996; Sakshaug, 2004*), sustaining extremely rich fisheries and a large variety of marine mammals and migratory bird communities (*ACIA, 2004*). The spring bloom rapidly depletes the nutrients in the sea-surface layer and leads to post-bloom conditions characterized by a sub-surface chlorophyll maximum (SCM, *Martin et al., 2010*). Offshore, oligotrophic conditions prevail, due to the permanent ice cover and the low nutrient availability (*Gosselin et al., 1997*). Nevertheless, Gosselin show that the Arctic basins support

active biological communities and dynamic carbon cycles, due to algal activity at the surface of the ice.

With the withdrawal of ice cover increasingly northwards during recent summers, could we expect an increase in the phytoplankton primary productivity and an extension of the ice-edge bloom conditions over the basins?

Recent studies based on data from satellite sensors (*Arrigo et al., 2008; Pabi et al., 2008*) and *in situ* data have shown an increase in primary productivity in the Arctic during the recent decades, due to a greater open sunlit area and a longer growing period (*Lee and Whitledge, 2005*). Forecasts based on models (*Zhang et al., 2010; Slagstad et al., 2011*) and *in situ* observations (*Rysgaard et al., 1999; Carmack and Chapman, 2003; Sturluson et al., 2008; Hodal and Kristiansen, 2008*) also concluded that phytoplankton biomass and primary productivity in the Arctic would increase in the coming years. The northward retreat and widening of the seasonal ice cover and the increase in wind-driven upwelling of deep nutrient-rich water are proposed to explain the increased phytoplankton activity. But taking into account the key role of nutrient limitation in the Arctic (*Tremblay and Gagnon, 2009; McLaughlin and Carmack, 2010*) it was, for the first time, pointed out that primary productivity and biomass of phytoplankton is not increasing (*Cai et al., 2010; Grebmeier et al., 2010; Lee et al., 2011*), owing to a stronger water-column stratification constraining the nutrient availability (*Sundfjord et al., 2008*).

These results highlight a contradiction with respect to the impact of global climate change on primary producers in the Arctic. To be able to resolve this contradiction we need multidisciplinary oceanographic programmes to create reliable baseline information for the Arctic shelves and basins from which on-going changes can be identified. Since a decade ago the Chinese National Arctic Research Expedition (CHINARE) undertook a series of oceanographic campaigns (1999, 2003, 2008 and 2010) conducted on-board the icebreaker *Xuelong*. The CHINARE cruises allowed the acquisition of *in situ* data on the physical (ice, salinity, temperature and irradiance), biogeochemical (nutrients, dissolved oxygen) and biological (primary productivity, phytoplankton biomass) parameters to monitor the evolution of the Pacific sector of the Arctic Ocean which is connected to the Pacific Ocean through the Bering Strait. In this paper, we document the spatial variability of the primary productivity

and biomass over the eutrophic Chukchi shelf and the oligotrophic basins. The CHINARE 2008 cruise provided for the very first time phytoplankton and nutrient observations over summer ice-free deep Arctic basins. Whereas, in a recent work, *Lee et al. (2011)* quantified the primary productivity of the phytoplankton obtained during the CHINARE 2008 cruise and compared it to the values found during previous campaigns, we seek to identify what are the key mechanisms responsible for this distribution. In our discussion, we focus on the effect of freshening on the water-column stratification and nutrient availability as an approach to investigating the dynamics of primary producers.

1. Methods

1.1. The CHINARE 2008 cruise

The CHINARE 2008 cruise (1 August–8 September 2008) covered a large range of latitudes, from 65°N to 86°N (Fig. 1).

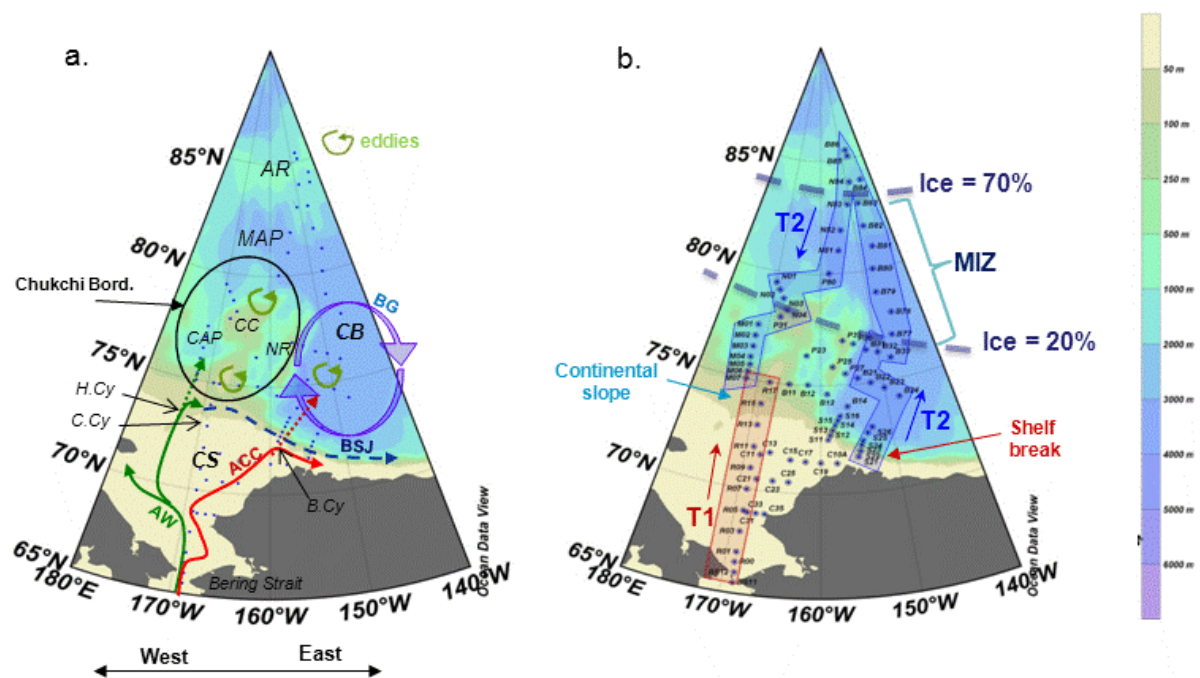


Figure 1: (a) Bathymetry, circulation and main topographic features of the study area. CS: Chukchi Shelf; CP: Canadian Abyssal Plain; MAP: Mendelev Abyssal Plain; AR: Alpha Ridge; CC: Chukchi Cap NR: Northwind Ridge; CAP: Chukchi Abyssal Plain; B.Cy: Barrow Canyon; H.Cy: Herald Canyon; C.Cy: Central Canyon. The Chukchi Borderland includes the CC, the NR and the CAP. BG: Beaufort Gyre; AW: Anadyr Water; ACC: Alaskan Coastal Current; BSJ: Chukchi/Beaufort Shelf-break Jet. (b) Location and name of the CTD stations visited during the CHINARE 2008 cruise aboard icebreaker *XueLong* between 1 August 1 and 8 September 2008. Transects T1 over the shelf and T2 over the basins (in blue) presented in Figure 11 are mentioned on the map in red and blue, respectively. The 20% and 70% dashed blue line indicates ice concentration. MIZ: Marginal Ice Zone (20% <ice cover <70%).

The cruise took place under recent Arctic sea-ice conditions (Fig. 2a) following the general sharp decline of the summer ice cover observed since 2007 (*Perovich et al., 2010; Stroeve et al., 2011*). Based on bathymetry, the study area is divided into two geographical provinces: the Shelf (depth < 100 m) and the basin (depth > 100 m). The shelf part refers to Chukchi Shelf (Fig. 1a) with shallow depths is delimited by a continental slope to the North and an abrupt shelf-break to the North-East (Fig. 1b). The basins are subdivided between the Canadian part, which was sampled from 1 to 19 August and the Russian part, in September, on the way back after a 10-day ice camp at 85°N. The Canadian part is composed of the Canada Abyssal Plain and the Alpha Ridge. The Russian part includes the Mendeleev Abyssal Plain, the Chukchi Borderland, considered as a mid-depth (~1000 m) extension of the Chukchi Shelf which comprises the Chukchi Abyssal Plain, the Chukchi Cap and the Northwind Ridge.

1.2. Hydrographical and ice data

Continuous, temperature, salinity, fluorescence and dissolved-oxygen profiles were acquired at 85 stations (Fig. 1b). A conductivity–temperature–depth (CTD) system (Sea-Bird SBE 9) mounted on a 24-place rosette, a sampler with 10-litre Niskin Bottles, was used for the sampling. At each station, surface sea-ice concentrations were acquired from the special sensor microwave imager (SSM/I) daily satellite data (level-2 products at 12.5-km spatial resolution; Fig. 2a) with collocation in time and space with the CHINARE 2008 CTD stations. To assess the freshening linked to the input of meltwater and river discharges, two parameters are defined in this study: the liquid freshwater (LFW, see table 1 in annexe for the list of abbreviations use in the text) and the surface fresh layer (SFL). The LFW relates to the negative anomaly of salinity in reference to salinity 31 (S_{ref}) and is calculated following the method described in *Rabe et al. (2011)*. The salinity 31 was chosen so as to exclude the freshening due to the PW, the minimum salinity of which, at the Bering Strait, is 31 (*Woodgate et al., 2005b*). The SFL is defined as the thickness of the layer above the 31 isohaline (Fig. 11a). While the LFW reflects the amount of water added to the surface to explain the salinity anomaly relative to salinity 31, the SFL is associated with the thickness of the water column affected by the freshening.

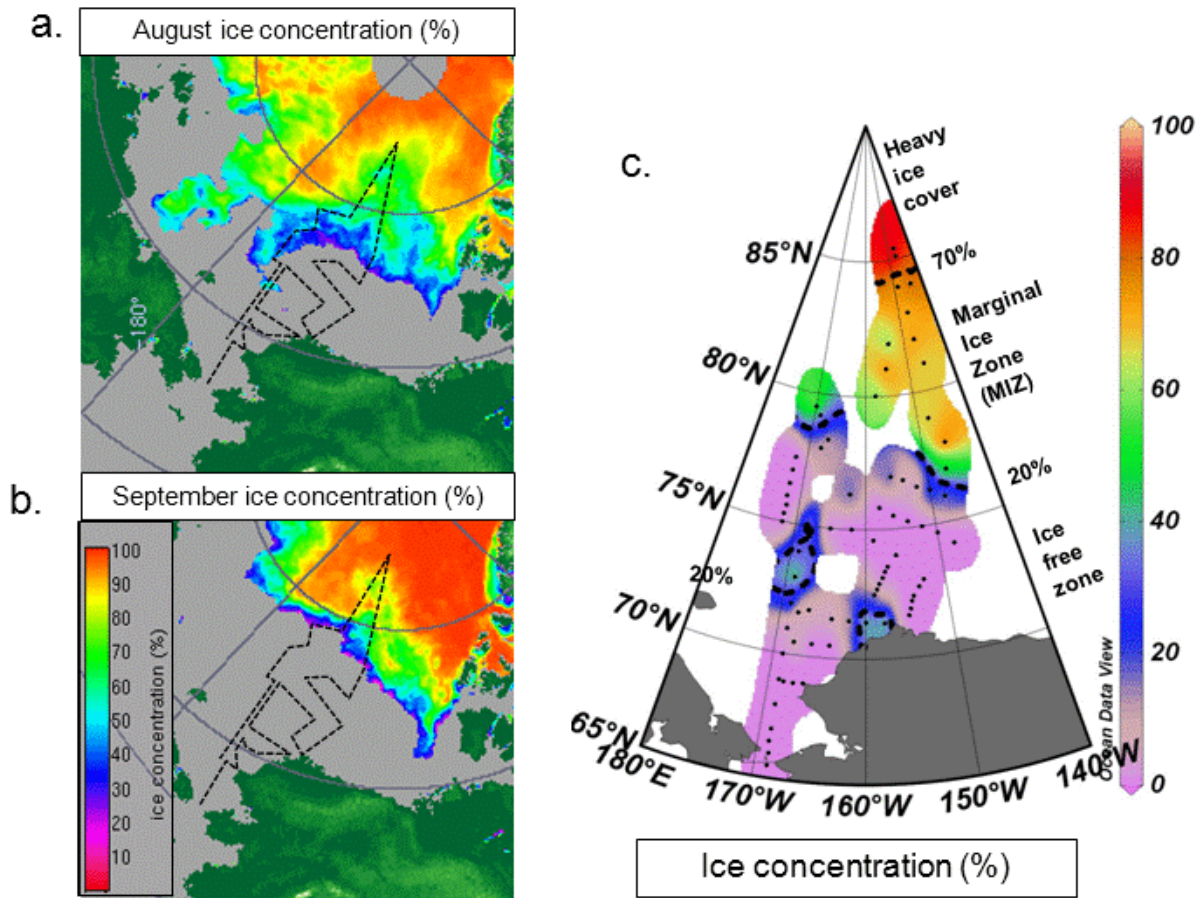


Figure 2: (a) Monthly western Arctic ice concentrations from SSM/I for August 2008, (b) likewise, for September 2008. The dashed line represents the CHINARE 2008 cruise track. (c) Seven-day averaged ice concentration (%).

A weekly composite of sea-ice concentration was produced for each station (Fig. 2c). With the aim of tracking the history of the sea-ice concentration at each hydrographic station, we used the daily ¹AMSR-E Aqua satellite data of the University of Bremen (ARTIST algorithm; Spreen *et al.* 2008), because of its high spatial resolution (6.25×6.25 km). We therefore define the length of the melting season as the number of days since the sea ice concentration in the area of the hydrographic station began to decrease (starting with the last day of at least five consecutive days with an sea-ice concentration of <95%), which suggests ice melting, assuming a stationary situation. Hence an increase in the length of the melting season likely implies more freshwater input and consequently a deepening of the LFW (Fig. 3).

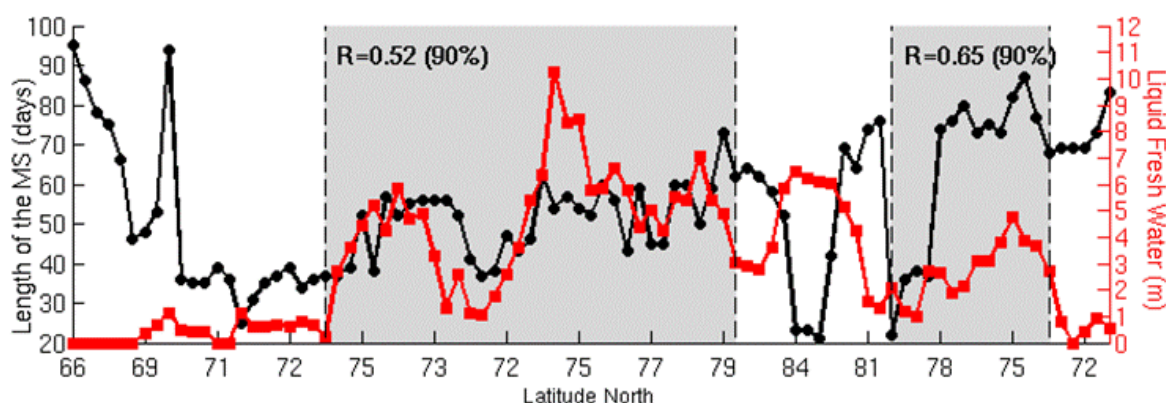


Figure 3: Length of the melting season (see text for explanation) for each hydrographic station along latitudes (black line) related to the thickness of the liquid fresh water (red line). The grey areas identify the region where the ice variability is greater (between 73°N and 80°N), including the MIZ (Marginal Ice Zone). The correlation coefficients for those areas, as well as the level of significance, are also presented.

1.3. Nutrients

Nutrient concentrations were acquired for the 85 CTD stations. Depending on the water-column depths, three to ten depths were sampled from the surface to the bottom. At least four depths were sampled in the upper 100 m. Nutrient concentrations were determined on board using the scan⁺⁺ Continuous Flow AutoAnalyzer (SKALAR, The Netherlands). The determination of nitrate (NO_3^-) and nitrite (NO_2^-) was based on the method described by Wood *et al.* (1967), acid orthosilicic ($\text{Si}(\text{OH})_4$) was measured according to Grasshoff *et al.* (1983) and phosphate (PO_4^{3-}), according to Gordon *et al.* (1993). Preparation of primary standards and reagents followed the World Ocean Circulation Experiment (WOCE) protocol (Gordon *et al.*, 1993). The accuracy of the analytical system for nutrient concentrations in water samples was $\pm 0.02 \mu\text{M}$ for phosphate and nitrite, and $\pm 0.1 \mu\text{M}$ for nitrate, ammonium and silicate. For easy reading, we hereafter refer to silicic acid ($\text{Si}(\text{OH})_4$) as silicon (Si).

1.4. Chlorophyll-*a* and primary productivity

Pigment samples were collected at 65 stations (Fig. 9b) for two or three different depths: surface (3 m), SCM (deep chlorophyll maximum) based on vertical profiles of *in situ* fluorescence and sometimes a second SCM. Chlorophyll-*a* (chl-*a*) concentrations presented here were measured by HPLC (high-performance liquid chromatography) following the method developed by Van Heukelem and Thomas (2001) and performed at the Second Institute of Oceanography, Hangzhou, China (SOA). Chlorophyll-*a* pigment samples were acquired by filtering 2-litre samples of seawater through 25-mm Whatman GF/F filters (pore

size 0.7 μm). Filters were stored in a freezer at -80°C to avoid biological degradation. The chlorophyll-*a* pigment was extracted from the filters during 1 hour at -20°C into 100% methanol and sonicated in an ultra-sonic bath to disrupt cells. An internal standard, DL- α tocopherol acetate, was added to the solvent extracts to correct pigment concentrations from the recovery procedure. Chlorophyll-*a* was analysed using a Waters 600E HPLC and an Eclipse C8 column (150 \times 4.6 mm) thermostated at 60°C and at a flow rate of 1 ml min^{-1} . Chlorophyll-*a* concentrations (in mg chl-*a* m^{-3}) were calculated from the peak areas with an internal standard correction (vitamin E acetate, Sigma) with a lower limit of detection for chlorophyll-*a* of 0.0001 mg chl-*a* m^{-3} . External calibration standards were provided by the Danish Hydrological Institute, Water and Environment (DHI).

In situ hourly primary productivity (PP; in $\text{mgC m}^{-2} \text{h}^{-1}$) data were obtained from 24 stations on the shelf and in the deep basins during the 2008 cruise (Fig. 9b). Six depths were sampled at attenuation depths of PAR (photosynthetically active radiation) corresponding to the levels of 100%, 50%, 30%, 12%, 5% and 1%. The PP analytical procedure and integrated carbon uptake rates data are described by Lee *et al.* (2011). Briefly, heavy isotope-enriched (98–99%) solutions of H^{13}CO_3 were added to the samples at concentrations of $\sim 0.2 \mu\text{M}$ ($^{13}\text{CO}_2$, Lee *et al.*, 2007; Lee *et al.*, 2010) and incubated during 24h with running surface seawater. The ^{13}C enrichment was about 5–10% of the total inorganic carbon in the ambient water, as determined by titration with 0.01N HCl (Anderson *et al.*, 1999) during the cruise. The present study discusses the PP vertical variability along the euphotic depth in relation to the physical parameters and the phytoplankton biomass.

2. Results

2.1. The physical environment

Water masses

The water column of the Canadian Arctic is characterized by an exceptionally wide range of salinity, from 24 to 35, and a temperature varying from near-freezing point to 7°C (Fig. 4a). The ubiquitous Arctic Polar Mixed Layer (PML; Codispoti *et al.*, 2005) occupies the 5–25 m depth range (Fig. 6c) and presents a high variability in terms of temperature and salinity (Fig. 5a, b). Over the ice free or sparsely ice covered areas, the meltwater inputs in surface

coupled to warming by solar irradiance strongly stratify and stabilize the surface layer which reduce the PML to a 5-m-thick layer. In ice covered waters, the brine rejection and the movement of ice maintain a thicker mixed layer (15m). Below the PML and down to 250 m depth, the water column exhibits a strong salinity gradient which characterizes the halocline layer (*Aagaard et al., 1981*; Figs. 4a, 5b). Below the halocline, the thermocline layer ($34.0 < S < 34.8$, $-0.7 < \theta < 0^\circ\text{C}$; Figs. 4a, 5b), which is located between 200 m and 300 m depth, is characterized by a temperature gradient marking the transition between the halocline and the Atlantic Water ($34.5 < S < 34.9$, $\theta > 0^\circ\text{C}$) at 300 m to 1000 m depth. The Arctic Deep Water ($S \sim 34.95$, $\theta < 0^\circ\text{C}$) occupies the water column below 1000 m.

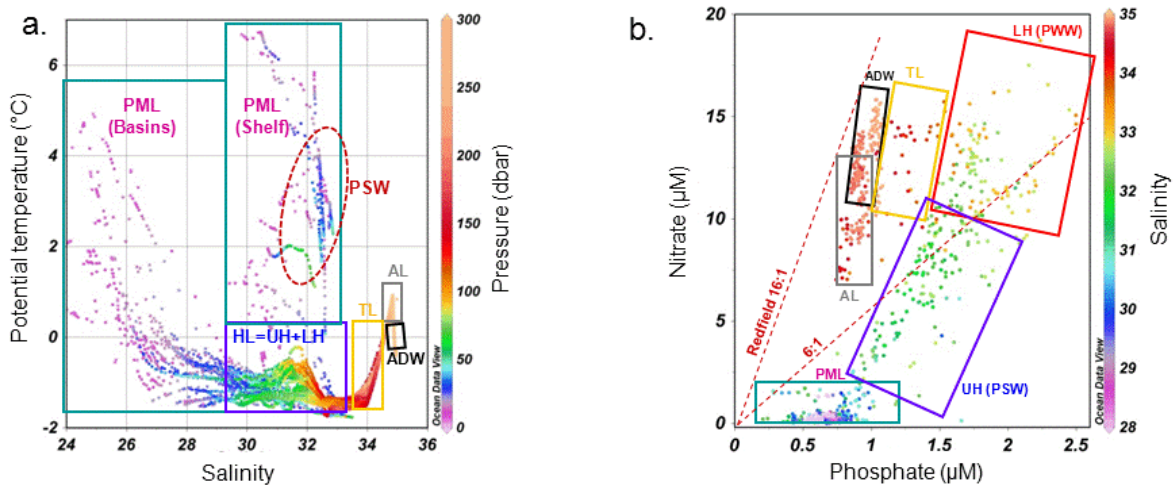


Figure 4: (a) θ/S diagram for the summer CHINARE 2008 cruise, with pressure in colour scale. Accuracy of temperature and conductivity acquired were 0.01°C and 0.001 S/m , respectively, and the associated resolution was 0.001°C and 0.0001 S/m . (b) Scatter diagram of nitrate versus phosphate for the CHINARE 2008 cruise. The canonical 16:1 N/P “Redfield” ratio and the 6:1 ratio are shown by the red and green dashed lines, respectively.

Pacific water

A notable feature of the Pacific sector of the Arctic Ocean is the penetration of Pacific Water (PW, $31 < S < 33.5$; *Woodgate et al., 2005b*) in the Arctic Ocean through the Bering Strait. Over the Chukchi Shelf, the PW is carried by two main currents (*Coachman et al., 1975*). The cold nutrient-rich Anadyr Water (Fig. 1a) flows northwards, while the Alaskan Coastal Current carries warmer and nutrient-depleted water eastwards along the Alaskan coast (*Paquette and Bourke, 1974*; *Ahlnäs and Garrison, 1984*). After crossing the Chukchi Shelf, part of the PW spreads into the Chukchi Borderland and the Canada Abyssal Plain through Herald, Central and Barrow Canyons (*Weingartner et al., 2005*; Fig. 1a), while another part flows eastwards

along the edge of the shelf and the northern Alaskan coast *via* the Beaufort Shelf-break Jet (Pickart, 2004; Fig. 1a). The injection of the PW offshore modified the structure of the halocline (Woodgate *et al.*, 2005a), creating an upper halocline (Fig. 5) and a lower halocline (Shimada *et al.*, 2001).

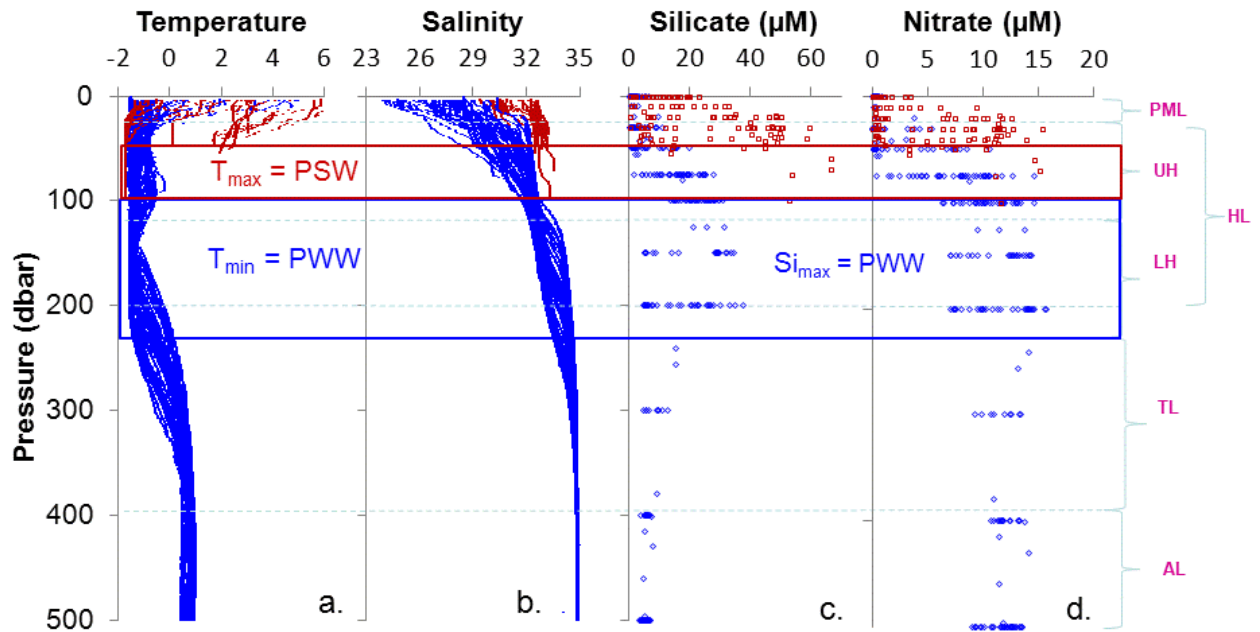


Figure 5: Vertical profiles of the upper 500 m of the water column for (a) temperature, (b) salinity, (c) silicate (μmol), (d) nitrate (μM). The blue and red masks represent the Pacific Winter Water (PWW) and Pacific Summer Water (PSW), respectively. PML (Polar Mixed Layer); HL (Halocline Layer); UH (Upper Halocline); LH (Lower Halocline); PSW (Pacific Summer Water); TL (Thermocline Layer); AL (Atlantic Layer); ADW (Arctic Deep Water).

The upper halocline is associated with a subsurface T_{max} ($-1.0^{\circ}\text{C} < \theta < -0.5^{\circ}\text{C}$; Fig. 4a) between 50 m and 100 m depth and linked to the inflow of Pacific Summer Water (PSW), while the lower halocline is associated with a T_{min} ($\theta < -1.4^{\circ}\text{C}$; Fig. 4a) between 100 m and 200 m depth and linked to the injection of Pacific Winter Water (PWW). The PSW, which flows into the Arctic only during summer, is on average two times less concentrated in nutrients than is the PWW (Fig. 4b). The PSW is depleted in nutrients during its passage across the Bering Sea, whereas the PWW, which is affected by cooling, ice formation and sediment remineralization during winter, is enriched in nutrients (Aagaard and Roach, 1990; Weingartner *et al.*, 1998). The PW constitutes a substantial reservoir of nutrients (NO_3 : 10–15 μM ; Si: 20–40 μM ; Fig. 4b) for the upper Arctic Ocean, and the high silicate content of the PWW provides a useful proxy to identify their distribution in the Arctic water column (Woodgate *et al.*, 2005a; Nishino *et al.* 2008). The reservoir of nutrients associated with the PWW is close to the

surface over the Chukchi Shelf (20 m–50 m depth; NO_3 : 10–15 μM , Si: 20–40 μM ; Fig. 5c,d), whereas it stabilizes at a 5-times greater depth over the basin (100 m–200 m depth; NO_3 : 10–15 μM , Si: 40–60 μM). The silicate signal of the PWW is observed at all the stations and up to the high latitude of 85°N (Fig. 10c), whereas the PSW is observed exclusively over the shelf and in the southern part of the Canada Abyssal Plain (Fig. 10b).

Ice cover

During the CHINARE 2008 cruise, 64 stations were sampled in ice-free conditions (<20% of ice; Fig. 2c), 19 stations in the Marginal Ice Zone (MIZ; 20% to 70% of ice), and 6 stations in heavy ice conditions (>70%).

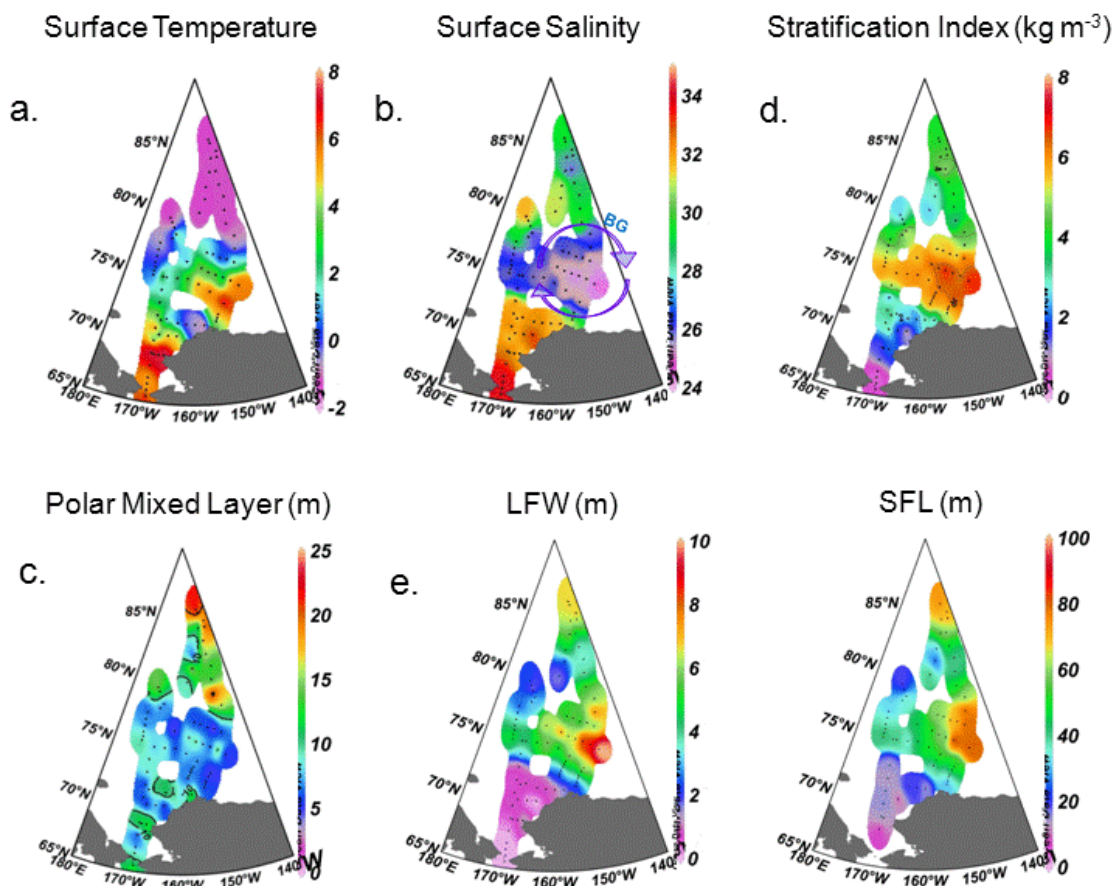


Figure 6: (a) Surface potential temperature at 3 m depth, in degrees Celsius ($^{\circ}\text{C}$); (b) Surface salinity at 3 m depth. The blue arrows indicate the position of the Beaufort Gyre (BG); (c) Stratification index, in kilograms per cubic metre (kg m^{-3}), determined as the difference in density between the surface and 100 m depth; (d) Polar Mixed Layer (PML) defined as the depth where the vertical gradient of density (σ_t) is higher than 0.05 kg m^{-3} ; (e) Liquid Fresh Water (LFW in metres); (f) Surface Freshwater Layer (SFL in metres) defined by the position of the isohaline 31.

Ice-free conditions were observed over the Chukchi Shelf, the Chukchi Abyssal Plain and the Canada Abyssal Plain south of 76°N. Partial ice cover was encountered between latitudes 76°N and 84°N and in the shelf-break region. Finally, heavy ice cover was observed only over the Alpha Ridge, north of 84°N. The surface water in the ice-free areas present a significant surface warming (0°–6°C), due to the longer exposure of the sea surface to solar radiation (Fig. 6a). The surface warming increases linearly ($r^2=0.82$, not shown) with the number of days with ice-free conditions.

Freshwater accumulation and water-column stratification

The SFL thickness increased linearly ($r^2=0.84$; Fig. 8a) with the amount of LFW injected into the surface layer, reflecting the relevance of the SFL to the quantification of the freshening. The SFL is thinner than 20 m over the shelf and ranged from 20 m to 80 m depth offshore, with a mean value of 50 m (Fig. 6f). The most intense freshening (SFL=80 m) was observed in the center of the Beaufort Gyre, where the anticyclonic circulation is well-known to accumulate a large volume of fresh water (*Proshutinsky et al., 2009*) and in the heavily ice-covered stations (Alpha Ridge). In contrast, the northern part of the Chukchi Borderland presents a thin SFL, reflecting a low accumulation of fresh water.

The stratification of the water column, defined by the stratification index SI (Fig. 6d), is weak over the shelf ($SI < 3 \text{ kg m}^{-3}$) and increased in offshore stations ($SI > 3 \text{ kg m}^{-3}$), especially in the ice-free basins, where the highest stratifications are observed ($SI = 5\text{--}8 \text{ kg m}^{-3}$). The stratification is anti-correlated with the surface salinity ($r^2 = -0.87$; Fig. 8c) and increases linearly with the input of fresh water (LFW) at the surface ($r^2=0.59$; Fig. 8b).

2.2. Nutrients, chlorophyll-*a* and primary productivity

Nitrate limitation

The Arctic water column is characterized by a lower N:P ratio (Fig. 4b) than the canonical oceanic Redfield ratio of 16:1 (*Redfield et al., 1963*). The surface layer is largely depleted in nitrate (0–2 μM) and presents the lowest N:P ratio (1:1). The nitrate depletion of the surface water affected the upper 10 m over the shelves and was four times deeper over the basins

(Fig. 5d), with the result that the average nitrate concentration in the euphotic zone was two or three times lower over the basins than over the shelf (Fig. 7b; Table 1).

Table 1. The mean values of the physical and biogeochemical parameters for the eight provinces visited during the CHINARE 2008 cruise.

	Latitude	Ice cover %	Date	PWW depth (m)	SFL (m)	SI	Nitrate (μM)	Surface Chla ($\text{mg chl} a \text{ m}^{-3}$)	SCM Chla ($\text{mg chl} a \text{ m}^{-3}$)	SCM depth (m)	PP_{eu} ($\text{mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$)
Chukchi shelf	68-73°N	10 ± 20	1-6 Aug.	15	5	1.5	4.6	0.91 ± 0.89	1.61 ± 1.55	22	1480 ± 2030
Shelf break	72-74°N	0	8-10 Aug.	40	30	5	2.2	0.11 ± 0.08	0.64 ± 0.60	40	61 ± 32
Ice-free (Canada Abyssal Plain)	74-78°N	4 ± 9	10-14 Aug.	150	55	6	0.8	0.03 ± 0.03	0.34 ± 0.28	60	20 ± 8
Ice free (Chukchi Borderland)	75-78°N	0	1-3 Sept.	60	30	3	3.2	0.06 ± 0.05	0.41 ± 0.26	35	31
MIZ (Canada Abyssal Plain)	78-83°N	67 ± 10	14-18 Aug.	100	30	3	2.7	0.05 ± 0.02	0.49 ± 0.09	40	44 ± 13
MIZ (Chukchi Borderland)	78-83°N	50 ± 23	3-6 Sept.	80	15	2	3.6	0.21 ± 0.07	0.53 ± 0.26	25	136 ± 43
Heavy ice (Alpha Ridge)	83-86°N	80 ± 10	18-31 Aug.	100	60	4	0.15	0.06 ± 0.03	0.21 ± 0.11	55	33

Surprisingly, very low nitrate concentrations ($\text{NO}_3 < 1 \mu\text{M}$; Fig. 7b) were observed in the Alaskan coastal waters near Point Hope, from surface to bottom. These low concentrations could be associated with the circulation of the Alaskan Coastal Current ($T > 4^\circ\text{C}$, $S < 32.5$; Fig. 1a), which is largely depleted in nutrients (*Paquette and Bourke, 1974; Ahlnäs and Garrison, 1984*). The nitrate and phosphate concentrations increased in the upper halocline (Fig. 4b) and reached a maximum concentration in the lower halocline ($\text{NO}_3 = 10\text{--}15 \mu\text{M}$, $\text{PO}_4 \sim 2 \mu\text{M}$, $\text{N:P} = 6:1$). The Atlantic Layer and the Arctic Deep Water exhibited elevated nitrate and phosphate concentrations, with an N:P ratio close to the oceanic Redfield ratio.

The position of the nutricline is set by the SFL depth (Fig. 9d). Over the shelf, the nutricline (Fig. 7a) is around 10 m depth in the southern part and 20 m depth in the northern part. Offshore, except in the northern part of the Chukchi Borderland, where the nutricline is shallow (~ 20 m), we observed a nutricline deeper than 40 m. The nutricline was the deepest (70 m) in the ice-free Canada Abyssal Plain ($73^\circ\text{--}78^\circ\text{N}$) and over the Alpha Ridge ($83^\circ\text{--}86^\circ\text{N}$).

Chlorophyll concentration

Except for the southern Chukchi Shelf, all the stations present a deep chlorophyll maximum (SCM; Fig. 7e) at the depth of the nutricline (Fig. 7a).

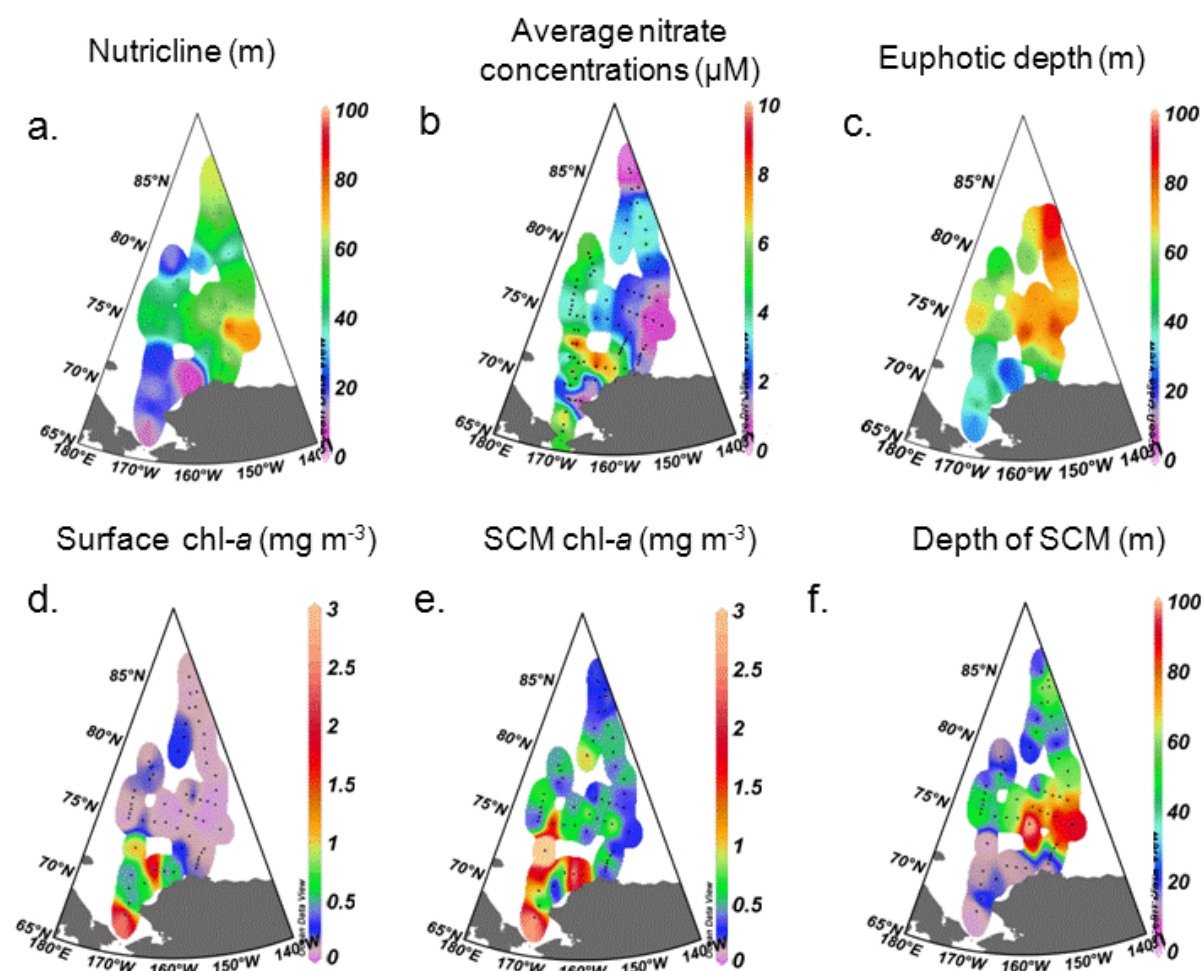


Figure 7: (a) Nutricline depth, which is determined by the position of the inflexion point of nitrate in the water column ; (b) Average nitrate concentrations in micromoles (μM) within the euphotic depth ; (c) Euphotic depth estimated by the satellite MODIS ; (d) Chlorophyll-*a* concentration in the sea surface layer in milligrams per cubic metre (mg m^{-3}) ; (e) Chlorophyll-*a* concentration at the SCM in milligrams per cubic metre (mg m^{-3}) ; (f) Depth in metres (m) of the sub-surface chlorophyll maxima.

The depth of the SCM varied from 20 m, over the shelf, to 80 m in the center of the Beaufort Gyre (Fig. 7f). The Chukchi Shelf exhibited the highest phytoplankton biomass, with averaged chlorophyll-*a* concentrations of $0.91 \pm 0.89 \text{ mg chl-}a \text{ m}^{-3}$ and $1.61 \pm 1.55 \text{ mg chl-}a \text{ m}^{-3}$ near the surface (3 m depth) and the SCM, respectively (Table 1). Highest biomasses were observed in the northern and in the southern parts of the Chukchi Shelf (Fig. 7d, e), with chlorophyll-*a* concentrations reaching $2.83 \text{ mg chl-}a \text{ m}^{-3}$ (Fig. 9a) at the southern station R03

(68°N) and 4.94 mg chl-*a* m⁻³ over the Central Canyon (73°N). In contrast, minimum chlorophyll-*a* concentrations (~0.2 mg chl-*a* m⁻³; Fig. 9a) were observed in the center of the Shelf and along the western part of the Alaskan coast (Sta. R05, C31, C23) dominated by the flow of the low-nutrient Alaskan Coastal Current (Fig. 1a). When crossing the continental slope (west of 160°W) or the shelf break (east of 160°W), the SCM becomes deeper (~40 m) and chlorophyll-*a* concentrations decrease by a factor of two at the SCM and by a factor of eight at the surface (Table 1). However, locally high chlorophyll-*a* concentrations for the open basin (~1.5 mg chl-*a* m⁻³) were observed at the SCM off the mouth of Central Canyon (Sta. R17; Fig. 9a) and of Barrow Canyon (Sta. S24).

Offshore, surface waters exhibited very low chlorophyll-*a* concentrations, one order of magnitude lower than those over the shelf (Fig. 7a, b, 9a; Table 1). Surface chlorophyll-*a* concentrations sampled over the Mendeleev Abyssal Plain and the Chukchi Borderland varied between 0.06 mg chl-*a* m⁻³ and 0.21 mg chl-*a* m⁻³, which are two times higher than those at stations sampled over the Canada Abyssal Plain (Table 1). The chlorophyll-*a* concentrations at the SCM presented a high inter-station variability, from 0.05 to 1.00 mg chl-*a* m⁻³ (Fig. 9a), with an average chlorophyll-*a* concentration of 0.40 ± 0.28 mg chl-*a* m⁻³ (Table 1), one order of magnitude higher than those at the surface. The highest SCM concentrations were observed in the MIZ over the Canada Abyssal Plain (0.53 ± 0.26 mg chl-*a* m⁻³) and the Chukchi Borderland (0.49 ± 0.09 mg chl-*a* m⁻³; Table 1). The heavy ice zone north of 83°N exhibited the lowest SCM concentrations: two times lower than the average offshore concentrations. The averaged chlorophyll-*a* concentrations at the SCM along the ice-free areas were 0.34 ± 0.28 mg chl-*a* m⁻³ and 0.41 ± 0.26 mg chl-*a* m⁻³ over the Canada Abyssal Plain and the Chukchi Borderland, respectively. The SCM in the ice-free part of the Canada Abyssal Plain was twice as deep (80 m; Fig. 7f) as the mean SCM depth in the basins (40 m) and four times as deep as in the MIZ of the Chukchi Borderland (20 m).

Primary productivity

The highest primary productivity (PP) were observed in the surface water of the Chukchi Shelf ranging from 0.38 mgC m⁻³ h⁻¹ to 13.66 mgC m⁻³ h⁻¹ (Fig. 9b), with a mean value of 2.05 ± 2.15 mgC m⁻³ h⁻¹ (Table 1). Offshore, the PP was one or two orders of magnitude lower than those over the shelf (Table 1). Most of the offshore stations presented the maximum PP

at or near the sea surface (Fig. 9b). The ice-free basins and heavily ice-covered areas presented the lowest PP, with values ranging from 0.001 to 0.010 mgC m⁻³ h⁻¹ and an important decoupling (Fig. 9c) between the maximum PP (at ~10 m depth) and the SCM (at ~50 m depth). In the MIZ, the phytoplankton developed closer to the surface (25 m depth) in response to the greater downwelling solar irradiance. In the MIZ, the PP increased by a factor of ten (0.20 ± 0.10 mgC m⁻³ h⁻¹) as compared with that in the ice-free areas, despite comparable chlorophyll biomasses. The MIZ of the Canada Abyssal Plain also exhibited a slight increase in the PP ($\sim 0.07 \pm 0.03$ mgC m⁻³ h⁻¹) at the SCM (40 m depth) compared with ice-free and heavily ice-covered areas. The mean PP over the euphotic depth increases when surface the chlorophyll-*a* concentration increases and the SCM is shallow. In contrast, the lowest values were measured in waters characterized by low surface chlorophyll-*a* concentrations and a deep SCM.

3. Discussion

3.1. Nutrient source: the Pacific Water

Previous studies showed that the Arctic phytoplankton are controlled primarily by downwelling solar irradiance and then by nutrient distribution (*Hill and Cota, 2005*), two parameters sensitive to recent climate change. With the extensive ice retreat since 2007, light is no longer the limiting factor over a large part of the Arctic basins. Up to 83°N, the ice concentration is lower than 80% and the euphotic depth is deeper than 50 m (Fig. 7c). Changes in annual phytoplankton production per unit area in seasonally ice-free areas of the Beaufort Sea, the Canadian Archipelago, the Barents Sea or the North Sea are becoming controlled by the environmental forcing of nitrogen supply (*Tremblay and Gagnon, 2009*). The very low N:P ratio (1:1) prevailing in the surface layer in 2008 (Fig. 4b) confirms the high nitrate limitation in the Pacific sector of the Arctic Ocean. Similarly, nitrate exhaustion was observed first in all blooms investigated so far in the Beaufort Sea and in Baffin Bay (*Tremblay et al., 2002, 2006*).

To understand whether the Arctic Ocean has the potential to increase its PP in the absence of light limitation, it is necessary to investigate the state of the nutrient sources and the mechanisms affecting the availability of nutrients to the phytoplankton (stratification, upwelling, mixing). The main nutrient sources of the Pacific sector of the Arctic Ocean are

the rivers, the PW (Pacific Water) and the sediments. Concerning riverine inputs as a nutrient source, although the McKenzie River brings large amount of fresh water to the Canada Abyssal Plain (*Jones et al., 2008*), it does not seem to provide nutrients in the upper layers of the open deep basins. The McKenzie River end-member was characterized by a phosphate depletion ($\text{NO}_3=10 \mu\text{M}$; $\text{PO}_4=0.1 \mu\text{M}$, $\text{Si}=65 \mu\text{M}$; *Carmack et al., 2004*), implying a high N:P ratio (100:1), whereas the upper layers of the Canadian Arctic present a low N:P ratio, around 6:1 (Fig. 4b), characteristic of the PW source. These observations join the findings of *Emmerton et al. (2008)* and *Simpson et al. (2008)*, which suggests that the inorganic phosphate and nitrogen have been exhausted before the freshwater plume advances into the sea. Consequently, it is assumed that the major nutrient source of the Canadian open basin is the PW flowing into the Arctic through the Bering Strait. During the CHINARE 2008 cruise, the PW circulated near the surface over the shallow Chukchi Shelf (~50 m) and sank to greater depth over the deep basins where the silicate signal ($\text{Si}=10\text{--}20 \mu\text{M}$) characteristic of the PW was observed between 100 and 200 m depth (Fig. 10c) and persisted up to latitude 85°N . The release of nutrients from sediments could also contribute significantly to the enrichment of the PW during its passage over the Chukchi Shelf (*Jones and Anderson, 1986*; *Cooper et al., 1997*).

Over the shelf, the low stratification of the water column (Fig. 6d), in addition to the short residence time of the water (2–3 months; *Weingartner et al., 1998*) suggests a rapid renewal of the nutrient pool and explains the high nitrate availability at the euphotic depth, compared to the open ocean (Fig. 7b). Conversely, the strong stratification (Fig. 6d) associated with the halocline layer (Fig. 5b) over the basins limits the vertical exchange and implies slow nutrient enrichment of the surface layer from the Pacific Water reservoir. The result is an extended nitrate depletion in the first 50 m depth offshore (Fig. 11b), which seems to be commonly observed over the deep Arctic Ocean (*Tremblay et al., 2002*; *Codispoti et al., 2005*).

By acting on the stratification and the depth of the Pacific nutrient reservoir, the SFL (Fig. 8a) can be seen as the key mechanism controlling the nutrient availability and the PP in the Polar Oceans. The effect of the freshening on the nutrients and the phytoplankton in summer 2008, from the shallow Chukchi Shelf to the deep basins is now considered.

3.2. Shallow productive shelf (66°N–73°N)

The direct connection of the Chukchi Shelf with the PW flow, coupled with a low stratification (SI=2; Fig. 6d), allowing both to diffuse deep nutrients to the surface and to maintain the phytoplankton above the shallow euphotic depth (30 m), results in high biomass (~ 1 mg chl-*a* m⁻³; Fig. 9a) and PP (Fig. 9b). The range and the mean PP over the shelf in 2008 (110–6270 mgC m⁻² d⁻¹; mean 1480 ± 2030 mgC m⁻² d⁻¹; $n=8$) are in the range of previous studies over the Chukchi Shelf: 170–1940 mgC m⁻² d⁻¹ (*Hameedi, 1978*); 500–4700 mgC m⁻² d⁻¹ (*Springer and Mc Roy, 1993*); 750 mgC m⁻² d⁻¹ (*Cota et al., 1996*); 780 mgC m⁻² d⁻¹ (*Hill and Cota, 2005*); 2570 mgC m⁻² d⁻¹ (*Gosselin et al., 1997*), as well as over the marginal ice zone of the central Barents Sea: 500–1400 mgC m⁻² d⁻¹ (*Reigstad et al., 2002*).

The disappearance of the ice over most of the shelf, the low apparent oxygen utilization (-25 $\mu\text{mol kg}^{-1}$; Fig. 11c) and the nutrient depletion ($\text{NO}_3 < 2$ μM ; Fig. 11b) in the surface layer indicate that the peak of PP has already occurred. The highest chlorophyll-*a* concentration (4.94 mg chl-*a* m⁻³; 73°N; Fig. 9a) observed over the northern part of the shelf and related to the presence of ice ($>20\%$; Fig. 2c) reflects the late phase of ice-edge bloom. Nitrate is still in high concentration near the surface (NO_3 at 15 m = 10 μM ; Fig. 9b), suggesting that the ice cover may have prevented the stratification of the water column and limited nutrient consumption until 6 August.

The existence of wind-driven upwelling along the edge of the ice pack (*Buckley et al., 1979*; *Alexander and Niebauer, 1981*; *Mundy et al., 2009*) could be an additional hypothesis to explain the observed nutrient accumulation. However, the biomass values were one order of magnitude lower than the maximum chlorophyll-*a* concentrations previously reported at the ice edge bloom in the Chukchi Shelf (13.97 mg chl-*a* m⁻³ and 40.17 mg chl-*a* m⁻³; *Hameedi, 1978*) or in the Bering Sea (*Alexander et al., 1996*). The southern part of the Chukchi Shelf, immediately downstream of the Bering Strait fluxes, receives a continuous supply of nutrients (*Sambrotto et al, 1984*; *Springer and McRoy., 1993*) which appears to support very high PP rates even in late summer (13.66 mgC m⁻² h⁻¹ in the surface water at 68°N; Fig. 9b). Disregarding the R03 station (which had an exceptional PP), the average PP over the shelf becomes two times lower (790 ± 670 mgC m⁻² d⁻¹) and closer to the post-bloom conditions of 780 mgC m⁻² d⁻¹ evoked by *Hill and Cota (2005)*.

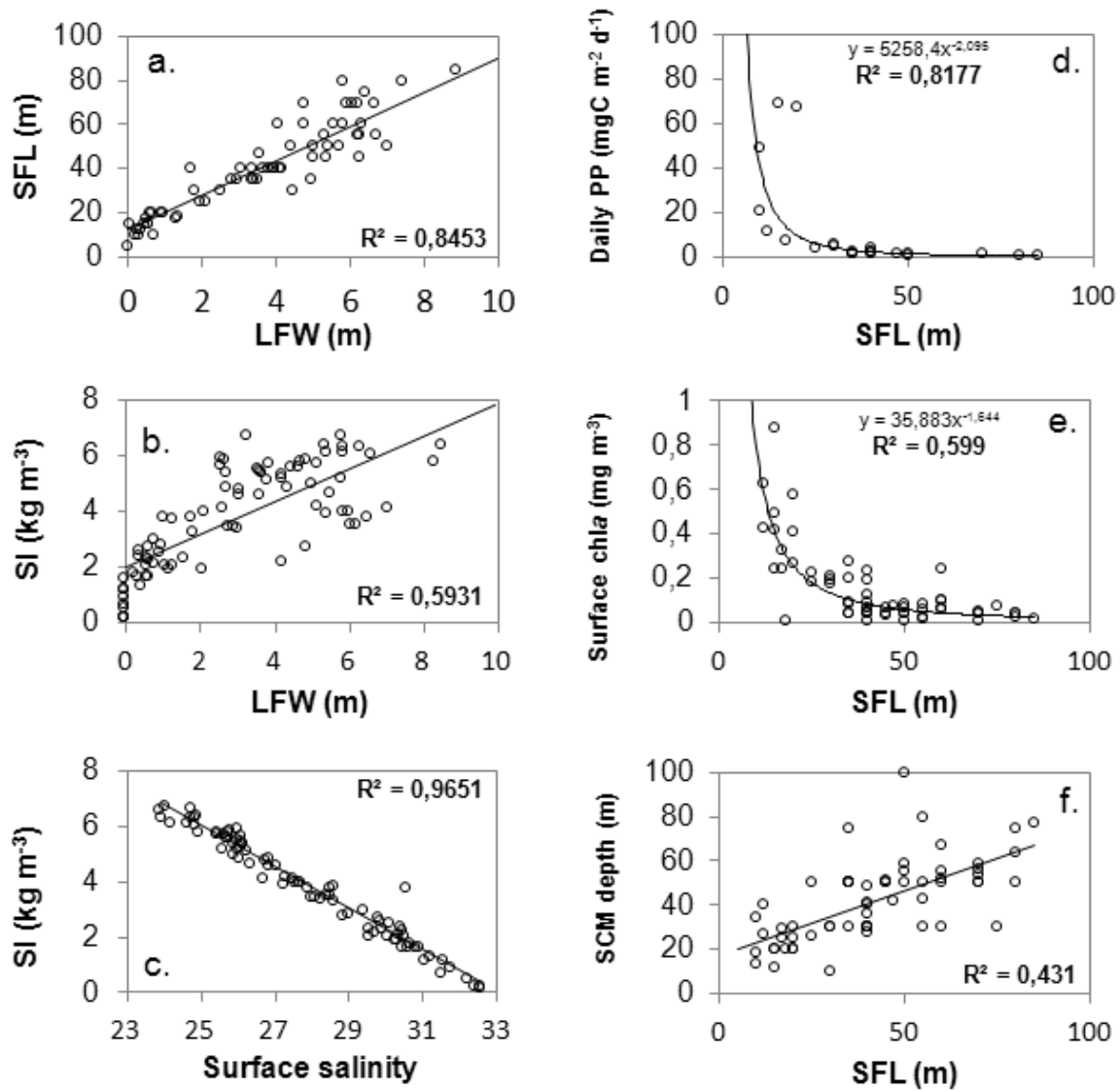


Figure 8: Liquid Fresh Water (LFW) as a function of (a) the Surface Fresh Layer (SFL); (b) the Stratification Index (SI); (c) Surface salinity against SI; and SFL as a function of (d) Daily Primary Productivity (PP) (e) Surface chlorophyll-a concentration in milligrams of carbon per cubic metre (mgC m^{-2}) (f) The depth in metres (m) of the deep chlorophyll maximum (SCM).

Low PP rates ($0.05\text{--}0.41 \text{ mgC m}^{-2} \text{ h}^{-1}$; Table 1) at the shelf-break and along the slope reflected the absence of upwelling events during the cruise. Despite a slight increase in the biomass at 40 m depth ($1.50 \text{ mg chl-a m}^{-3}$; Fig. 9a) in the Barrow Canyon extension (Sta. S24), these concentrations were low in comparison to the maximum biomass value ($11 \text{ mg chl-a m}^{-3}$) and PP ($45 \text{ mgC m}^{-2} \text{ h}^{-1}$) encountered in summer 2002 by *Hill and Cota (2005)* during an upwelling event at the Barrow Canyon. The local chlorophyll-*a* maximum we observed at the shelf break could be associated with a horizontal transport of shelf

phytoplankton over deep basins through the generation of PW eddies (*Pickart et al., 2005*). However, the distance between the CHINARE 2008 stations does not allow us to highlight the impact of these mesoscale eddies (~10-km radius) on the phytoplankton distribution.

3.3. Open oligotrophic basins (73°N- 86°N)

Because of permanent ice cover and nutrient limitation, the Arctic basins are oligotrophic; however an active biological community and a dynamic carbon cycle have been attributed to algal activity at the ice surface (*Gosselin et al., 1997*). Moreover, the vertical advection of the PW at subsurface depths (100–200 m; Fig. 10c) provides a potential source of nutrients which could be used more effectively if the ice retreated and the light penetrated more deeply. In contrast, the increasing stratification due to melting ice slows down the exchange between the surface and the deep reservoir of nutrients. Did the phytoplankton biomass and productivity increase in summer 2008 due to a greater exposure to sunlight or decrease due to nutrient limitation?

Oligotrophy and ultra-oligotrophy

The CHINARE results underline the low PP and biomass over the Arctic basins in summer 2008 (Fig. 9; Table 1), according to previous investigations in the same regions. Nonetheless, it is possible to distinguish between ultra-oligotrophic conditions in the ice-free (PP = 27 ± 12 mgC m⁻² d⁻¹; 73°N–78°N) and heavily ice-covered basins (PP = 33 mgC m⁻² d⁻¹; 82°N–86°N) and oligotrophic waters which are three times more productive (PP = 100 ± 59 mgC m⁻² d⁻¹) in the MIZ (at 78°N and 82°N). The integrated daily PP in the MIZ over the Chukchi Borderland (30 – 182 mgC m⁻² d⁻¹; the present study) are two times greater than those observed in a previous investigation in August 1994 in the same heavily ice-covered areas (9 – 73 mgC m⁻² d⁻¹; *Gosselin et al., 1997*). Over the Canada Abyssal Plain, PP observed in ice-free conditions (20 ± 8 mgC m⁻² d⁻¹; the present study) are six and three times lower, respectively, than the estimation obtained in ice-covered conditions in August 1993 (123 mgC m⁻² d⁻¹; *Cota et al. 1996*) and those in July 2005 (60 mgC m⁻² d⁻¹; *Lee et al., 2010*). The ultra-oligotrophy is reflected in the very low chlorophyll-*a* concentration in surface water (chl-*a* < 0.1 mgC m⁻³; Fig. 9b), due to the low nutrient concentrations (NO₃ < 0.2 μM; Fig. 11b), and a deep SCM (> 40 m; Fig. 9c) where PP rates are severely constrained by the low light availability. In contrast, "hot spots" in the MIZ are reflected by higher surface chlorophyll-*a* concentrations

(chl-*a* > 0.1 mg m⁻³; Fig. 9a) and a shallower SCM (< 40 m) where the greater availability of light stimulates the PP (Fig. 9b). Together, the surface biomass and the position of the SCM are key parameters in an investigation of the effectiveness of the biological pump over basins.

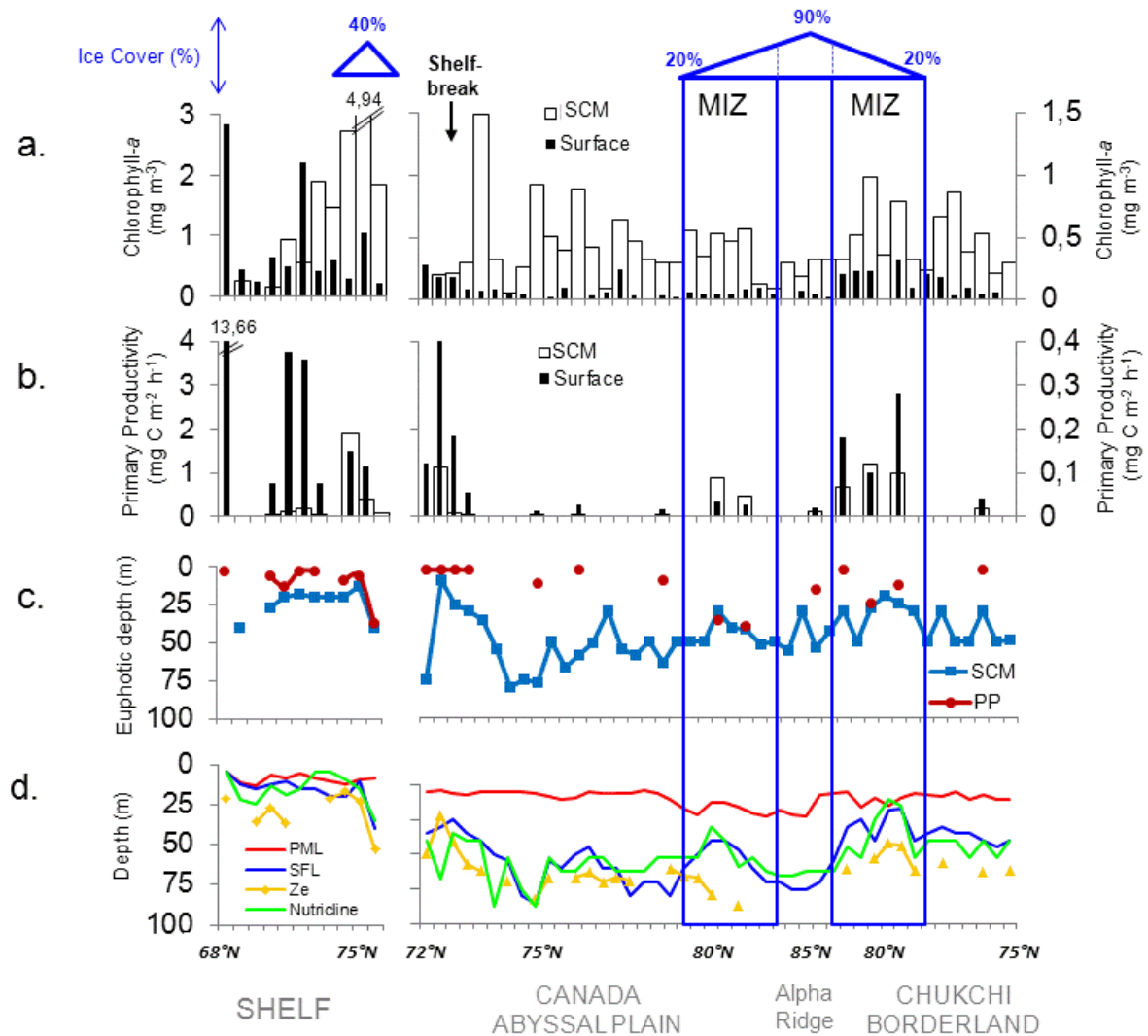


Figure 9: (a) In-situ chlorophyll-*a* concentrations in milligrams of carbon per cubic metre (mg m⁻³) along the ship track at the sea surface (thin black bars) and at the SCM (thick white bars). (b) *In situ* primary productivity (PP), in milligrams of carbon per cubic metre per hour (mgC m⁻³ h⁻¹) along the ship track at the sea surface (thin black bars) and at the SCM (thick white bars). (c) Depth in metres of the chlorophyll maximum (SCM, in blue) and of the maximum PP rates (in red) (d) Depth in metres of the Polar Mixed Layer (PML, red line); the Surface Fresh Layer (SFL, dashed black line); euphotic depth in metres (Ze, orange line) and the nutricline (blue line). The ice cover (%) is indicated at the top of the sections.

Impact of freshening on nutrient availability and phytoplankton

When the depth of the SFL increases, due to an important LFW, the surface phytoplankton biomass decreases ($r^2=0.60$; Fig. 8e), the SCM deepens ($r^2=0.43$; Fig. 8f) and consequently

the integrated PP drops ($r^2=0.82$; Fig. 8d). The SFL decreases the surface biomass by strengthening the salinity gradient between surface and the deep nutrient reservoir, which impedes nutrient replenishment. Moreover, the input of low-nutrient meltwater at the sea surface (*Melnikov et al., 2002*) could significantly accentuate the impoverishment of the upper layers. In the Canada Abyssal Plain, the establishment of a thick SFL (60 m) is associated with a depression of the isohalines which results in a 20 m deeper nutricline and SCM than in the Chukchi Borderland (Fig. 9d).

Therefore the integrated nitrate concentration over the euphotic depth is three times lower in the Canada Abyssal Plain than in the Chukchi Borderland ($<1 \mu\text{M}$; Fig. 7b). Although the phytoplankton biomass is relatively high at the SCM ($0.41 \pm 0.26 \text{ mg chl-}a \text{ m}^{-3}$; Fig. 9a) in the Canada Abyssal Plain, the SCM does not constitute a PP maximum (Fig. 9c). The very low PP at the SCM ($0.009 \pm 0.001 \text{ mgC m}^{-2} \text{ h}^{-1}$; Fig. 9b) reflect a slow-growing population with a high chl-*a*/C ratio, adapted to growth in a low-light environment. The deepening of the nutricline and SCM observed in the ice-free area is in agreement with recent findings in the Canada Abyssal Plain which showed a 20-m deepening of the SCM between 2003 and 2008 (*McLaughlin and Carmack, 2010*).

The low PP of these deep phytoplankton communities is consistent with the observations during the CHINARE 2008 cruise of a decrease in the carbon sink over the ice-free basins (*Cai et al., 2010*). Nevertheless, it is difficult to separate the phytoplankton consumption from the freshening effects on the nutrient depletion. Yet the fact that the Alpha Ridge, which was heavily covered with ice ($> 80\%$), was also depleted in nutrients down to a depth of 60 (Fig. 11b) is consistent with a reduction in nutrient concentration in the upper layer through the establishment of a thick SFL. Indeed, these ice-covered areas suffer from a light limitation that prevents the phytoplankton from exhausting the nutrients to a depth as deep as 60 m (Anderson, 1989).

With the northward retreat of the MIZ (78°N – 82°N) over the deep basins, a substantial increase in the PP by a factor of five (Fig. 9b) and the biomass by a factor of two (Fig. 9a), compared to the ice-free part of the basin, is observed at the ice edge. The access to a "new" pool of nutrients, due to recent ice cracking and a deeper light penetration stimulates the PP of phytoplankton at the SCM (Fig. 9b). Furthermore, the MIZ are less affected by the freshening

with respect to the less marked depression of isohaline 31 (Fig. 11a), which leads to a nutricline and a SCM 20 m shallower than in the adjacent ice-free part of the basins (Fig. 11b). A twice-thicker SFL (40 m; Fig. 11a) in the MIZ over the Canada Abyssal Plain than over the Chukchi Borderland leads to an ice-edge "hot spot" of phytoplankton that is four times less productive (Fig. 9b). The thin SFL (20 m; Fig. 11a) in the MIZ north of the Chukchi Borderland results in PP and surface biomass ten and four times higher, respectively, than the mean values over the basins (Fig. 9a, b). However, the peak of primary production is one or two orders of magnitude lower in terms of PP and biomass than typical ice-edge bloom over the shelf (1–10 mg chl-*a* m⁻³; *Perrette et al., 2011*). The intensity of the ice edge "bloom" over the basins is strongly limited by the initial low nutrient concentration that characterizes the Arctic basins (*Codispoti et al., 2009*). Over the shelves, the retreat of the ice cover is concomitant with an increase in the solar irradiance and the establishment of the stratification due to meltwater input. In contrast, over the deep basins, inputs of fresh water from rivers and meltwater could occur before the ice cover shrinks. The establishment of a more or less thick SFL before the withdrawal of the ice cover has impoverished the surface layer, which reduces the intensity of the phytoplankton response. Although phytoplankton is stimulated at the offshore ice edge by the same mechanism than a typical ice-edge bloom in marginal areas (*Sakshaug and Skjoldal, 1989; Niebauer et al. 1990; Wassmann et al., 1999*), the intensity of the response is heavily constrained by an initially low nutrient availability and a decoupling between the stratification set-up and the ice retreat.

Even if times-scales and other parameters, such as the bathymetry or Arctic Oscillation (AO), must be taken into account to fully understand the variability of the PP in the Arctic Ocean, the freshening appears to be a crucial criterion driving the PP in the Pacific sector of the Arctic Ocean through its influence on the depth of the PW, the stratification and the nutrient availability. The regions the more affected by the freshening present a stronger nutrient limitation in the sea-surface layer and a higher light limitation at a deeper SCM, which leads to ultra-oligotrophic conditions over the ice-free basins and reduces the intensity of the phytoplankton growth in the offshore MIZ. This conclusion is in agreement with the result obtained recently in the northern Barents Sea, Canadian Archipelago or Canada Abyssal Plain (*Tremblay and Gagnon, 2009; Mc Laughlin and Carmack, 2010; Lee et al., 2011*).

Freshwater sources and towards an increase in ultra-oligotrophy over the deep basins

In order to understand why areas like the Canada Abyssal Plain or the Alpha Ridge are more affected by freshening than the Chukchi Shelf or the Chukchi Borderland (Fig. 6e, f), it is necessary to identify and quantify the freshwater sources. A shorter melting season (Fig. 3) over the Chukchi Borderland, due to a late retreat of the ice (Fig. 2a, b) is linked to a lower LFW (Fig. 3). On the contrary, a longer melting season over the Canada Abyssal Plain is correlated with a higher accumulation of fresh water (LFW=5–10 m). Nevertheless, this relationship is found to be true only between latitudes 73°N and 80°N, which corresponds to the areas more affected by the recent ice retreat in the Pacific Arctic Ocean. The shelf where the melting started early has accumulated little fresh water (LFW~1 m; Fig. 3 and Fig. 6e), whereas at the very high latitudes (84°N, Alpha Ridge) where the melting started late has accumulated a significant amount of fresh water (LFW=7 m). The accumulation of fresh water over the shelf could have been prevented by the strong velocity of the PW inflow (*Weingartner et al., 2005; Woodgate et al., 2005c*) which quickly renews the water from the shelf. Over the Alpha Ridge, the freshwater accumulation could be dominated by the runoff contribution rather than by meltwater input (*Jones et al., 2008*), whereas the southern part of the basins receives fresh water from melting ice and river discharge. The distribution of the fresh water over the basins is strongly influenced by the anticyclonic circulation of the Beaufort Gyre (*Proshutinsky, 2009*). The Ekman transport linked to the Beaufort Gyre appears to be the main mechanism accumulating the large volume of fresh water observed over the Canada Abyssal Plain (Fig. 10a). The isohalines are depressed by the freshwater accumulation and consequently the Pacific Water deepens. The isohaline 32.5 associated with the upper layer of the PWW was observed 50 m deeper in the center of the gyre than in the rest of the Canada Abyssal Plain (Fig. 10a).

So far we have considered only the river discharge and meltwater as the main factors of the strong freshening observed in the upper layer. The PW is supposed to play the role of a reservoir of nutrients (see section 3.1.1, here above), but its impact on the freshening was not considered because of its comparatively high salinity ($S=31.0\text{--}33.5$), compared to that of river discharge and meltwater ($S\sim 0\text{--}4$; *Yamamoto-Kawai et al., 2005*). However, recent studies have shown changes in the physical and biogeochemical characteristics of the PW. The increase in the penetration of buoyant and warmer PSW in the upper halocline of the Canada

Abyssal Plain (Shimada *et al.*, 2006) could increase the freshwater pool over the basins. The plume of warm water ($-1^{\circ}\text{C} < T < 0^{\circ}\text{C}$; Fig. 10b) around 75 m depth in the southern part of the Canada Abyssal Plain (72°N–77°N) could be associated with the PSW flow.

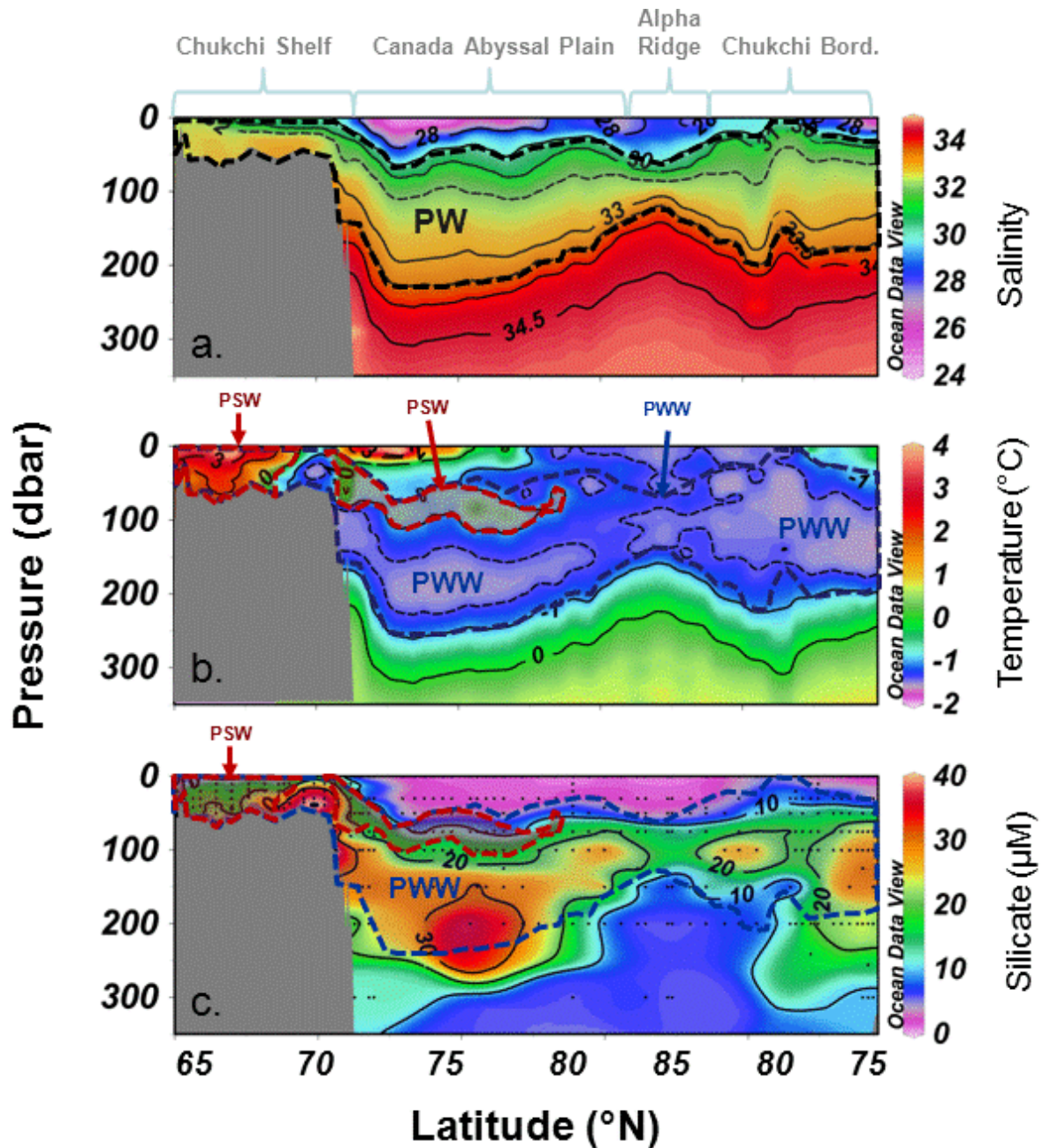


Figure 10: Vertical sections of the upper 500 m along the ship track for (a) salinity, (b) temperature ($^{\circ}\text{C}$), (c) silicate concentration (μM). The black, blue and red dashed areas in the panels represent the Pacific Water (PW), the Pacific Winter Water (PWW) and Pacific Summer Water (PSW), respectively.

In comparison to the PWW, which is enriched in nutrients by the winter mixing over the Chukchi Shelf, the PSW has been depleted in nutrients by the phytoplankton in the Bering Sea and over the Chukchi Shelf before flowing into the Arctic basins (*Aagaard and Roach, 1990; Weingartner et al., 1998*). Another possible explanation of the contrasted freshening between the Canada Abyssal Plain and the Chukchi Borderland has been advanced by *Nishino et al. (2008)*, who suggest the higher buoyancy of the PWW branch spreading westwards rather than the PWW branch injected into the Canada Abyssal Plain. The Alaskan Coastal Current could contribute to the higher buoyancy of the PW flowing into the Canada Abyssal Plain (*Woodgate et al., 2010*). During the CHINARE 2008 cruise, the near-freezing temperature and high silicate concentrations, representative of the PWW core, were observed between 100 m and 200 m depth in the Canada Abyssal Plain and between 50 m and 200 m depth in the Chukchi Borderland (Fig. 10b, c). This results in a nutrient reservoir lying 50–100 m deeper in the Canada Abyssal Plain than in the Chukchi Borderland (Fig. 10c).

In the climate-change scenario of the Arctic, marked by decreased ice cover, larger river discharge (*Peterson et al., 2006*) and a greater intrusion of the buoyant PSW (*Shimada et al., 2006*), the freshening is expected to be intensified (*Yamamoto Kawai et al., 2009*) and the Arctic Ocean to be impoverished. With the increase in the freshening, the thickness of the water layer affected by summer nitrate depletion could increase. The large depletion of nutrients down to 60 m depth observed at the end of the summer over the Canada Abyssal Plain, coupled with a weak winter mixing (*Toole et al., 2010*) could lead to a larger nutrient depletion during the coming summers.

Although the MIZ experienced an increase in the total biomass and PP, the freshening, which constrains the vertical exchange, and the deepening of the nutrient source could weaken the offshore ice-edge "hot spots" and limit their persistence (*Niebauer and Alexander, 1985*). A greater freshening of the Arctic water in a climate change scenario could lead to a decrease in the biomass and PP of the Arctic in contrast to an increase in the PP and phytoplankton biomass, as suggested by the analysis of recent satellite data (*Arrigo et al., 2008; Pabi et al., 2008*) and model simulations (*Zhang et al., 2010; Slagstad et al., 2011*).

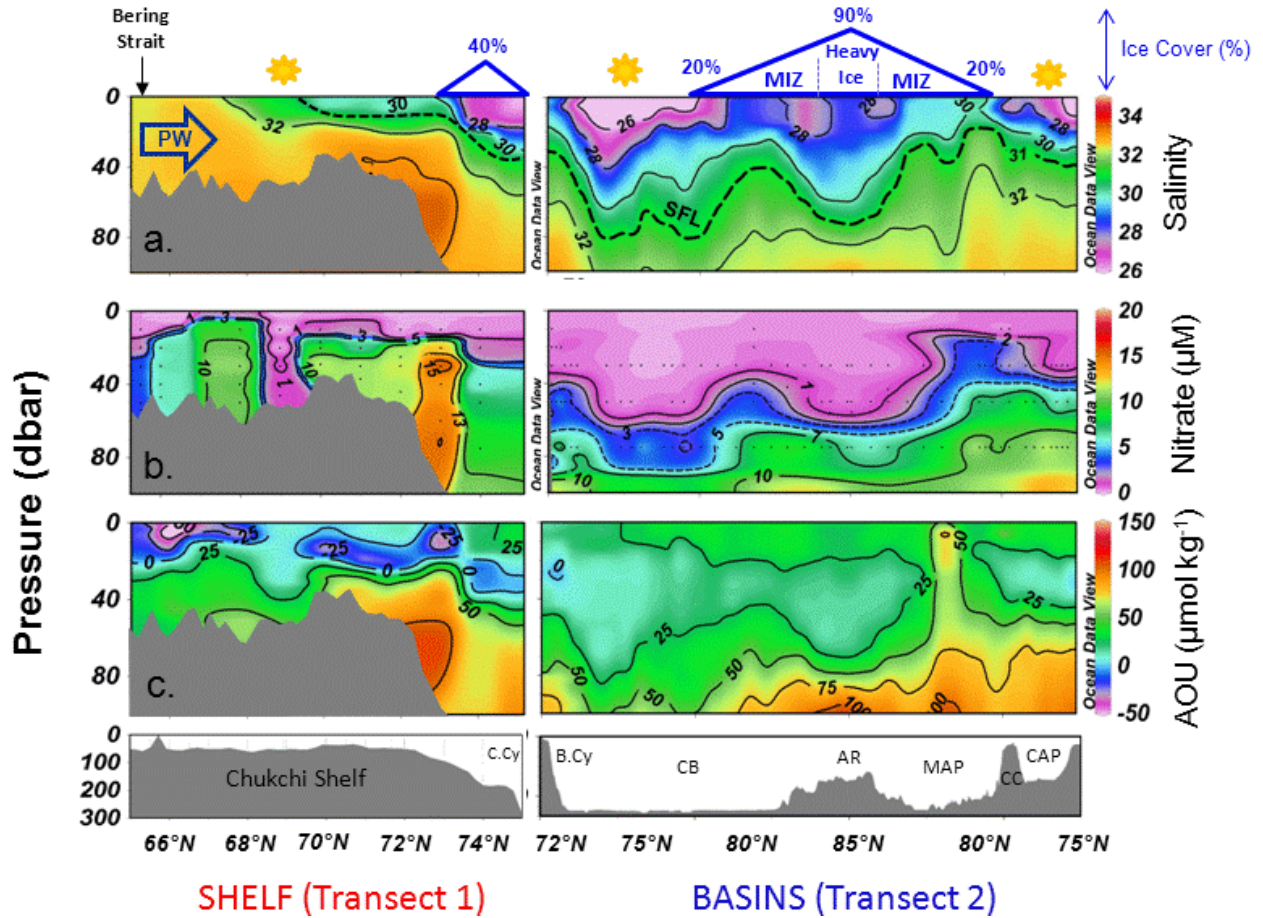


Figure 11: Vertical section of the upper 100 m across the transects T1 (four lefthand panels) and T2 (four righthand panels) for (a) salinity, (b) temperature ($^{\circ}\text{C}$), (c) Apparent Oxygen Utilization (AOU) in micromoles per kilogram ($\mu\text{mol kg}^{-1}$) calculated from the solubility following the algorithm expression from Brenson and Krause (1984). The ice cover (%) is indicated at the top of the sections. Intrusion of Pacific Water (PW) through Bering Strait is indicated on the section (a). The black dashed line in section (a) represents the SFL depth and the green dashed line in section (d) represents the SCM depth.

4. Conclusions

Despite an increase in light penetration over the basins of the Pacific sector of the Arctic Ocean, due to an extensive reduction in ice cover up to 86°N , the summer 2008 conditions were those of an ocean severely limited by the reduced availability of nutrients. The Pacific sector of the Arctic Ocean shows a deep chlorophyll maximum (SCM) concomitant with the nutricline, while extremely low biomass and PP prevailed in the sea surface layer. "Hot spots" of biomass and PP two to five times higher than in the rest of the basins are observed in the Marginal Ice Zone (MIZ, $77^{\circ}\text{-}82^{\circ}\text{N}$). Both the oligotrophy and the "hot spots" of relatively abundant phytoplankton are linked to the freshening and the ice melting. Regions strongly affected by the freshening, like the ice-free basin ($73^{\circ}\text{-}77^{\circ}\text{N}$) and the heavily ice covered

Alpha Ridge (83°-86°N), present lower surface biomass and PP than the partially ice covered basins (77°-83°N). This freshening reduces the biomass and PP through: a stronger stratification, limiting the vertical nutrient enrichment; a dilution of the surface water by low-nutrient meltwater; and finally, a deepening of the nutricline and the SCM due to the establishment of a thick Surface Freshwater Layer (SFL>50 m). The consequences are ultra-oligotrophic waters in the sea surface layer (limited by nutrients) and a low-productive SCM (limited by light).

In contrast, the highest biomass and PP in the MIZ are promoted by a thinner SFL (<40 m), which facilitates the diffusion of nutrients from the Pacific Water layer, and by a recent ice break-up, increasing the light penetration opening up the possibility for the phytoplankton of exploiting a deeper pool of nutrients. Consequently, the new and large MIZ exhibits higher nutrient availability, and a shallower SCM coincides with the maximum of PP. But, the phytoplankton stimulation in the MIZ is less marked over the Canada Abyssal Plain than in the northern part of the Chukchi Borderland. A shallower circulation of the Pacific Winter Water (PWW) and a lower freshwater accumulation linked to later ice melting over the Chukchi Borderland are proposed to explain the contrasted response of the phytoplankton.

Over the basins, the *in situ* data in a year of high ice melt, 2008, when compared to a summer with a greater ice cover (as in 1994), suggest an increase in the phytoplankton biomass and PP in the MIZ induced by the offshore migration of the ice edge. Conversely, the phytoplankton biomass decreases in the areas affected by an intensification of the freshening, as in the ice-free basins and the heavily ice-covered areas. With the retreat of the ice cover, light limitation in the basins seems to be replaced by nutrient limitation, which ultimately will have an impact on carbon uptake. A severe nutrient depletion down to 80 m depth, associated with weak winter ventilation, might lower the phytoplankton productivity of the Canada Abyssal Plain in the near future.

In August 2008, the Chukchi Shelf presented post-bloom conditions characterized by a depletion of nitrate in the sea surface layer and low apparent oxygen utilization (AOU). High biomass in the northern part of the Chukchi Shelf (72-74°N) characterizes the recent ending of an ice-edge bloom. The high variability of the Chukchi Shelf could be due to the shallowness, the complex mesoscale circulation and the dependence on Pacific Water, and

makes it difficult to extract a long-term trend in phytoplankton adaptation to ice-cover change.

To be able to evaluate the impact of climate change on the Arctic ecosystem and carbon fluxes, we need to take into account the magnitude and the time-scales of the phytoplankton response, in terms of PP, to the melting Arctic ice. For this purpose, we suggest following the evolution of the SFL across the Arctic shelf and deep Polar basin. Whereas the first response of the phytoplankton to the ice retreat is an increase in its biomass and PP, we could expect a more pronounced impoverishment, over the shelf and in the deep basin, as the result of the intensification of the freshening due to changes in river input and ice melt. The entire food chain and the biological pump could be deeply affected by such changes. Additional investigation on the changes in the Arctic water circulation, such as monitoring of the large freshwater reservoir that is carried by the Beaufort Gyre, should be carried out to enable us to fully understand the primary producer's answer to the decline in ice cover. The separation between meltwater, river discharge and PW freshening, as well as the impact of the freshening on the phytoplankton communities, is necessary if we are to make progress in the comprehension of impact of the ice retreat on the Arctic ecosystem.

Acknowledgements

This research is a contribution to the Arctic Tipping Points (ATP) project (<http://www.eu-atp.org>) funded by FP7 of the European Union (contract #226248) and the European programme DAMOCLES (Developing Arctic Modeling and Observing Capabilities for Long-term Environmental Studies, 2007–2010). Support for Lee was provided by the Korea Research Foundation (KRF) grant funded by the Korea government (MEST) (No. 2011-0007761). We express our gratitude to the captain and the crew of the Chinese icebreaker Xuelong for the opportunity to take part in the field work in the Arctic Ocean. We thank the Second Institute of Oceanography SOA/PRC (State Oceanic Administration, China, Hangzhou) for their invitation to the French scientists from the LOCEAN laboratory (UPMC – University Pierre et Marie Curie) to participate in the CHINARE cruise. We especially thank the SOA for supporting the stay of French scientists in their laboratory and the pigment analysis (by HPLC), but also for their warm welcome and helpfulness. We are grateful to Mr S. Q. Gao and Y. Lu (SOA, Hangzhou, China) for their help in the nutrient analysis and sample collection, as well as professor J.P. Zhao (Ocean University China, Qingdao, China) and the Chinese and Finnish physical teams (Finnish Meteorological Institute, Helsinki) for the acquisition and transfer of the hydrological data (CTD). Philippe Lattes is warmly thanked for his help in the creation of several computer programmes used to interpret the data.

Annexes

Table 1. List of the abbreviations used in the text. The references indicate the origin of the abbreviations.

Abbreviations	Full name
SFL	Surface Fresh Layer (this study)
LFW	Liquid Fresh Water (Rabe et al., 2011)
SCM	Sub-surface Chlorophyll Maximum (Martin et al. 2010)
MIZ	Marginal Ice Zone (Carmack and Wassmann, 2006)
PW	Pacific Water
PSW	Pacific Summer Water
PWW	Pacific Winter Water
PP	Primary Productivity
PML	Polar Mixed Layer (Coachman and Aagaard, 1974)
ACC	Alaskan Coastal Current (Coachman et al. 1975)
SI	Stratification Index

References

- Aagaard, K., Coachman, L.K., Carmack, E.: *On the halocline of the Arctic Ocean*, *Deep-Sea Res. I*, 28: 529–545, 1981.
- Aagaard, K., and Roach, A.T.: *Arctic Ocean–shelf exchange: measurements in Barrow Canyon*, *J. Geophys. Res.* 95: 18163–18175, 1990.
- Arctic Climate Impact Assessment (ACIA): Impacts of a Warming Arctic: Arctic Climate Impact and Assessment* (ed. Hassol S.J.), Cambridge University Press, Cambridge, UK.. (available at: <http://www.acia.uaf.edu>), pp 1020, 2004.
- Ahlnäs, K., and Garrison, G.R.: *Satellite and oceanographic observations of the warm coastal current in the Chukchi Sea*, *Arctic* 37: 244–254, 1984.
- Alexander, V., and Niebauer, H.J.: *Oceanography of the eastern Bering Sea ice-edge zone in spring*, *Limnol. Oceanogr.* 26, 1111–1125, 1981.
- Alexander, V., Henrichs, S.M., Niebauer, H.J.: *Bering Sea ice dynamics and primary production. Proceedings of the National Institute of Polar Research Symposium on Polar Biology*, 9: 13–25, 1996.
- Andersen, O.G.N.: *Primary production, chlorophyll, light, and nutrients beneath the Arctic sea ice*. In: Herman Y (ed.) *The Arctic Seas*. Van Nostrand Reinhold, New York. 147–191, 1989.
- Anderson, L. G., Jones, E. P., and Rudels, R.: *Ventilation of the Arctic Ocean estimated by a plume entrainment model constrained by CFCs*, *J. Geophys. Res.* 104(C6), 13,423–13,429., 1999.
- Arrigo, K.R., van Dijken, G., Pabi, S.: *Impact of a shrinking Arctic ice cover on marine primary production*, *Geophys. Res. Lett.* L19603, doi:10.1029/2008GL035028, 35, 2008.
- Boe, J.L., Hall, A., Ou, X.: *September sea-ice cover in the Arctic Ocean projected to vanish by 2100*, *Nature Geosci.* 2(5): 341–343, 2009.
- Buckley, J.R., Gammelsrod, T. Johanessen, J.A., Johannessen, O.M., Roed, L. P.: *Upwelling: oceanic structure at the edge of the Arctic pack ice in winter*, *Science* 203, 165–167, 1979.
- Cai, W.J., Chen, L., Chen, B., Gao, Z., Lee, S.H., Chen, J., Pierrot, D., Sullivan, K., Wang, Y., Hu, X., Huang, W.J., Zhang, Y., Xu, S., Murata, A., Grebmeier, J.M., Jones, E.P., Zhang, H.: *Decrease in the CO₂ uptake capacity in an ice-free Arctic Ocean basin*, *Science* 329: 556–559, doi:10.1126/science.1189338, 2010.
- Carmack, E.C., and Chapman, D.C.: *Wind-driven shelf/basin exchange on an Arctic shelf: The joint roles of ice cover extent and shelf-break bathymetry*, *Geophys. Res. Lett.* 30(14): 1778, doi:10.1029/2003GL017526, 2003.
- Carmack, E.C., Macdonald, R.W., Jasper, S.: *Phytoplankton productivity on the Canadian Shelf of the Beaufort, Sea. Mar. Ecol. Prog. Ser.* 277: 37–50, 2004.
- Carmack, E., and Wassmann, P.: *Food webs and physical-biological coupling on pan-Arctic shelves: Comprehensive perspectives, unifying concepts and future research*, *Prog. Oceanogr.* 71: 446–477, <http://dx.doi.org/10.1016/j.pocean.2006.10.004>, 2006.
- Coachman, L.K., Aagaard, K., Tripp, R.B.: *Bering Strait: The Regional Physical Oceanography*. University of Washington Press, Seattle, 1975.
- Codispoti, L.A., Flagg, C., Kelly, V., Swift, J.H.: *Hydrographic conditions during the 2002 SBI process experiments*. *Deep-Sea Res. II* 52(24–26): 3199–3226, 2005.
- Codispoti, L.A., Flagg, C., Swift, J.H.: *Hydrographic conditions during the 2004 SBI process experiments*. *Deep-Sea Res. II* 56: 1144–1169, 2009.
- Comiso, J.C., Parkinson, C.L., Gersten, R., Stock, L.: *Accelerated decline in the Arctic sea ice cover*, *Geophys. Res. Lett.* 35, L01703, doi:10.1029/2007GL031972, 2008.

- Cooper, L.W., Whitedge, T.E., Grebmeier, J.M., Weingartner, T.: *Nutrient, salinity and stable oxygen isotope composition of Bering and Chukchi Sea waters in and near the Bering Strait*, *J. Geophys. Res.* 102: 12,563-12,573, 1997.
- Cota, G.F., Pomeroy, L.R., Harrison, W.G., Jones, E.P., Peters, F., Sheldon, W.M., Weingartner, T.R.: *Nutrients, primary production and microbial heterotrophy in the southeastern Chukchi Sea: Arctic summer nutrient depletion and heterotrophy*, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 135: 247-258, 1996.
- Emmerton, C.A., Lesack, L.F.W., Vincent, W.F.: *Mackenzie River nutrient delivery to the Arctic Ocean and effects of the Mackenzie Delta during open water conditions*, *Global Biogeochem. Cycles* 22, GB1024, doi:10.1029/2006GB002856, 2008.
- Gordon, L.I., Jennings, J.C. Jr., Ross, A.A., Krest, J.M.: *A suggested protocol for continuous flow automated analysis of seawater nutrients (phosphate, nitrate, nitrite and silicic acid) in the WOCE Hydrographic Programme and the Joint Global Ocean Flux Study*, *WOCE Hydrographic Programme Office, Methods Manual WHPO 91-1*, 1993.
- Gosselin, M., Levasseur, M., Wheeler, P.A., Horner, R.A., Booth, B.C.: *New measurements of phytoplankton and ice algal production in the Arctic Ocean*, *Deep-Sea Res. II*, 44: 1623-1644, 1997.
- Grasshoff, K., Ehrhardt, M., Kremling, K.: *Methods of seawater analysis*. 2nd. ref. ed. Verlag Chemie GmbH, Weinheim, Germany. pp 419, 1983.
- Grebmeier, J.M., Moore, S.E., Overland, J.E., Frey, K.E., Gradinger, R.: *Biological response to recent Pacific Arctic sea ice retreats*, *Eos Trans. AGU* 91(18), doi:10.1029/2010EO180001, 2010.
- Hameedi, M.J.: *Aspects of water column primary productivity in the Chukchi Sea during summer*, *Mar. Biol.* 48: 37-46, 1978.
- Hill V., Cota G.F.: *Spatial patterns of primary production on the shelf, slope and basin of the western Arctic in 2002*, *Deep-Sea Res. II*, 52: 3344-3354, 2005.
- Hodal, H., and Kristiansen, S.: *The importance of small-celled phytoplankton in spring blooms at the marginal ice zone in the northern Barents Sea*, *Deep-Sea Res. II* 55: 2176-2185, 2008.
- Holland, M., Bitz, C.M., Tremblay, B.: *Future abrupt reductions in the summer Arctic sea ice*, *Geophys. Res. Lett.* 33, L23503 doi:10.1029/2006GL028024, 2006.
- Hop, H., and Pavlova, O.: *Distribution and biomass transport of ice amphipods in drifting sea ice around Svalbard*, *Deep-Sea Res. II* 55:2292-2307, 2008.
- Hunt, G.L., Jr., Stabeno, P.J., Walters, G., Sinclair, E., Brodeur, R.D., Napp, J.M., Bond, N.A.: *Climate change and control of the southeastern Bering Sea pelagic ecosystem*, *Deep-Sea Res. II* 49: 5821-5853, 2002.
- Jones, E.P., and Anderson, L.G.: *On the origin of the chemical properties of the Arctic Ocean halocline*, *J. Geophys. Res.* 91: 10759-10767, 1986.
- Jones, E.P., Anderson, L.G., Jutterstrom, S., Mintrop, L., Swift, J.H.: *Pacific freshwater, river water and sea ice meltwater across Arctic Ocean basins: Results from the 2005 Beringia Expedition*, *J. Geophys. Res.* 113, C08012, doi:10.1029/2007JC004124, 2008.
- Lee, S.H., and Whitedge, T.E.: *Primary production in the deep Canada Basin during summer 2002*, *Polar Biol.* 28, 190-197, 2005.
- Lee, S.H., Stockwell, D., Whitedge, T.E.: *Uptake rates of dissolved inorganic carbon and nitrogen by under-ice phytoplankton in the Canada Basin in summer 2005*, *Polar Biol.* 33: 1027-1036, 2010.
- Lee, S.H., Joo, H., Liu, Z., Chen, J.F., He, J.F.: *Phytoplankton productivity in newly opened waters of the western Arctic Ocean*, *Deep-Sea Res. II*, doi:10.1016/j.dsr2.2011.06.005, 2011.
- Longhurst, A.R., *Role of the marine biosphere in the global carbon cycle: Limnology and Oceanography*, 36: 1507-1526, 1991.

- Martin, J., J.-E., Tremblay, J., Gagnon, G., Tremblay, A., Lapoussiere, C., Jose, M., Poulin, M., Gosselin, et al.: Prevalence, structure and properties of subsurface chlorophyll maxima in Canadian Arctic waters, *Marine Ecology Progress Series* 412: 69–84, 2010.
- McClelland, J.W., Dery, S. J., Peterson, B. J., Holmes, R. M., and Wood, E. F.: A pan-arctic evaluation of changes in river discharge during the latter half of the 20th century, *Geophys. Res. Lett.*, 33, L06715, doi:10.1029/2006GL025753, 2006.
- McLaughlin, F.A., and Carmack, E.C.: Deepening of the nutricline and chlorophyll maximum in the Canada Basin interior, 2003–2009, *Geophys. Res. Lett.*, 37, L24602, doi:10.1029/2010GL045459, 2010.
- McPhee, M.G., Proshutinsky, A., Morison, L.H., Steele, M., Alkire, M.B.: Rapid change in freshwater content of the Arctic Ocean. *Geophys. Res. Lett.* 36, L10602, doi: 10.1029/2009GL037525, 2009.
- Melnikov, I.A., Kolosova, E.G., Welch, H.A., Zhitina, L.: Sea ice biological communities and nutrient dynamics in the Canada Basin of the Arctic Ocean, *Deep-Sea Res. I* 49: 1623-1649, 2002.
- Mundy, C.J., Gosselin, M., Ehn, J., Gratton, Y., Rossnagel, A., Barber, D.G., Martin, J., Tremblay, J.E., Palmer, M., Arrigo, K.R., Darnis, G., Fortier, L., Else, B.G.T., Papakyriakou, T.N.: 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, 2009.
- Niebauer, H.J., and Alexander, V.: Oceanographic frontal structure and biological production at an ice-edge, *Cont. Shelf Res.* 4: 376-388, 1985.
- Niebauer, H.J., Alexander, V., Henrichs, S.: Physical and biological oceanographic interaction in the spring bloom at the Bering Sea marginal ice edge zone, *J. Geophys. Res.* 95: 22229-22241, 1990.
- Nishino, S., Shimada, K., Itoh, M., Yamamoyo-Kawai, M., Chiba, S.: East–West differences in water mass, nutrient, and chlorophyll-a distributions in the sea ice reduction region of the western Arctic Ocean, *J. Geophys. Res.* 113, C00A01, doi:10.1029/2007JC004666, 2008.
- Pabi, S., van Dijken, G.L., Arrigo, K.R.: Primary production in the Arctic Ocean, 1998–2006, *J. Geophys. Res.* 113, C08005, doi: 10.1029/2007JC004578, 2008.
- Paquette, R.G., and Bourke, R.H.: Observations on the coastal current of Arctic Alaska, *J. Mar. Res.* 32: 195-207, 1974.
- Perrette, M., Yool, A., Quartly, G.D., Popova, E.E.: Near-ubiquity of ice-edge blooms in the Arctic. *Biogeosciences* 8: 515-524, <http://dx.doi.org/10.5194/bg-8-515-2011>, 2011.
- Perovich, D.K., Meier, W., Maslanik, J., Richter-Menge, R.: Sea Ice Cover. [in Arctic Report Card 2010], <http://www.arctic.noaa.gov/reportcard>, 2010.
- Peterson, B.J., McClelland, J., Curry, R., Holmes, R.M., Walsh, J.E., Aagaard, K.: Trajectory shifts in the Arctic and Subarctic freshwater cycle, *Science* 313: 1061-1066, 2006.
- Piepenburg, P.: Recent research on Arctic benthos: common notions need to be revised, *Polar Biol.* 28: 733-755, doi: 10.1007/s00300-005-0013-5, 2005.
- Pickart, R.S.: Shelfbreak circulation in the Alaskan Beaufort Sea. Mean structure and variability, *J. Geophys. Res.* 109, C04024, doi:10.1029/2003JC001912, 2004.
- Pickart, R.S., Weingartner, T.J., Pratt, L.J., Zimmermann, S., Torres, D.J.: Flow of winter-transformed water into the western Arctic, *Deep-Sea Res. II*, 52: 3175-3198, 2005.
- Proshutinsky, A., Krishfield, R., Timmermans, M.L., Toole, J., Carmack, E., McLaughlin, F., Williams, W.J., Zimmermann, S., Itoh, M., Shimada, K.: Beaufort Gyre freshwater reservoir: State and variability from observations, *J. Geophys. Res.* 114, C00A10, doi:10.1029/2008JC005104, 2009.
- Rabe, B., Karcher, M., Schauer, U, Toole, J., Krishfield, R., Pisarev, S., Kauker, F., Gerdes, R., Kikuchi, T.: An assessment of pan-Arctic Ocean freshwater content changes from the 1990s to the IPY period, *Deep-Sea Res. I*, 58: 173-185, 2011.

- Redfield, A., Ketchum, B.H., Richards, F.A.: *The influence of organisms on the composition of seawater*. In: Hill M.N. (ed.), *The Sea*. Academic Press, New York. pp. 26-77, 1963.
- Reigstad, M., Wexels Riser, C., Øygarden, S., Wassmann, P., Rey, F.: *Variation in hydrography, nutrients and suspended biomass in the marginal ice zone and the central Barents Sea*, *J. Mar. Syst.* 38: 9-29, [http://dx.doi.org/10.1016/S0924-7963\(02\)00167-7](http://dx.doi.org/10.1016/S0924-7963(02)00167-7), 2002.
- Rysgaard, S., Nielsen, T.G., Hansen, B.W.: *Seasonal variation in nutrients, pelagic primary production and grazing in a high-Arctic coastal marine ecosystem, Young Sound, Northeast Greenland*, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 179: 13-25, 1999.
- Sakshaug, E.: *Primary and secondary production in Arctic Seas*. In: Stein R. and Macdonald R.W. (eds.) , *The Organic Carbon Cycle in the Arctic Ocean*, Springer, Berlin. pp. 57-81, 2004.
- Sakshaug, E.: and Skjoldal H.R.: *Life at the ice edge*, *Ambio* 8: 60-67, 1989.
- Sakshaug, E., Bjørge, A., Gulliksen, B., Loeng, H., Mehlum, F.: *Structure, biomass distribution, and energetics of the pelagic ecosystem in the Barents Sea: a synopsis*, *Polar Biol.* 14: 405-411, 1994.
- Sambrotto, R.N., Goering, J.J., McRoy, C.P.: *Large yearly phytoplankton production in western Bering Strait*, *Science* 225: 1147-1150, 1984.
- Schlitzer, R.: *Ocean Data View 4*. <http://odv.awi.de>.
- Shimada, K., Carmack, E.C., Hatakeyama, K., Takizawa, T.: *Varieties of shallow temperature maximum waters in the western Canadian Basin of the Arctic Ocean*, *Geophys. Res. Lett.* 28: 3441-3444, 2001.
- Shimada, K., Kamoshida, T., Itoh, M., Nishino, S., Carmack, E., McLaughlin, F., Zimmermann, S., Proshutinsky, A.: *Pacific Ocean inflow: Influence on catastrophic reduction of sea ice cover in the Arctic Ocean*, *J. Geophys. Res.* 33, L08605, [doi:10.1029/2005GL025624](https://doi.org/10.1029/2005GL025624), 2006.
- Simpson, K, Tremblay, J-E, Gratton, Y, Price, N.M.: *An annual study of nutrient distribution in the southeastern Beaufort Sea, Mackenzie Shelf and Amundsen Gulf*, *J. Geophys. Res.* [doi: 10.1029/2007JC004462](https://doi.org/10.1029/2007JC004462), 2008.
- Slagstad, D., Ellingsen, I.H., Wassmann, P.: *Evaluating primary and secondary production in an Arctic Ocean void of summer sea ice: An experimental simulation approach*, *Prog. Oceanogr.* 90: 117-131, <http://dx.doi.org/10.1016/j.pocean.2011.02.009>, 2011.
- Spreen, G., Kaleschke, L., Heygster, G.: *Sea ice remote sensing using AMSR-E 89 Ghz channels*. *J. Geophys. Res.*, 113, C02S03, [doi:10.1029/2005JC003384](https://doi.org/10.1029/2005JC003384), 2008.
- Springer, A.M., and McRoy, C.P.: *The paradox of pelagic food webs in the northern Bering Sea – III. Patterns of primary production*. *Cont. Shelf Res.* 13: 575-599, 1993.
- Springer, A.M., McRoy, C., Flint M.V.: *The Bering Sea green belt: shelf edge processes and ecosystem production*, *Fish. Oceanogr.* 5: 205-223, 1996.
- Stroeve, J.C., Maslanik, J., Serreze, M.C., Rigor, I., Meier, W., Fowler, C.: *Sea ice response to an extreme negative phase of the Arctic Oscillation during winter 2009/2010*, *Geophys. Res. Lett.* 38, L02502, [doi:10.1029/2010GL045662](https://doi.org/10.1029/2010GL045662), 2011.
- Sturluson, M., Nielsen, T.G., Wassmann, P.: *Bacterial abundance, biomass and production during spring blooms in the northern Barents Sea*, *Deep-Sea Res. II* 55: 2186-2198, 2008.
- Sundfjord, A., Ellingsen, I., Slagstad, D., Svendsen, H.: *Vertical mixing in the marginal ice zone of the northern Barents Sea: Results from numerical model experiments*, *Deep-Sea Res. II* 55: 2154-2168, 2008.
- Tremblay, J.E., and Gagnon, J.: *The effects of irradiance and nutrient supply on the productivity of Arctic waters: A perspective on climate change*. In: Nihoul C.J. and Kostianoy A.G. (eds.) *Influence of Climate Change on the Changing Arctic and Subarctic Conditions*, Springer Science, Berlin. pp. 73–92. <http://dx.doi.org/10.1007/978-1-4020-9460-6-7>, 2009.
- Tremblay, J.E., Gratton, Y., Fauchot, J, Price, N.M.: *Climatic and oceanic forcing of new, net and diatom production in the North Water Polynya*, *Deep-Sea Res. II* 49: 4927-4946, 2002.

- Tremblay, J.E., Michel, C., Hobson, K.A., Gosselin, M.G., Price, N.M.: Bloom dynamics in early-opening waters of the Arctic Ocean. *Limnol. Oceanogr.* 51: 900-912, 2006.
- Toole, J.M., Timmermans, M.L., Perovich, D.K., Krishfield, R.A., Proshutinsky, A., Richter-Menge, J.A.: Influences of the ocean surface mixed layer and thermohaline stratification on Arctic Sea ice in the central Canada Basin, *J. Geophys. Res.* 115: C10018, doi:10.1029/2009JC005660, 2010.
- Van Heukelem, L. and Thomas, C.S.: Computer-assisted high-performance liquid chromatography method development with applications to the isolation and analysis of phytoplankton pigments, *J. Chromatogr. A* 910: 31-49, 2001.
- Walsh, J.J., McRoy, C.P., Coachman, L.K., Goering, J.J., Nihoul, J.C.J., Whittedge, T.E., Blackburn, T.H., Parker, P.L., Wirick, C.D., Shuert, P.G., Grebmeier, J.M., Springer, A.M., Tripp, R.D., Hansell, D.A., Djenidi, S., Deleersnijder, E., Henriksen, K., Lund, B., Andersen, P., Müller-Karger, F.E., Dean K.: Carbon and nitrogen cycling within the Bering/Chukchi Seas: source regions for organic matter affecting AOU demands of the Arctic Ocean, *Prog. Oceanogr.* 22: 277-359, 1989.
- Wang, M.Y., and Overland, J.E.: A sea ice free summer Arctic within 30 years, *Geophys. Res. Lett.*, 36: L07502, doi:10.1029/2009GL037820, 2009.
- Wassmann, P., Ratkova, T.N., Andreassen, I., Vernet, M., Pedersen, G., Rey, F.: Spring bloom development in the marginal ice zone and the central Barents Sea, *Mar. Ecol.* 20: 321-346, 1999.
- Wassmann, P., Duarte, C.M., Agusti, S., Sejr, M.K.: Footprints of climate change in the Arctic marine ecosystem, *Global Change Biol.* 17: 1235-1249, doi: 10.1111/j.1365-2486.2010.02311, 2010.
- Weingartner, T.J., Cavalieri, D.J., Aagaard, K., Sasaki, Y.: Circulation, dense water formation, and outflow on the northeast Chukchi Shelf, *J. Geophys. Res.* 103: 7647-7662, 1998.
- Weingartner, T, Aagaard, K., Woodgate, R., Danielson, S., Sasaki, Y., Cavalieri, D.: Circulation on the north central Chukchi Sea shelf, *Deep-Sea Res. II* 52: 3150-3174, 2005.
- Wood, E.D., Armstrong, F.A.J., Richards, F.A.: Determinations of nitrate in sea water by cadmium-copper reduction to nitrite, *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 47: 23-31, 1967.
- Woodgate, R.A., Aagaard, K., Swift, J.H., Falkner, K.K., Smethie, W.M., Jr.: Pacific ventilation of the Arctic Ocean's lower halocline by upwelling and diapycnal mixing over the continental margin, *Geophys. Res. Lett.* 32: L18609, doi:10.1029/2005GL023999, 2005a.
- Woodgate, R.A., Aagaard, K., Weingartner, T.J.: Monthly temperature, salinity, and transport variability of the Bering Strait throughflow. *Geophys. Res. Lett.* 32: L04601, doi:10.1029/2004GL021880, 2005b.
- Woodgate, R.A., Aagaard, K., Weingartner, T.J.: A year in the physical oceanography of the Chukchi Sea: Moored measurements from autumn 1990-1991, *Deep-Sea Res. II* 52: 3116-3149, doi:10.1016/j.dsr2.2005.10.016, 2005c.
- Woodgate, R.A., Weingartner, T., Lindsay, R.: The 2007 Bering Strait oceanic heat flux and anomalous Arctic sea-ice retreat, *Geophys. Res. Lett.* 37: L01602, doi:10.1029/2009GL041621, 2010.
- Yamamoto-Kawai, M., McLaughlin, F.A., Carmack, E.C., Nishino, S., Shimada, K., Kurita, N.: Surface freshening of the Canada Basin, 2003-2007: River runoff versus sea ice meltwater, *J. Geophys. Res.* 114: C00A05, <http://dx.doi.org/10.1029/2008JC005000>, 2009.
- Zhang, I., Spitz, Y.H., Steele, M., Ashjian, C., Campbell, R., Berline, L., Matrai, P.: Modeling the impact of declining sea ice on the Arctic marine planktonic ecosystem, *J. Geophys. Res.*, 115: C10015, <http://dx.doi.org/10.1029/2009JC005387>, 2010.

¹<http://www.iup.uni-bremen.de:8084/amsr/amrse.html>

Chapitre 2. Impact de la fonte de la glace sur les communautés phytoplanctoniques

Résumé	86
<i>Article 2: Phytoplankton distribution in unusually low sea ice cover over the Pacific Arctic</i>	88
Abstract	89
Introduction	89
1. Methods	91
1.1. Study area	91
1.2. HPLC pigments	93
1.3. Light microscopy identification, counts and biomass of phytoplankton	94
2. Results	94
2.1. Physical and biogeochemical parameters	94
2.2. Spatial distribution of phytoplankton communities	96
2.2.1. Chla and pigment biomass	96
2.2.2. Accessory pigments	97
2.2.3. Taxonomy	100
3. Discussion	104
3.1. Comparison between pigments and taxonomic counts	104
3.2. Comparison with previous expeditions in the Canadian Arctic	107
3.2.1. Comparison of the phytoplankton distributions over the Chukchi shelf	107
3.2.2. Comparison of the phytoplankton distributions over the deep basins	108
3.3. Impact of ice melting on the phytoplankton distribution	110
4. Conclusions	114
Acknowledgements	115
References	116

Résumé

Le premier chapitre souligne le rôle prépondérant de l'accumulation d'eau douce sur la biomasse et la production du phytoplancton. Ce chapitre examine l'impact des changements environnementaux associés à la dynamique de la banquise sur les assemblages phytoplanctoniques arctiques.

Le type de phytoplancton détermine la structure de la chaîne trophique et la diversité écologique unique de cet environnement polaire. La taille du phytoplancton a également un rôle majeur dans l'export du carbone organique vers le fond et l'efficacité de la pompe biologique. Finalement, le développement de certaines espèces potentiellement toxiques pourrait fortement affecter l'ensemble de l'écosystème. Un déplacement d'espèces subpolaires vers l'Arctique ainsi qu'une diminution de la taille du phytoplancton ont été observés (Hegseth and Sundfjord, 2008 ; Li et al., 2009). Cependant l'impact des modifications environnementale sur le phytoplancton restent peu décrits et souvent isolés dans le temps et l'espace (Wassmann et al., 2010).

Dans ce chapitre 2, qui fait l'objet d'un article soumis à *Biogeosciences* le 5 janvier 2012: « *Phytoplankton distribution in unusually low ice coverage over the Pacific Arctic Ocean, Coupel et al.* » nous étudions l'impact de la fonte de la banquise sur l'abondance et les groupes de phytoplancton en nous appuyant sur des données taxonomiques et pigmentaires. Nos résultats sont comparés à des années pendant lesquelles la fonte était moins prononcée et le couvert de glace plus étendu (1994 et 2002). Notre étude montre une dominance de grosses cellules phytoplanctoniques, principalement des diatomées sur les plateaux continentaux tandis que les bassins profonds sont dominés en abondance par du phytoplancton de petite taille. L'approfondissement de la nutricline et l'intensification de la stratification liée à l'accumulation d'eau douce semble profiter au nanoplancton. Au contraire, le picoplancton, principalement des prasinophytes, et les dinoflagellés semblent défavorisés par de nouvelles conditions nutritives et d'éclairement incident. L'abondance des diatomées est fortement limitée par les nutriments dans les bassins libérés des glaces, mais augmente dans la zone marginale de glace où elles sont en grande partie responsables des fortes biomasses observées.

Nous montrons que la distribution des populations phytoplanctoniques résulte de différences d'éclairement et de réserves nutritives des eaux de croissance du phytoplancton, induites le phénomène de « freshening ».

Article 2:

Phytoplankton distribution in unusually low sea ice cover over the Pacific Arctic

P. Coupel^{1*}, H. Y. Jin², M. Joo³, R. Horner⁴, H., A. Bouvet¹, V. Garçon⁵, M.-A. Sicre⁶, J.-C. Gascard¹, J. F. Chen², D. Ruiz-Pino¹

¹Laboratoire d'Océanographie et du Climat: Expérimentation et Approches Numériques (LOCEAN), UPMC, CNRS/INSU, UMR 7159, Paris, France

²Laboratory of Marine Ecosystem and Biogeochemistry, Second Institute of Oceanography, SOA, PRC, Hangzhou 310012, China

³Department of Oceanography, Pusan National University, 30, Jangjeon-dong, Busan 609-735, South Korea

⁴School of Oceanography, University of Washington, 373 Marine Science Building, Box 357940, Seattle, WA, USA

⁵LEGOS/UMR5566/CNRS, 18 Avenue Edouard Belin, 31401 Toulouse Cedex 4, France

⁶Laboratoire des Sciences du Climat et de l'Environnement (LSCE), IPSL, CNRS/CEA/UVSQ, F-91198 Gif-sur-Yvette, France

*: Correspondence to: P.Coupel (pcloclod@locean-ipsl.upmc.fr)

Soumis à Biogéosciences le 19/01/2012 et accepté en Open Discussion le 30/01/2012

KEYWORDS: PHYTOPLANKTON COMMUNITIES, PIGMENTS, TAXONOMY, CELL ABUNDANCE, ICE COVER, NUTRICLINE, SIZE CLASS

Abstract

A large part of the Pacific Arctic basin experiences ice-free conditions in summer as a result of sea ice cover steadily decreasing over the last decades. To evaluate the impact of ice retreat on the Arctic ecosystem, we investigated phytoplankton communities from coastal sites (Chukchi shelf) to northern deep basins (up to 86°N), during year 2008 of high melting. Pigment and taxonomy *in situ* data were acquired under different ice regime: the ice -free basins (IFB, 74°-77°N), the marginal ice zone (MIZ, 77°-80°N) and the heavy ice covered basins (HIB, > 80°N). Our results suggest that extensive ice melting provided favorable conditions to chrysophytes and prymnesiophytes growth and more inhospitable to pico-sized prasinophytes and micro-sized dinoflagellates. Larger cell diatoms were less abundant in the IFB while dominant in the MIZ of the deep Canadian basin. Our data were compared to those obtained during more icy years, 1994 and to a lesser extent, 2002. Freshening, stratification, light and nutrient availability are discussed as possible causes for observed phytoplankton communities under high and low sea ice cover.

Introduction

Both sea ice extent (10% loss per decade for 1979-2006, *Comiso et al., 2008; Poliakov et al., 2010*) and thickness (50% volume loss, *Kwok and Rothrock, 2009*) have shown significant decrease in the recent years, reaching lowest values in 2007 and 2011 (*Perovich, 2011*). Concomitantly, river discharge increased (*Peterson et al., 2006*) leading to freshwater accumulation in the upper Arctic Ocean (*Rabe et al., 2011*), especially in the Pacific sector which is also impacted by the Pacific Water inflow (*Proshutinsky et al., 2009; Woodgate et al., 2005*). Environmental parameters driving phytoplankton growths such as light, stratification, surface water freshening, temperature and nutrient availability have thus been modified and led to changes of Arctic primary producer distributions (*Grebmeier, 2010; Wassmann et al. 2010*). Increased phytoplankton primary production (PP) and total biomass in marginal Arctic seas are suggested by mathematical models (*Carmack and Chapman 2003, Zhang et al. 2010; Slagstad et al., 2011*) and *in situ* data from the Beaufort Sea (*Lee and Whitley, 2005 ; Tremblay et al., 2011*), and the Barents and Greenland seas (*Rysgaard et al., 1999*). Satellite observations also concluded to increased PP in the Arctic basin (*Arrigo et al. 2008; Pabi et al., 2008*).

The response of the Arctic phytoplankton is not uniform and shows differences between shallow seas and deep basin waters. In shelf waters, higher PP can result from increased light due to reduced ice cover and higher nutrient availability fed by wind-driven upwellings (*Carmack et al., 2004; Yang et al., 2004, Tremblay et al., 2011*), favoring the development of larger taxa such as diatoms (*Babin et al., 2004*). A longer phytoplankton growing season and the propagation of ice-edge blooms as the melt season lengthens would also contribute to enhance PP (*Perette et al., 2011*). In the deep Canada Abyssal Plain, however PP did not increase in ice-free waters (*Cai et al., 2010; Joo et al., 2012*). Other works suggest a shift towards smaller sized phytoplankton (*Li et al., 2009*). A northward displacement of sub-Arctic species such as coccolithophores in the Barents Sea (*Hegseth and Sundfjord, 2008*) or the occurrence of Pacific diatom *Neodenticulla seminae* have also been observed (*Reid et al., 2007*).

Impact of ice melting on the Arctic phytoplankton differs among species, varying widely across the Arctic. High-latitude deep basins covered by ice throughout the year are often dominated by ice algae (*Gosselin et al., 1997*) such as the centric diatoms *Melosira arctica* (*Gradinger, 1999; Melnikov et al., 2002*) while picoplankton, mainly the prasinophyte *Micromonas* sp., dominates the phytoplanktonic community in the water column (*Lovejoy et al., 2006; Lovejoy et al., 2007*). At lower latitudes, shallow shelves free of ice in summer exhibit high PP rates consisting of large-cell pelagic species dominated by pennate and centric diatoms, and dinoflagellates (*Poulin et al., 2011*). Highest production occurs in spring during “ice edge blooms” (*Sakshaug and Skodjal, 1989*), and is mainly due to centric colonial diatom genera *Chaetoceros* and *Thalassiosira* or the prymnesiophyte *Phaeocystis pouchetii* (*Wassmann, 1999*). In contrast, pre- and post-bloom periods are dominated by small cells, such as small prymnesiophytes and picoplankton (*Hodal and Kristiansen, 2008*). Because phytoplankton communities are differently affected by ice retreat, a comprehensive understanding of the Arctic ecosystem evolution requires knowledge at the local scale. Alteration of the phytoplankton population structure has consequences on the marine food web, the nutrient cycling (*Tremblay et al., 1997; Laws et al., 2000; Beardall and Raven, 2004*) and the subsequent and export of carbon to the deep sea (*Sigman and Boyle, 2000*), which ultimately affect the CO₂ Arctic sink (*Bates et al., 2006; Anderson et al., 2010; Cai et al., 2010*).

To address these issues, phytoplankton observations after ice melting need to be acquired together with environmental parameters. Phytoplanktonic pigments and taxonomic enumerations are reported here for the first time in large areas of the deep basins of the Pacific Arctic, free of ice in 2008, i.e. in the area least documented but most affected by ice melting (*Grebmeier, 2010*). Taxonomic data are compared with those acquired in the same sector of the Arctic, along the Arctic Ocean Section (AOS) in summer 1994, when sea ice was much thicker above the entire basins (*Booth and Horner, 1997; Sherr et al., 1997 and Gosselin et al., 1997*). Pigment data over ice-free shelf and slope are compared with those obtained in 2002, under partially ice-covered conditions.

1. Methods

1.1. Study area

The CHINARE 2008 oceanographic cruise was conducted onboard the Chinese icebreaker R/V *Xuelong*, from 1st August to 8th September 2008, in the Pacific Arctic Ocean from 65°N to 86°N (Fig 1a). The study area has been divided into two geographical provinces based on bathymetric features: the shallow Chukchi shelf (<100 m) and the deep basins (100 to 4000 m). The deep basins include the Canada Abyssal Plain, the Alpha Ridge, the Mendeleev Abyssal Plain (MAP) and the Chukchi Borderland. The Chukchi Borderland, considered as a mid-depth (~1000 m) extension of the Chukchi shelf, is composed of the deep Chukchi Abyssal Plain (CAP) and the Chukchi Cap (CC). The Canada Abyssal Plain ends in the South by an abrupt shelf-break, while the Northwind Ridge (NR) forms its western boundary and the Alpha Ridge (AR) its northern boundary.

Waters of the Canada Arctic are characterized by an exceptionally wide range of salinity, from 24 to 35, and temperatures varying from near-freezing point to 7°C (Fig.1b). The ubiquitous Arctic Polar Mixed Layer (PML; *Codispoti et al., 2005*) occupies the 5 – 25 m depth range and show highly variable temperature and salinity values. Below the PML down to 200 m depth, the water column exhibits a strong salinity gradient, which characterizes the halocline layer (*Aagaard et al., 1981*). Below the halocline, down to 300 m, the thermocline layer is characterized by a pronounced temperature gradient ($34.0 < S < 34.8$, $-0.7 < \theta < 0^\circ\text{C}$) marking the transition between the halocline and the Atlantic Water ($34.5 < S < 34.9$, $\theta > 0^\circ\text{C}$), lying between 300 and 1000 m. The Arctic Deep Waters ($S \sim 34.95$, $\theta < 0^\circ\text{C}$) occupy the water

column below 1000 m. The Pacific Water (PW, $31 < S < 33.5$; Woodgate *et al.*, 2005) penetrates into the Arctic Ocean through the Bering Strait. While, the PSW (Pacific Summer Waters) become depleted in nutrients during its passage across the Bering Sea, the PWW (Pacific Winter Waters) are enriched in nutrients (Aagaard and Roach, 1990; Weingartner *et al.*, 1998). The PW, lying between 20 and 60 m on the shelf and between 50 to 200 m in deep basins, represent a substantial reservoir of nutrients (NO_3 : 10–15 μM ; Si: 20–40 μM) for the upper Arctic Ocean. The silicate signal of the PWW is observed at all stations up to 85°N, whereas the PSW are seen exclusively over the shelf and in the southern Canadian Abyssal Plain.

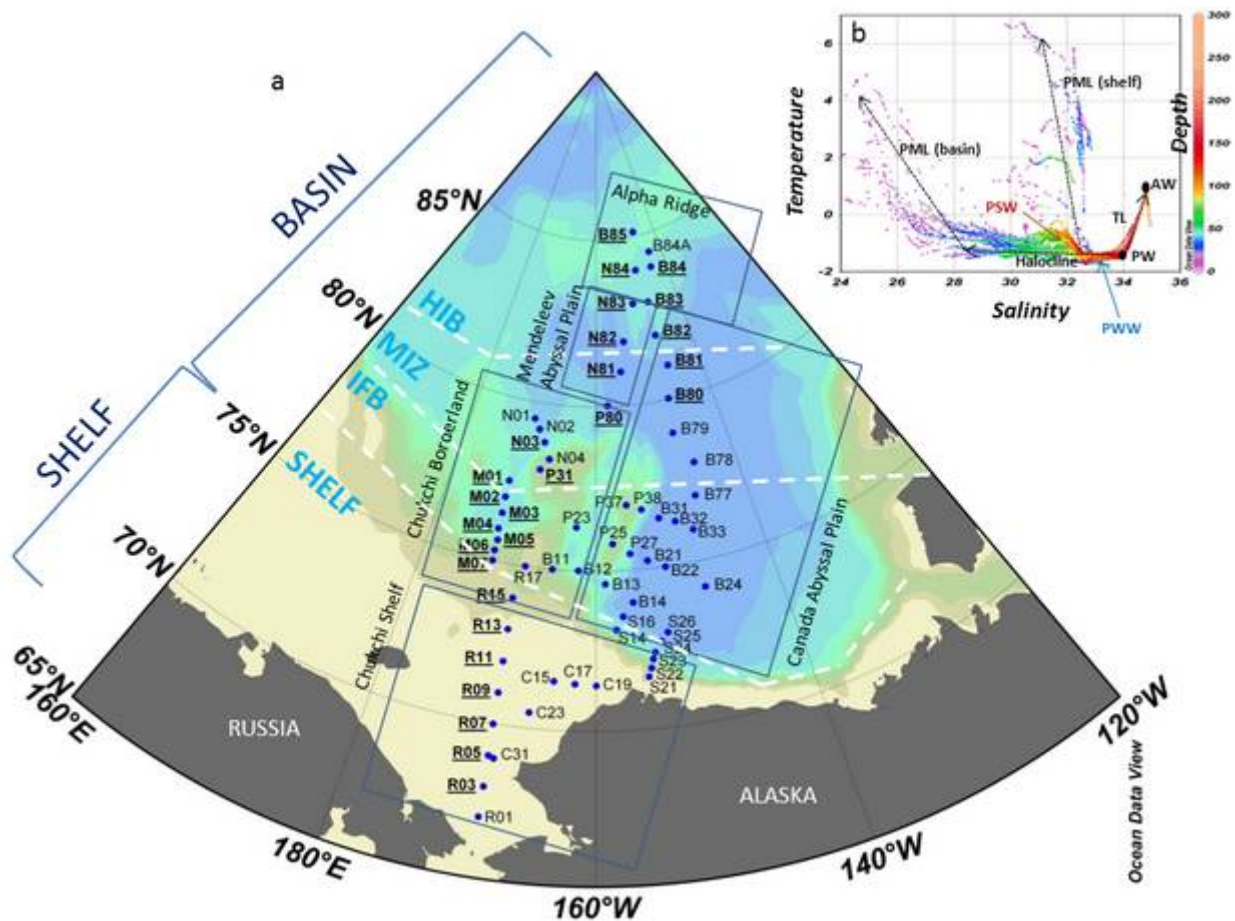


Figure 1: (a) Sampling stations during the CHINARE 2008 cruise performed on-board of the “XueLong” icebreaker (August 1 - September 8, 2008). Blue dots are pigment stations. Bold and underlined indicate the stations where taxonomy data are available. Four areas are distinguished based on the bathymetry and ice concentrations: the shelf, the ice-free basins IFB (ice <20%), the marginal ice zone MIZ (20% < ice <70%) and the heavy-ice basin HIB (ice <70%) including the Mendeleev Abyssal Plain, MAP, (b) temperature vs salinity diagram plotted from the CTD data during CHINARE 2008. Polar Mixed layer (PML), thermocline layer (TL), Atlantic Water (AW), Pacific Water (PW), Pacific Summer water (PSW) and Pacific Winter Water (PWW).

Phytoplankton distributions in the water samples collected during the CHINARE 2008 cruise were determined from microscopic enumerations of individual species and pigments analyzed by high-performance liquid chromatography (HPLC) (Jeffrey *et al.*, 1997). Species composition previously described by Joo *et al.* (2012) are combined to pigment data to more robustly characterize phytoplanktonic communities and be compared to earlier published data obtained under different summer sea ice cover conditions.

1.2. HPLC pigments

Samples for pigment analyses were collected at 65 stations (Fig. 1a) and 2 depths, i.e. in surface waters (3 m) and in the sub-surface chlorophyll maximum (SCM) located from *in situ* fluorescence profiles. About 2L of seawater were filtered through 25 mm Whatman GF/F filters (0.7 μ m porosity), then stored in a freezer at -80°C to avoid biological degradation. HPLC analyses were performed in SOA (Second Institute of Oceanography, Hangzhou, China) following the method developed by Van Heukelem and Thomas (2001). Pigments were extracted for 1 hour at -20°C in methanol and placed in an ultra-sonic bath to disrupt cells. An internal standard, the DL- α Tocopherol acetate, was added to the solvent extracts to correct pigment concentrations from recovery. Pigments were analyzed using a Waters 600E HPLC and an Eclipse C8 column (150 \times 4.6 mm, 3.5 μ m) thermostated at 60°C at a flow rate of 1 ml min⁻¹. Every 30 samples, a standard mixture was analyzed under the same conditions as the samples. Chlorophyll-*a* (chl*a*) and chlorophyll-*b* (chl*b*) standard concentrations were determined by spectrofluorometry using published extinction coefficients (Jeffrey and Humphrey, 1975). Chl*a* and 17 accessory pigments were quantified based on their retention time (see Table 2 in chapter "Introduction générale"). The proportion of each pigment relative to the total pigments was used to estimate the phytoplankton composition (Jeffrey and Vesk, 1997).

The relative contribution of different phytoplankton classes to the total chl*a* concentration was obtained using the matrix factorization program CHEMTAX (CHEMical TAXonomy) running under MATLABTM following Mackey *et al.* (1996). Twelve pigments were used to distinguish between eight phytoplankton classes and three size classes: microphytoplankton (>20 μ m), nanophytoplankton (2-20 μ m) and picophytoplankton (<2 μ m).

1.3. Light microscopy identification, counts and biomass of phytoplankton

26 stations were sampled for taxonomic analysis at the same two depths as for pigment analyses (Fig. 1a). About 100 ml of water taken from Niskin bottles were used for microscopic identification and preserved with glutaraldehyde (final concentration 1%) before filtration through Gelman GN-6 Metrical filters (0.45 μm pore size, 25 mm diameter). The filters were mounted on microscope slides with water-soluble embedding media (2-hydroxypropyl methacrylate) onboard. In the laboratory, the slides were used to identify and count phytoplankton species following the procedure of *Lee et al. (2011)*. At least 300 cells were counted under the microscope (BX51, Olympus) with a combination of light and epifluorescence microscopy at 400x for microplankton and at 1000x for pico- and nanoplankton. The carbon biomass associated to each phytoplanktonic group was estimated from species specific biovolumes according to the equations of *Menden-Dauer and Lessard (2000)*. Biovolume estimates of each species were based on cell dimensions measured by light microscopy using appropriate geometric shapes according to *Sun and Liu (2003)*.

2. Results

2.1. Physical and biogeochemical parameters

Ice cover; temperature, salinity, euphotic depth, nitrate concentrations and nutricline depth are shown in Figure 2.

Ice cover. Except for a tongue of ice (ice ~ 50%) between 72° and 74° N, the Chukchi shelf was free of ice (Fig. 2a). South of 77°N the ice cover was less than 20%, a value which characterizes the "ice-free basins" (IFB, ice <20%). Ice concentration was highly variable (20% - 70%) in the "marginal ice zone" (MIZ), over the Chukchi Borderland and the Canada Abyssal Plain. In the latter called "heavy-ice basins" (HIB), the ice cover was > 70%, reaching exceptionally 90% or more, at three stations North of 84°N.

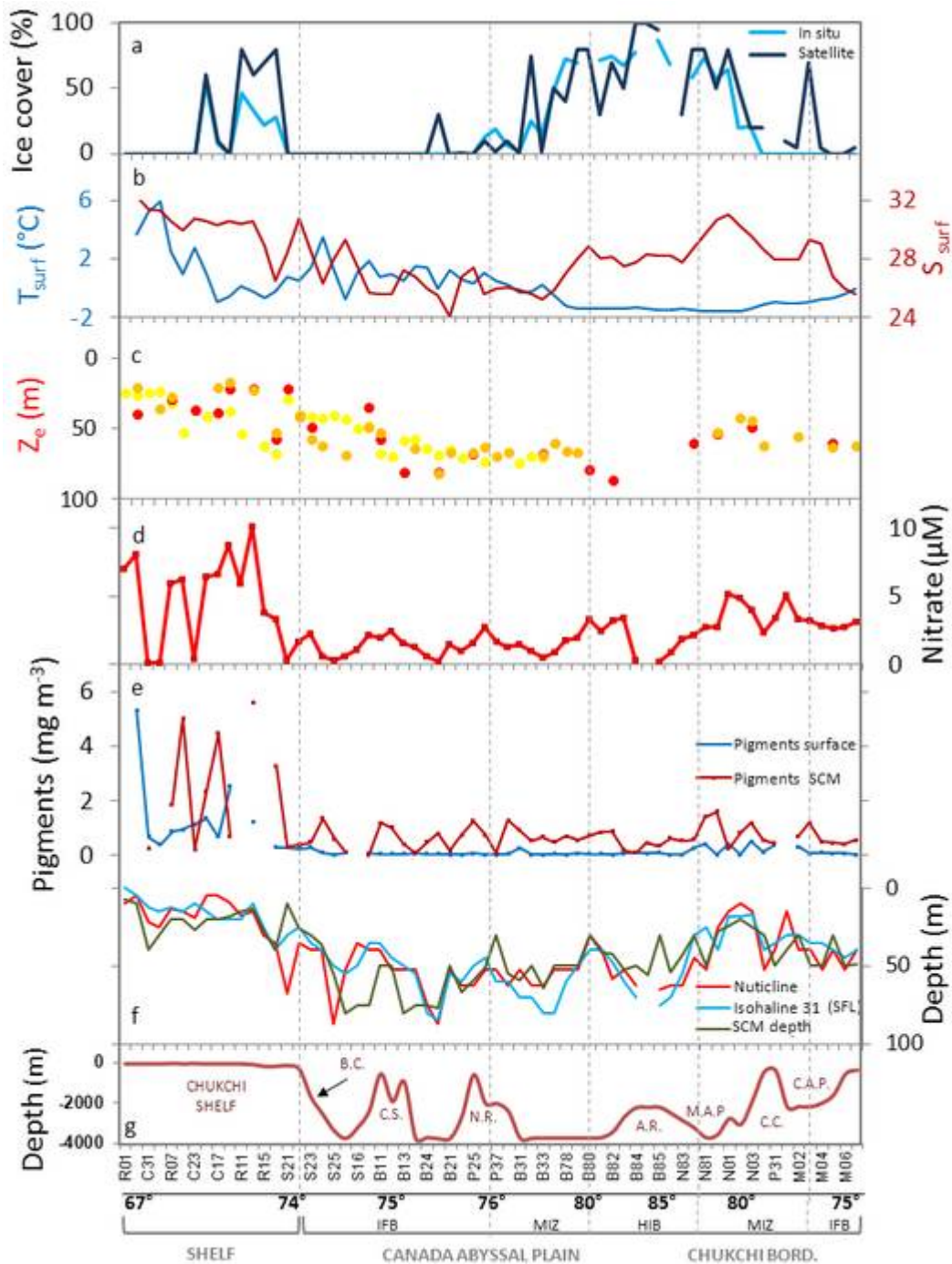


Figure 2: Physical and environmental parameters over the Chukchi Shelf, the Canada Abyssal Plain and the Chukchi Borderland. IFB, MIZ and HIB are defined in Figure 1 caption. **(a)** Ice concentration (in %) from *in situ* data (light blue line) and Special Sensor Microwave Imager (SSM/I) daily satellite data (level 2 products at 12.5 km spatial resolution) (in dark blue line); **(b)** Sea surface temperature and surface salinity from conductivity-temperature-depth (CTD) system (Sea-Bird SBE 9); **(c)** Euphotic depth (in m) calculated by MODIS satellite (yellow dots) and by two methods based on *in-situ* CTD data (Zhao et al., 2010) (red dots) and based on 1% light depth determined with a Secchi disk (orange dots); **(d)** Nitrate concentration averaged over the euphotic layer (in μM); **(e)** Concentration of total pigments in surface and Subsurface Chlorophyll Maximum (SCM); **(f)** Depth of the nutricline (in m), depth of the SCM and depth of the Surface Fresh Layer (SFL) determined by the position of the isohaline 31 (in m), **(g)** Main topographic features: Barrow Canyon (BC), Continental Slope (CS), Northwind Ridge (NR), Alpha Ridge (AR), Mendeleev Abyssal Plain (MAP), Chukchi Cap (CC) and Chukchi Abyssal Plain (CAP).

Temperature and Salinity. The surface temperature reached 6° C South of the Chukchi Plateau a region free of ice and thus exposed to light radiation for longer periods (Fig. 2b). Over the deep basins, in the southern Canada Abyssal Plain, temperatures in the ice-free surface waters were 2° C warmer than the near freezing values in ice-covered areas ($-1.4 \pm 0.1^{\circ}\text{C}$). Surface salinity was relatively low throughout the study area (28.1 ± 2.2 , Fig. 2b), reflecting freshwater inputs from sea ice melting and river (*Jones et al., 2008*). The highest mean surface salinity was observed above the shelf (30.8 ± 0.9) and the Mendeleev Abyssal Plain (29.7 ± 1.3) with a maximum of 31.7 at 80 °N (St. P80). The lowest salinities were found in the Canada Abyssal Plain (26.4 ± 1.5) and over the ice-free waters of the Chukchi Abyssal Plain, (27.5 ± 1.7).

Euphotic depth. The euphotic zone was twice as deep in the deep basins (63 ± 13 m) than over the shelf (33 ± 11 m, Fig. 2c). While deep basins are oligotrophic and receive less suspended matter from rivers, higher turbidity over the shelf is due to sediment re-suspension and higher primary production (*Emmerton et al., 2008*). Euphotic depth data are not available for the HIB because ice thickness prevented the deployment of instruments and data acquisition from satellites. However, recently *Sun Yun et al. (2011)* reported that, in 90% ice-covered areas of the Canada Abyssal Plain, the euphotic zone in summer was as deep as in the ice-free waters.

Nitrate concentration. The average nitrate concentrations in the euphotic zone are the highest over the Chukchi shelf ($5.5 \pm 3.4 \mu\text{M}$) and decrease by a factor of 4 in the Canada Abyssal Plain. They are relatively high in the Chukchi Borderland averaging $3.2 \pm 1.0 \mu\text{M}$ (Fig. 2d).

2.2. Spatial distribution of phytoplankton communities

2.2.1. Chla and pigment biomass

The chlorophyll-*a* represents on average 50% of the total pigments. The highest phytoplankton biomass was found in the SCM (red line, Fig. 2e and green line, Fig. 2f), at the depth of the nutricline (red line, Fig. 2f) coinciding with the base of the surface fresh layer (SFL) defined by the 31 isohaline (blue line, Fig. 2f). Shallow SCM above the shelf (20 ± 9 m) deepens (37 ± 11 m) over the Chukchi Borderland and even more in the Canada Abyssal

Plain (56 ± 14 m). Algal biomass in the deep basin surface waters is 10 times lower than in shelf surface waters. It is 5 times lower in the deep basin SCM than in shelf SCM.

In the following sections, we discuss separately the shallow Chukchi shelf from the oligotrophic Canada deep basin waters, and distinguish the SCM communities developing in the nutricline apart from those from fresh and nutrient depleted well-lit surface waters.

2.2.2. Accessory pigments

Accessory pigment concentrations in Arctic waters increase linearly with chlorophyll-*a* ($r^2 = 0.87$, not shown).

Shelf waters. The mean accessory pigment concentration in shelf waters is three times higher in the SCM than at the surface. Values range from 0.20 to 5.60 mg m⁻³ at the SCM (2.59 ± 2.28 mg m⁻³, Fig.3b), and from 0.36 to 3.50 mg m⁻³ at the surface (0.99 ± 0.64 mg m⁻³, Fig.3a). The high pigment variability highlights the "patchiness" of the phytoplankton distribution. However, pigment distributions are quite similar in surface and subsurface waters. Shelf waters are characterized by high fucoxanthin (Fuco), produced mainly by diatoms, both in surface and SCM waters. Other pigments such as prasinoxanthin (Prasino), chlorophyll-b (Chlb), diadinoxanthin (Diadino) and carotenoids (Caro) account for 3 to 5% of the total pigments. The peridinin (Peri) primarily synthesized by dinoflagellates represents less than 2% of the accessory pigments.

Lowest pigment waters of the west coast of Alaska (Stations C31, R05, C23) are low in Fuco (40%) while pigments typical of small-size species, such as Pras (10%), Chlb (10-30%), neoxanthin (Neo ~ 5%) and alloxanthin (Allo ~ 5%) increase (pie charts in Fig. 3a,b). Of note, the high SCM concentrations of 19'-hexanoyloxyfucoxanthine (19HF, 1.69 mg m⁻³) at station R17 (40 m) suggesting prymnesiophyte blooming over the continental slope, North of Chukchi shelf.

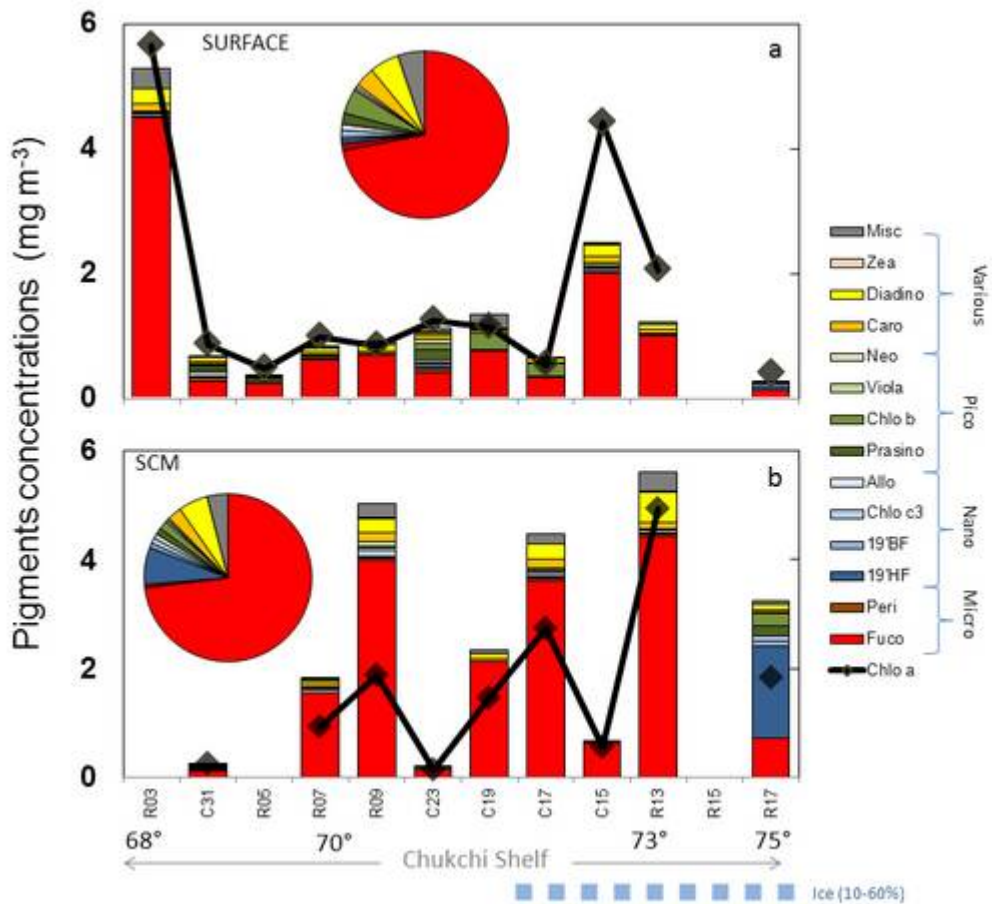


Figure 3: Concentrations of Chlorophyll-a (Chl-a) and major accessory phytoplankton pigment (in mg m^{-3}) (see supplementary Table 2 in chapter "Introduction générale" for pigment acronyms) over the Chukchi Shelf in (a) surface waters and (b) in the SCM. The miscellaneous group (Misc) refers to pigments present in proportions < 2%, i.e. Chlc2, Diato, Lut, DVchla. The pie graphs show the mean relative proportions of the major accessory pigments.

Deep basin waters. Pigment composition in deep basin waters is different from the shelf waters (Fig. 4). While over the Chukchi shelf pigment distributions are similar in surface and SCM waters, they show distinct communities with depth in deep basin waters (pie charts in Fig. 4a and b). Surface waters of the Canada Abyssal Plain have a low pigment content (Fig. 4a) but Fuco dominates ($62\% \pm 20\%$) in the ice covered and ice free areas, whereas Diadino prevails (44%) in the MIZ followed by 19HF (5%-25%), the third major pigment. Highest concentrations are found near Barrow Canyon (S21, S22 and S14), at station P38 above the Northwind Ridge, and in the HIB and MIZ of the Chukchi Borderland. These relatively "rich" surface waters, as compared to Canada Abyssal Plain, have in most cases a similar pigment composition in the SCM. The most abundant pigments are Fuco (25-30%), Chlb (23%), Pras (11%), 19HF (10%) and Neo (4%). Other pigments, zeaxanthin (Zea), 19'-butanoyloxyfucoxanthin (19BF) and violaxanthin (Viola) are present in smaller proportions

(< 4%). Surface water pigments in the ice-free Chukchi Abyssal Plain are as low as in the Canada Abyssal Plain.

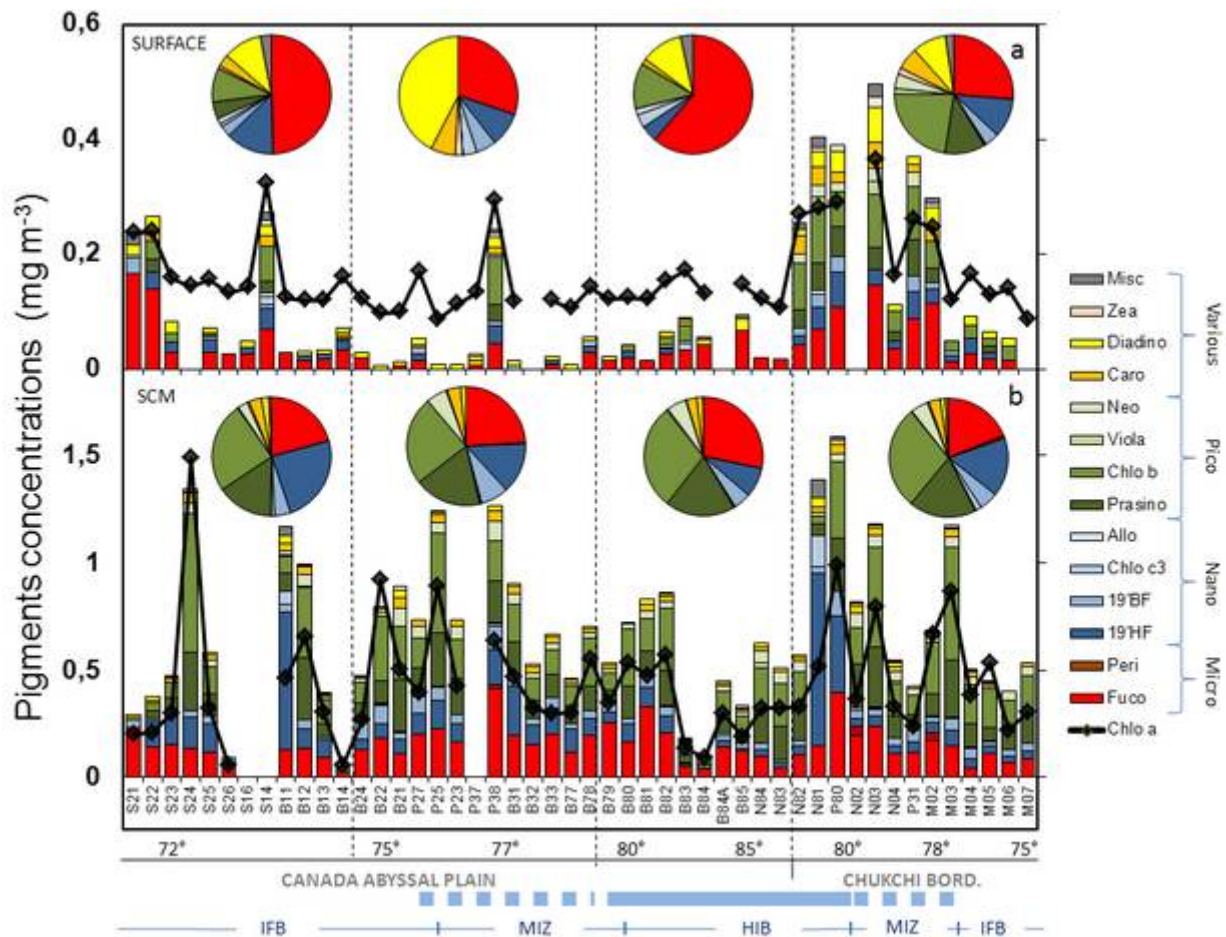


Figure 4: Concentrations of Chlorophyll-*a* (Chl-*a*) and major accessory phytoplankton pigment concentrations (in mg m^{-3}) (see supplementary Table 1 for pigment acronyms) over the Chukchi Borderland and the Canada Abyssal Plain in (a) surface waters and in (b) the SCM. The miscellaneous group (Misc) refers to pigments present in proportions < 2%, i.e. Chlc2, Diato, Lut, DVchl_a. The pie graph shows the mean relative proportions of the major accessory pigments.

In the SCM of the deep basins, the total pigment concentrations are up 6 times higher than in surface waters (Fig. 4a,b). The main accessory pigments are successively Fuco, Chl*b*, Prasino and 19HF. They account for 80% of the total accessory pigments and suggest that communities are dominated by prasinophytes (chl*b* + Pras = 40%), while diatoms (Fuco= 25%) and prymnesiophytes (19HF = 15%) account for the remainder. Chl*b* and Prasino are 30% higher in the Chukchi Borderland than in the Canada Abyssal Plain, while Fuco is 30% higher in the Canada Abyssal Plain than in the Chukchi Borderland. 19HF locally reaches high values and dominates the total pigments at the SCM of two stations, B11 and N81. The 19BF, Neo and Diadino were detected at all stations but in concentrations 5 times lower than

the four dominant pigments mentioned above. Peri and divinyl chlorophyll-a (DVchl_a), produced by dinoflagellates and prochlorophytes, respectively, were absent from the deep basin waters.

2.2.3. Taxonomy

Shelf waters. Above the Chukchi shelf, average phytoplankton abundance and biomass were of the same order of magnitude in surface and SCM waters (Table 1 and Fig. 5), but phytoplanktonic communities differed.

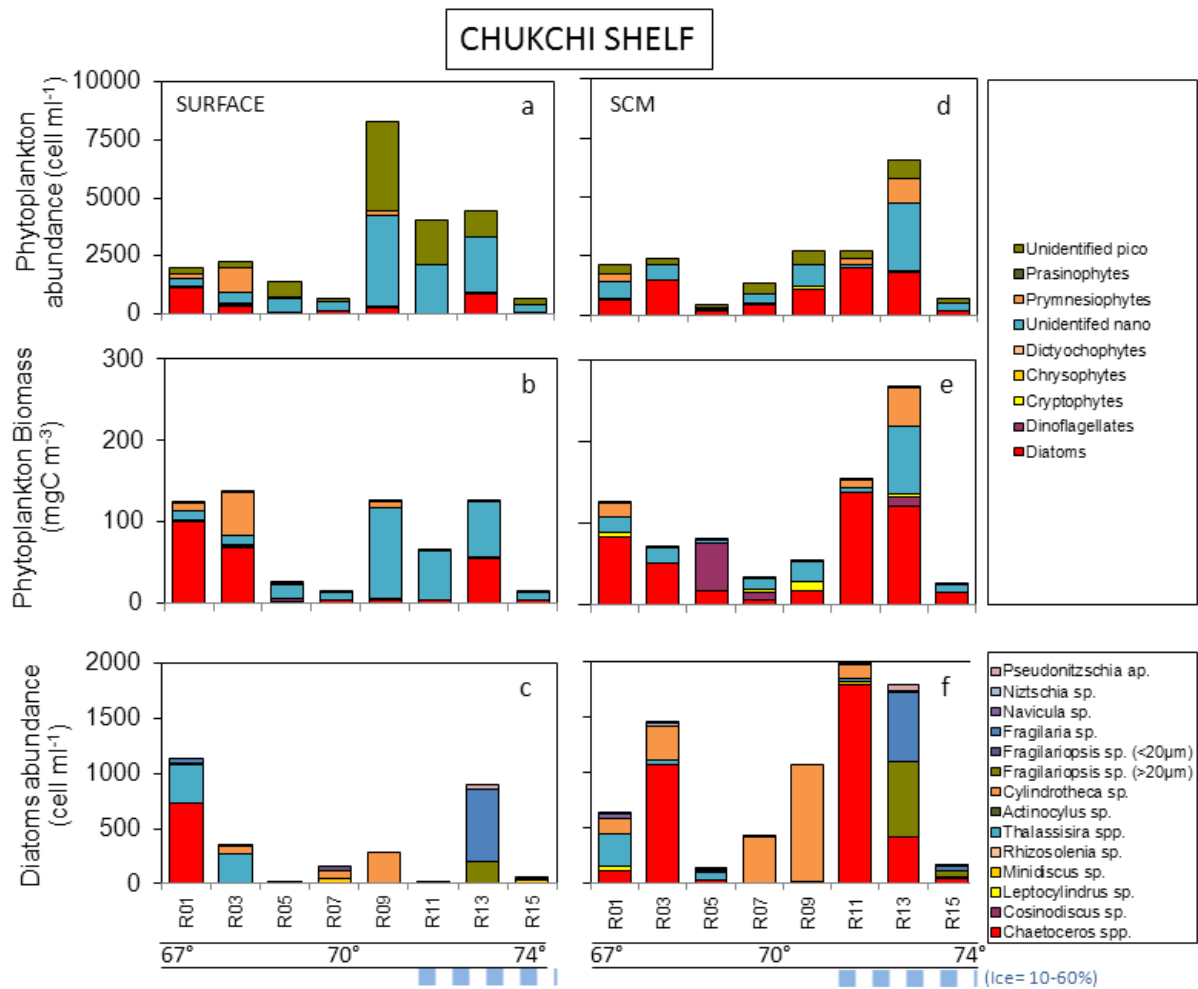


Figure 5: Phytoplankton abundance and carbon biomass derived from microscopic counts in surface water (left panels) and in the SCM (right panels) over the Chukchi Shelf. The four upper panels show the abundance (a-d) and carbon biomass (b-e) of the major taxa. Two bottom panels (c-f) show the abundance of the 14 dominant species of centric and penate diatoms.

In surface waters, unidentified nanoplankton dominates the abundance (52%) and biomass (60%), except for the southern shelf where centric diatoms *Chaetoceros* spp. and

Thalassiosira spp. and the prymnesiophyte identified as *Phaeocystis pouchetii* (not shown) prevail (Fig. 5a,b,c). In the SCM, diatoms and nanoplankton are found in similar abundances (40%) but the diatom biomass is 56% while nanoplankton accounts for 34% (Fig. 5d,e).

About 80% of the nanoplankton was unidentified, the remaining being represented by *Phaeocystis pouchetii* (15%) and cryptomonads (5%). The most abundant diatoms in the SCM were centric *Chaetoceros* spp. and *Thalassiosira* spp. in the southern shelf waters, while the northern shelf waters are dominated by pennate species *Fragilaria* sp. and *Fragilariopsis* sp. and the centric diatom *Chaetoceros* spp. (Fig. 5f). It should be noted that on in the central shelf, biomass is the lowest and is dominated by the dinoflagellate *Gymnodinium* sp. and the pennate diatom *Cylindrotheca* sp. Picoplankton (< 2µm) account for < 1% of the total carbon biomass over the shelf and for 36% and 16% of total abundance in the surface and SCM waters, respectively.

In the deep basins, total phytoplankton abundances were slightly higher in the SCM (930 ± 700 cells ml⁻¹) than at the surface (640 ± 510 cells ml⁻¹) (Table 1, Fig. 6a,d), but biomasses are similar. Both are 4 times lower than over the shelf. Highest values are found at two stations of the Chukchi Borderland (M01 and N01, Fig. 6) where surface and SCM communities are numerically dominated by picoplankton (55%) and nanoplankton (40%) while diatoms represent only 5%. Compared to shelf waters, diatom abundances were lower by a factor of 10, while nanoplankton abundances were 5 times lower. Picoplankton was 2 times less abundant in surface waters but increased at the SCM relative to the shelf. 95% of the picoplankton could not be identified with the techniques we used. The few species identified are the prasinophyte *Micromonas* sp. consistently with Lovejoy et al. (2007). Much of the nanoplankton is not identified either (90%), however relatively high concentrations of the cryptophyte *Cryptomonas* sp. are found at station N01 and chrysophyte *Dinobryon belgica* over the Alpha Ridge. The nanoplankton, abundant at all deep basin stations, accounts for 44% and 60% of the carbon biomass in surface and SCM waters, respectively. Nanoplankton largely dominates the low biomass waters (90%, ~ 5 mgC m⁻³) over the ice-free area of the basin. Although picoplankton is the most abundant phytoplankton compartment (55%) it accounts for only 5% of the total carbon biomass of the deep basin waters.

Table 1: Average abundances, carbon biomass and relative contributions derived from CHEMTAX for 4 phytoplankton groups in surface and SCM waters. The % abundance and carbon biomass are given in parenthesis. Stations where taxonomic data are available were grouped according to bathymetry as Shelf and Basins. Basins are subdivided according to ice conditions: ice-free basins (IFB), marginal ice zone (MIZ) and the heavy ice basins (HIB).

SURFACE	Diatoms (20-200µm)	Dinoflagellates (10-100µm)	Nanoplankton (2-20µm)	Picoplankton (<2µm)	Total
Abundance (cell ml⁻¹)					
SHELF (68-74)	362.0 (12.2)	0.2 (0.0)	1542.8 (51.9)	1068.6	2973.6
BASINS (68-86)	32.9	2.0	245.9	390.5	671.3
IFB (75-77)	11.3 (4.1)	0.0 (0.0)	139.4 (50.0)	128.0 (45.9)	278.7
MIZ (78-82)	92.2 (8.7)	4.6 (0.4)	396.8 (37.3)	569.1 (53.6)	1062.6
HIB (83-86)	12.3 (2.9)	0.2 (0.0)	148.8 (35.0)	263.4 (62.0)	424.6
Carbon biomass (mgC m⁻³)					
SHELF (68-74)	29.4 (37.8)	0.4 (0.5)	47.2 (60.7)	0.7 (0.8)	77.7
BASINS (68-86)	5.6	1.8	7.7	1.3	16.4
IFB (75-77)	0.4 (8.8)	0.0 (0.0)	4.0 (90.3)	0.0 (0.6)	4.4
MIZ (78-82)	14.4 (45.0)	3.0 (9.3)	12.6 (39.5)	2.0 (6.3)	32.0
HIB (83-86)	0.8 (13.9)	0.7 (11.5)	4.1 (66.8)	0.5 (7.6)	6.1
CHEMTAX (%)					
SHELF (68-74)	92.6	0.0	4.6	2.8	Chl-a 1.19
BASINS (68-86)	49.9	0.2	19.0	30.9	0.14
IFB (75-77)	58.0	0.3	19.5	22.3	0.10
MIZ (78-82)	17.2	0.1	27.8	54.9	0.21
HIB (83-86)	99.4	0.2	0.2	0.3	0.04
SCM					
Abundance (cell ml⁻¹)					
SHELF (68-74)	959.4 (40.6)	11.2 (0.5)	1009.6 (42.7)	385.5	2365.6
BASINS (68-86)	31.6	3.6	377.2	561.5	974.0
IFB (75-77)	0.4 (0.1)	0.0 (0.0)	160.4 (41.4)	226.8 (58.5)	387.6
MIZ (78-82)	22.9 (2.1)	3.3 (0.3)	556.8 (52.2)	484.4 (45.4)	1067.4
HIB (83-86)	72.7 (5.8)	6.7 (0.5)	240.1 (19.2)	929.1 (74.4)	1248.7
Carbon biomass (mgC m⁻³)					
SHELF (68-74)	55.8 (55.6)	10.2 (10.2)	34.3 (34.2)	0.1 (0.1)	100.4
BASINS (68-86)	4.5	2.7	13.3	0.6	21.1
IFB (75-77)	0.1 (1.6)	0.0 (0.0)	4.7 (97.3)	0.0 (1.0)	4.9
MIZ (78-82)	3.7 (14.0)	2.9 (11.1)	19.7 (74.5)	0.1 (0.4)	26.4
HIB (83-86)	9.1 (38.5)	4.2 (17.6)	8.2 (34.5)	2.2 (9.3)	23.6
CHEMTAX (%)					
SHELF (68-74)	88.1	0.2	4.9	6.8	Chl-a 2.16
BASINS (68-86)	10.8	0.7	35.1	53.4	0.50
IFB (75-77)	15.9	0.9	32.1	51.1	0.69
MIZ (78-82)	9.3	0.8	43.2	46.7	0.40
HIB (83-86)	2.5	0.0	23.4	74.1	0.28

Conversely, because of their large cell volume, the diatoms represent up to 70% of the total carbon biomass in surface rich areas of the MIZ and dominate the biomass in the SCM at ice-covered stations, north of 83°N (52%). The diatom species of the deep basins are different from those found over the Chukchi shelf. Of note the dominance of *Nitzschia spp.* in surface waters of the northern Chukchi Abyssal Plain (290 cells ml⁻¹, Fig. 6c,f). The remaining species consist of *Fragilariopsis sp.*, *Actinocyclus sp.* in the Chukchi Borderland and *Minidiscus sp.*, *Navicula sp.* and *Chaetoceros sp.*, north of 84°N. Dinoflagellates *Gymnodinium sp.* and *Heterocapsa sp.* represent 35% of the SCM biomass in areas partially covered with ice over the MAP.

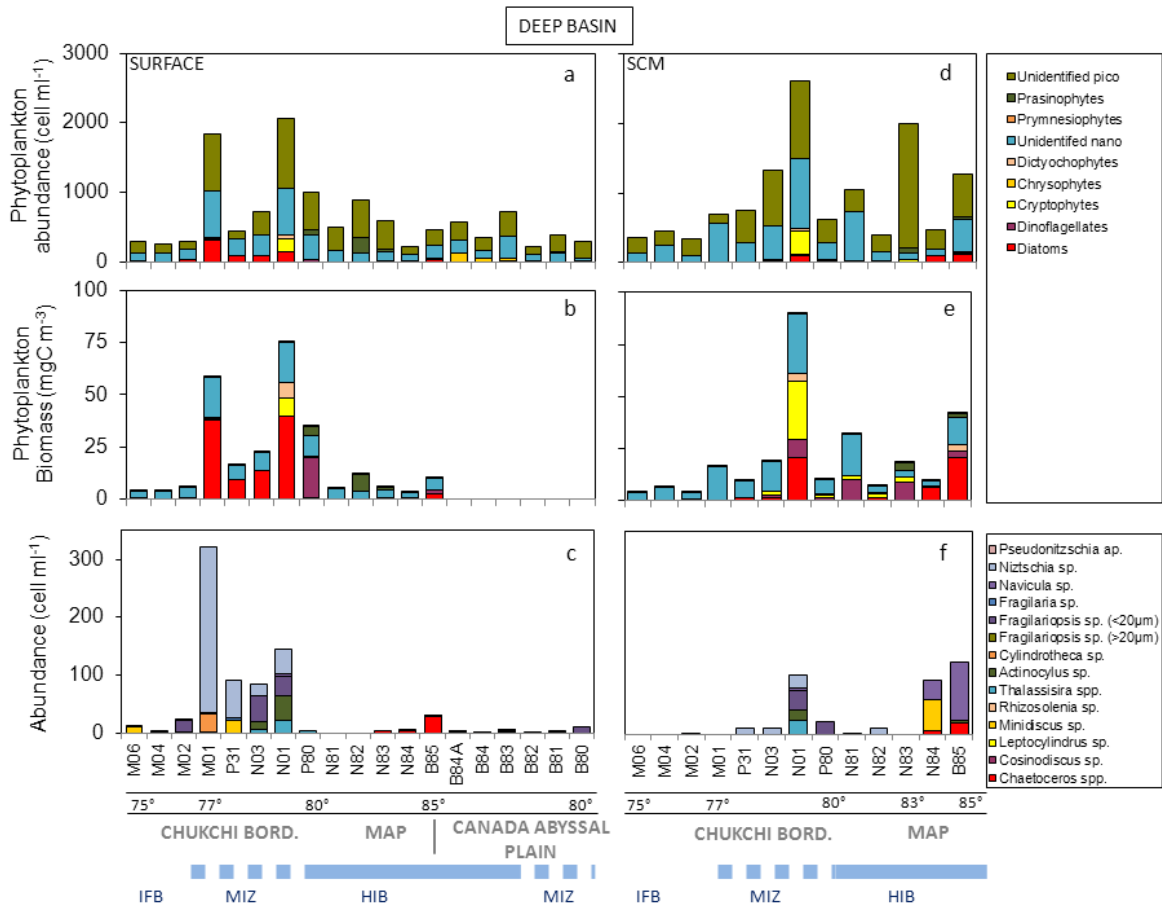


Figure 6: Phytoplankton abundance and carbon biomass derived from microscopic counts in surface (left panels) and SCM (right panels) over the Chukchi Borderland, Mendeleev Abyssal Plain (MAP) and the Canada Abyssal Plain. The four upper panels show the abundance (a-d) and carbon biomass (b-e) of the major taxa. Two bottom panels (c-f) show the abundances of the 14 dominant species of centric and penate diatoms.

Our results show that while diatoms are present in minor abundances over the deep basins as compared to nanoplankton and picoplankton, they account for a major fraction of

the total biomass. Conversely, the picoplankton represents half of the total cell number but a small proportion of the total biomass.

3. Discussion

3.1. Comparison between pigments and taxonomic counts

Shelf waters dominated by fucoxanthin. Both pigments and taxonomic data highlight the richness of the shelf waters in terms of cell abundance (~ 3000 cells ml^{-1} , Fig. 7a,b), carbon biomass (~ 100 mgC m^{-3} , Fig. 7c,d) and pigments (~ 2.5 mg m^{-3} , Fig. 7e,f). The phytoplankton abundance and biomass in shelf waters were on average 8 and 4 times higher, respectively, than over the deep basins. Fuco suggests diatoms as dominant species of the phytoplankton population in surface and SCM waters of the Chukchi Shelf and taxonomy indicate *Chaetoceros sp.*, *Cylindrotheca sp.*, *Fragilaria sp.* and *Fragilariopsis sp.* *Thalassiosira sp.* as the main diatoms in SCM waters (Fig. 5f). These observations are consistent with previous taxonomic observations on the Chukchi shelf in 1994 (Booth *et al.*, 1997) and 2003 (Seegreva *et al.*, 2010). However, in surface waters our data reveal that 60% of the carbon biomass over the shelf is nanoplankton (Fig. 7c) despite the large dominance of Fuco. Assignment of Fuco to diatoms by CHEMTAX may be responsible for this apparent discrepancy, as this pigment can also be a major pigment in prymnesiophytes (Jeffrey *et al.*, 1997).

Picoplankton related pigments are very low over the shelf whereas this group represents 35% and 19% of the total cell number in surface and SCM, respectively. Picoplankton produces 100 and 1000 times less carbon than nanoplankton and microplankton, respectively, due to their low biovolume (Sun and Liu, 2003). As a result, pigment production is also much lower in picoplankton than larger cells. Pigments in shelf waters match biomass data better than abundance data.

Poor deep basin waters with poorly identified dominant species. The deep basin surface waters are oligotrophic and strongly dominated by diatoms (diadino + fuco) according to pigment data, while taxonomy determinations suggest dominant nanoplankton (Fig. 7a,c,e). However, under low total pigment concentrations, such as those of the surface of the Canada Abyssal Plain only pigments above the limit of detection, estimated to be here 0.05 mg m^{-3} ,

can be quantified. The detection of minor pigments by HPLC thus represents a limitation of the method that must be born in mind. The taxonomic data of *Segreeva et al. (2010)* suggest a detection limit of phytoplankton species dominance for abundances of less than 50 cells ml⁻¹. In the southern and northern deep basins, microplankton cell concentrations are thus too low to infer dominant groups (<10 cells ml⁻¹). Moreover, as for shelf waters we suspect that a large fraction of the Fuco is associated to other species such as prymnesiophytes or dinoflagellates, rather than diatoms (*Rodriguez et al., 2002*).

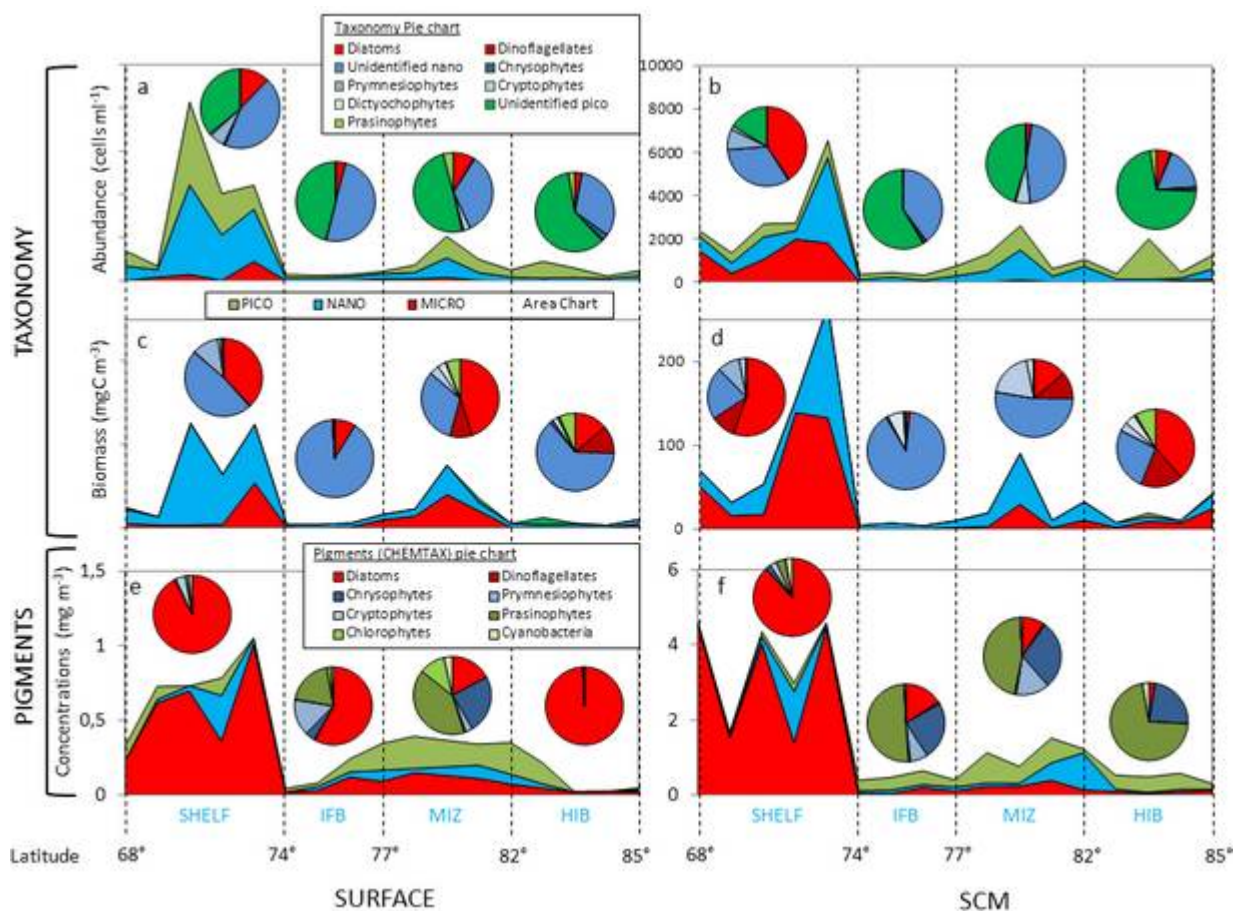


Figure 7: Distribution of major groups of phytoplankton obtained by taxonomy (a,b,c,d) and pigments (e-f) in surface water (left panels) and in the SCM (right panels). Area charts show the abundance (a,b) and carbon biomass (c-d) of pico-, nano- and microplankton derived from taxonomy over the shelf, the ice-free basins (IFB), the marginal ice zone (MIZ) and heavy-ice basin (HIB). Area charts (e,f) show abundance of pico-, nano- and microplankton derived from pigment concentrations. Pie charts show (a,b,c,d) major phytoplankton groups derived from taxonomy counts. Pie charts show (e,f) the major phytoplankton groups calculated by the matrix factorization program CHEMTAX.

The SCM cell abundances and carbon biomass were comparable to surface values but pigment biomasses are 5 times higher in the SCM. This finding likely reflects an increase of the cell pigment content in response to adaptation to low light availability at the SCM

(Henriksen *et al.*, 2002). Picoplankton and nanoplankton accounting for 55% and 40% of the cell abundances, respectively, and dominate in the SCM waters. Pigments indicate 53% picoplankton and 35% nanoplankton thus agreeing with cell abundances. CHEMTAX identifies picoplankton as prasinophytes and nanoplankton as chrysophytes (75%) and prymnesiophytes (25%) (Fig. 7f). Although pigments are good indicators of the dominance in phytoplankton cell numbers, they do not match the phytoplankton dominance in terms of carbon biomass in the deep basins. For exemple, pigment data suggest the presence of diatoms and minor nanoplankton at the SCM of the IFB, while the carbon biomass data indicate prevalent nano-size phytoplankton. Also, in the northern basin, the SCM water biomass is dominated by diatoms (56%) while Fuco represents only 20% and CHEMTAX results point to pico- and nano-plankton rather than diatoms.

"Hots spots" occurred in oligotrophic surface waters of the deep basin. Taxonomy and pigment data both show a significant high surface biomass and cell abundance in the MIZ. However, pigments in the MIZ indicate dominant prasinophytes, chrysophytes and diatoms while taxonomy suggests abundant unidentified picoplankton and nanoplankton and pennate diatoms (*Fragilariopsis* sp *Nitzschia* spp.); biomass data points to unidentified nanoplankton. Only, at some stations, they both indicate dominant nanoplankton as for example the high 19HF from prymnesiophytes at station N81 (72%, Fig. 4b), or high biomass (28 mgC m⁻³) due to high cryptophytes (*Cryptomonas* sp. at station N01), as revealed by taxonomy (79.5°N, Fig. 6e).

Overall, pigments provide consistent information in the deep basin waters where cell abundances are dominated by small phytoplankton, largely unidentified (75%). Pigments seem to reflect phytoplankton cell number in oligotrophic waters of the deep basins (chl-*a* = 0.1-1 mg m⁻³) while they are better linked to phytoplankton biomass in the eutrophic areas such as the Chukchi Shelf waters (chl-*a* > 1 mg m⁻³). In the oligotrophic surface waters of the deep basins (< 0.05 mg chl-*a* m⁻³), CHEMTAX may be misleading because of the low ratio of accessory pigments relative to chl-*a*. We suggest that in the deep basin and shelf waters much of the Fuco is produced by nanoplankton rather than diatoms. Cross-comparison of pigments and taxonomic data thus provide a more accurate approach to more accurately diagnose

phytoplankton populations. Improvement of our understanding of the relationship between taxonomic enumeration and pigment fingerprints would benefit from additional field data.

3.2. Comparison with previous expeditions in the Canadian Arctic

Phytoplankton distributions in the Pacific sector of the Arctic Ocean under reduced ice cover such as those encountered in summer 2008 are limited. The only data available for comparison to the CHINARE 2008 (aug.-sept.) cruise area are those of the Arctic Ocean Section (AOS) in July-August 1994 and from the Shelf-Basin Interactions program (SBI), in summer 2002. We first compare our pigment data with those obtained in summer 2002 from the Chukchi shelf and the southern Canada Abyssal Plain (*Hill et al., 2005*). We then compare our taxonomic data to those acquired in August 1994 in the Chukchi Borderland and the Mendeleev Abyssal Plain (*Booth et al., 1997*). The lower ice cover in summer 2008 as compared to summers 1994 and 2002 allows us to explore the effect of ice retreat and freshwater input on the phytoplankton community (Fig. 9).

3.2.1. Comparison of the phytoplankton distributions in 2008 and 2002 over the Chukchi shelf and slope

The average chlorophyll-*a* concentrations North of Chukchi shelf in summer 2008 (2.3 ± 1.6 mg chl *a* m⁻³) are similar to those found in summer 2002 (2.0 mg chl *a* m⁻³, *Hill and Cota, 2005*). Nevertheless, *Hill et al. (2005)* reported the occurrence of phytoplanktonic blooms at the shelf-break and thus locally high biomass (40 mg chl *a* m⁻³) and high production rate (8 mg C h⁻¹). Such bloom conditions are not observed in 2008, where chlorophyll-*a* concentrations never exceed 1.4 mg m⁻³ (St. S24, Fig. 4b). Fuco over the Chukchi Shelf was 3 times larger in 2008 than 2002. We found more diatoms in 2008 than in 2002, when pigment distributions underline prevailing small phytoplankton like prasinophytes (Chl *b*, Pras). In the SCM, in both years, the phytoplankton communities are dominated by more than 80% by large phytoplankton. However, in 2008 accessory pigments are 75% Fuco, while in 2002 Fuco amounts 49% and chlorophyll *c*1 and *c*2, 21%, but the two latter are commonly found in large phytoplankton.

Over the slope and the deep Canada Abyssal Plain, chlorophyll-*a* concentrations in 2008 indicate oligotrophic conditions in surface waters with values <0.1 mg chl *a* m⁻³ and

around $0.2 \text{ mg chl a m}^{-3}$ at the SCM, as also found in 2002 ($< 0.5 \text{ mg chl a m}^{-3}$, Hill and Cota, 2005). In 2008, pigments from chrysophytes and prymnesiophytes (19HF, 19BF) represent 25% of total pigment at the SCM, while these two groups were minor in 2002. In contrast, Fuco was higher in 2002, suggesting that nanoplankton dominated over diatoms in 2008. The relative proportions of picoplankton pigments, Pras and Chlb, are of the same order of magnitude. In surface deep basin waters, pigments associated to large phytoplankton is higher in 2008, those produced by small species decrease drastically. Indeed, the Chlb and Pras are 3 and 5 times lower in 2008 than in 2002; the 19HF are threefold higher in 2008, and Fuco rises from 16% to 45%.

Overall, pigment data highlight larger phytoplankton communities in shelf waters in 2008 than 2002, and a larger proportion of nanoplankton in the deep basin waters in 2008, at the expense of picoplankton in surface waters, and at the expense of diatoms in the SCM.

3.2.2. Comparison of the phytoplankton distributions over the deep basins at high (1994) and low (2008) ice cover

The abundance and biomass of major phytoplankton groups measured during the CHINARE 2008 cruise are compared to those of the AOS transect (Gosselin *et al.*, 1997) sampled in July-August 1994 in the same area. Both transects are similar over the Chukchi Borderland but differ North of 80°N . Sampling in 1994 was performed West of Mendeleev Abyssal Plain ($\sim 175^{\circ}\text{W}$ longitude), while samples were taken East of the Mendeleev Abyssal Plain during CHINARE cruise.

Higher phytoplankton biomass in 2008 despite a drastic reduction in cell abundances. The most surprising observation is the lower abundance and biomass of picoplankton by a factor of 10 in 2008 ($\sim 450 \text{ cells ml}^{-1}$, Fig. 8a,b) as compared to 1994 ($\sim 4500 \text{ cells ml}^{-1}$, Fig. 8g,h) at all stations and depths. In 1994, picoplankton accounts for 96% of the total abundance and 20% of the total biomass, but only 42% of the abundance and 5% of the total biomass, in 2008 (Fig. 8c,d,i,j). While, the total cell abundances is lower in 2008, the phytoplankton biomasses is higher by 20% in surface waters and by 100% at the SCM, most probably because of increased size of phytoplankton under reduced ice conditions. In particular, in 2008 the abundance of nanoplankton increases by 50% at the surface and by threefold at the SCM. The concentrations of diatoms are similar for the two years, however in

1994, diatoms were dominated by "sub-ice species" *Melosira arctica*, while in 2008 "pelagic species" *Nitzschia* sp., *Fragilariopsis* sp., *Navicula* sp. and *Actinocyclus* sp. predominated. The dinoflagellate *Gymnodinium* sp., quite abundant in 1994 ($\sim 30 \text{ cell ml}^{-1}$) is lower by an order of magnitude in 2008 (Peri < 1%). The increase in total biomass in 2008 was mainly due to increased abundance of nanoplankton identified as chrysophytes and prymnesiophytes by pigments analyses.

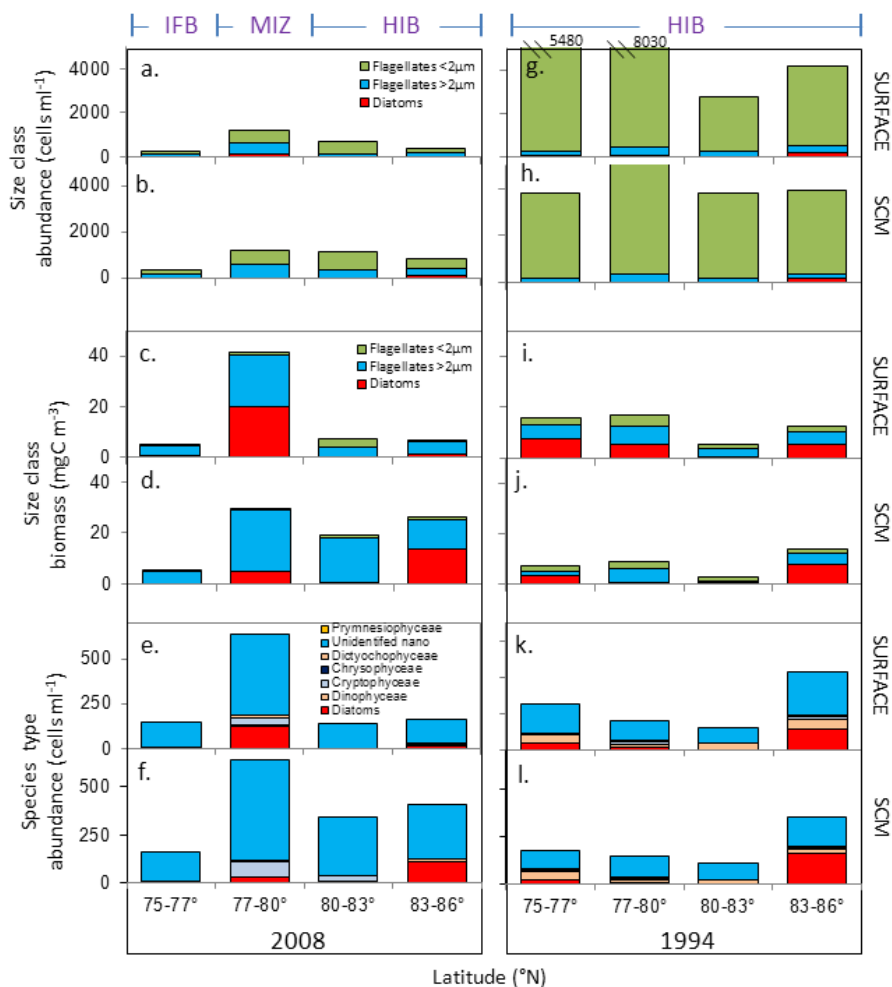


Figure 8: Comparison of the taxonomic distribution of phytoplankton obtained during the CHINARE 2008 (left panels) and AOS 1994 (right panels) cruises. The phytoplankton abundances (a,b,g,h) and biomass (c,d,i,j) of three size classes: flagellates (<2 µm), flagellates (>2 µm) and diatoms in surface waters and in the SCM. (e,f,k,l) show the abundances of planktonic taxa.

However, phytoplankton biomass and composition are not uniform and show differences in the MIZ (77°-80°N), IFB (74°-77°N) and HIB (80-86°N) in 2008 as compared to the same area in 1994 which was entirely ice covered, as discussed below.

Offshore "ice edge hot spots" and the proliferation of large phytoplankton in the MIZ. Biomass in the MIZ of the deep basins waters is higher in 2008 both in the surface (40.3 mgC m⁻³ in 2008 against 12.8 mgC m⁻³ in 1994) and SCM waters (29.1 mgC m⁻³ in 2008 against 9.0 mgC m⁻³ in 1994) as compared to the ice covered 1994. In surface waters, higher biomass is linked to diatoms *Nitzschia sp.*, *Fragilariopsis sp.* and *Actinocyclus sp.* and unidentified nanoplankton which are 10 and 5 times higher, in 2008. The cryptophytes, rare in 1994 (<5 cells ml⁻¹), are also much higher in 2008 (79 cells ml⁻¹).

Impoverishment of the ice-free basins (IFB) where nanoplankton dominate. In 2008, lowest biomass (4.5 mgC m⁻³) is associated with 10 and 20 times lower abundances of diatoms and dinoflagellates, respectively. Both surface and SCM waters contain more than 90% nanoflagellates. In 1994, the biomass is 2-3 times higher and phytoplankton mainly composed of diatoms (45%), large flagellates > 2µm (30%) and picoplankton (25%).

Ice-covered areas (HIB) depleted in surface microplankton and enriched in SCM nanoplankton. In 2008, the biomass in surface waters North of 83°N is reduced compared to 1994: the diatom biomass is low in 2008 (1.2 mgC m⁻³) and higher in 1994 (5.5 mgC m⁻³), while the nanoflagellate biomass is similar. In the SCM, the nanoplankton biomass is 5 times higher in 2008 than in 1994.

3.3. Impact of ice melting on the phytoplankton distribution

The comparison between phytoplankton populations in 2008 and 1994 has shown that strong ice melting in 2008 promoted nanoplankton growth in Pacific sector of the Arctic Ocean, while the picoplankton and microplankton (dinoflagellates) declined. However, the response to melting is contrasted with evidences of "hots spots" of diatoms in the MIZ while this biomass decreases in the IFB. In the HIB, higher abundance and biomass are found at greater depth. Pigment data in 2002 and 2008 in southern Canada Abyssal Plain confirm these findings.

Major physical changes linked with the ice melting. The reduction of the ice cover and subsequent freshening of the upper water column are two key parameters for light and nutrient availability affecting photosynthesis, production rates and phytoplankton composition (Fig. 9a,b). In 1994, all stations north of 75°N were sampled under thick ice cover (> 90%). In

2008, the ice retreat above the deep basins led to three areas, the IFB, the MIZ and the HIB North of 80°N, yet even in the HIB, ice concentration always remained below the 1994 conditions (ice > 90%).

The freshening depletes Arctic surface waters in nutrients and deepens the nutricline and SCM. Surface salinity in 2008 is lower by 2 to 6 units in the IFB and HIB than in icy year 1994 (Fig. 9b). Salinity in the MIZ at 10 m is similar in 1994 and 2008. Freshening of the deep basin reveals regional disparities due to variable influence of the river discharge and ice melting on surface salinity (McCelland *et al.*, 2006). One important consequence of freshening due to ice melting is the nutrient depletion of surface waters as a result of vertical stratification preventing supply of deep-water nutrients to the surface. Another major consequence of freshening is the formation of a thick SFL which causes a deepening of the nutricline and therefore of the SCM (Fig. 9c) (McLaughlin *et al.*, 2010). Our data show that the southern and northern deep basins are more strongly affected by freshening in 2008, with surface nutrient concentrations 5 five times lower ($0.40 \pm 0.25 \mu\text{M}$) than in 1994 ($1.97 \pm 0.63 \mu\text{M}$) (Fig. 9e). The SCM is 3 times deeper in 2008 ($42 \pm 10 \text{ m}$) than in 1994 ($14 \pm 8 \text{ m}$) (Fig. 9d). However, in the MIZ where the freshening is less pronounced the SCM shallows ($31 \pm 10 \text{ m}$) and the mean nitrate concentration in upper 25 m is 3 times higher in 2008 ($1.67 \pm 0.98 \mu\text{M}$) than in 1994 ($0.65 \pm 0.33 \mu\text{M}$). Even though vertical stratification resulting from freshening affects surface nutrient concentrations, consumption by phytoplankton must be considered. Notably, the high nitrate concentrations in the MIZ likely sustain early diatom and nanoplankton bloomings in the process of ice melting (Fig. 9g,h).

The effect of solar irradiance in the surface layer (~ 100 m) in ice-free conditions is another important factor influencing the phytoplankton distribution. Data obtained in summer 2009 in the Canada Basin show that ice-covered areas (>90 %) have a euphotic depth similar to the ice-free part of the basin (ice = 0 %) (Sun Yun *et al.*, 2011). Over the recent summers, the thinning of ice and removing of snow over the ice in deep basins favored light penetration across the ice. Thus, rather than the direct effect of light, freshening by deepening the nutricline would exert control on biomass, abundance and diversity of phytoplankton during summer.

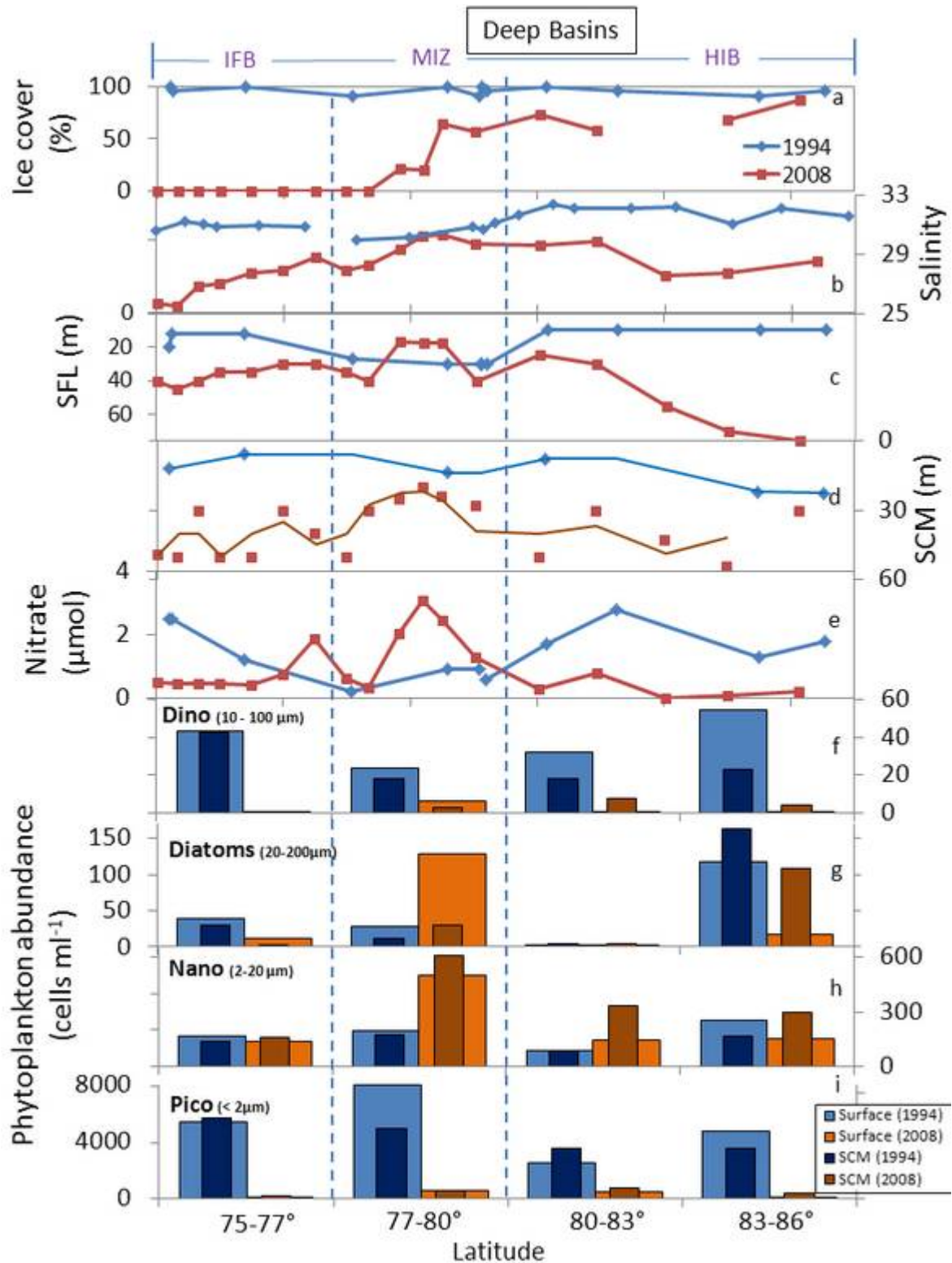


Figure 9: Environmental parameters (five top panels) and mean phytoplankton abundances in surface waters and in the SCM during summer 1994 (blue bars) and 2008 (orange/brown bars) in the deep basins. Ice conditions are indicated on the top of the panels: IFB (ice-free basin), MIZ (marginal ice zone), HIB (heavy-ice basin). Ice cover (a), salinity at 10 m (b), SFL depth (c), SCM depth (d) and averaged nitrate concentrations in the upper 25 meters are presented for 1994 (blue lines) and 2008 (orange line) (e). Lower panels indicate cell abundances of dinoflagellates (f), diatoms (g), nanoplankton (h) and picoplankton (i) averaged for each zones.

The SFL thickness would thus drive the nutricline and thus phytoplankton growth depth: deeper nutricline sustains deeper but less productive phytoplankton communities due to light attenuation. Conversely, photo-inhibition in near surface nutricline waters also affects phytoplankton (*Finkel et al., 2010*). Picoplankton sensitivity to high irradiance and UV exposure may explain the low prasinophytes in surface waters under extended ice retreat in 2008 as compared to 1994 (*Key et al., 2010*). In the HIB during 2008, higher freshening led a SFL at about 40 m, with a decrease of large phytoplankton in surface waters (diatoms and dinoflagellates) and maximum phytoplankton biomass and abundances at greater depth. In contrast, freshening in 1994 was reduced and phytoplankton mainly grew in surface waters (Fig. 8k).

An "offshore ice edge bloom" in the MIZ. Increase abundances of diatoms and nanoplankton in 2008 in the MIZ (77-80°N) led to the formation of "off-shore ice-edge blooms" as also found in marginal Arctic seas (*Alexander and Niebauer, 1981; Luchetta et al., 2000; Hill et al., 2005; Tremblay et al., 2006; Sukhanova et al., 2009*). The recent withdrawal of ice in the MIZ, increase solar irradiance together with a shallow nutricline likely provides optimal conditions for large cell growth. The highest biomass in "offshore ice edge blooms" (M01, N01, Fig. 6b,e) is of the same order of magnitude as the mean biomass value over the shelf and 3 times lower than at the ice-edge of the Chukchi Shelf (R11, R13, Fig. 5e). Species in "offshore ice edge blooms" are also different from those living in ice edge over the shelf. The ice-edge over the shelf is dominated by diatoms like *Chaetoceros* spp. *Fragilaria* sp. and *Fragilariopsis* sp. and unidentified nanoplankton or *Phaeocystis pouchetii* while "offshore ice edge blooms" are composed of pennate diatoms *Nitzschia* sp. and *Fragilariopsis* sp, and nanoplankton like dictyochophytes or crysophytes. It is important to emphasize that in ice edge waters over the Canada Abyssal Plain pigment biomass does not significantly increase, neither in surface nor at SCM waters, unlike in the MIZ of the Chukchi Borderland. We can speculate that nutrient replenishment from upwelled deep waters is favored under thin MIZ rather than thicker Canadian basin SFLs.

The strong stratification due to intense freshening drives the ice-free zone (IFB) to oligotrophy. In the IFB freshening induces nutrient depletion of surface waters and the deepening of the SCM to about 40-50 m. As a result, microplankton and picoplankton

declined in surface waters as compared to 1994 and remain low even in the SCM. The nanoplankton does not show significant changes between 2008 and 1994, seemingly because of better adaptation to ice retreat.

4. Conclusions

During the IPY (2007-2008), a major effort was undertaken to acquire hydrological data in polar regions, among which the Arctic Ocean, where phytoplankton and nutrient data are scarce. Samples from the CHINARE 2008 cruise provide new pigment and taxonomy data in a poorly documented area of the deep central basin of the Arctic, after the extreme ice melting conditions of summer 2007.

The phytoplankton composition in the Pacific Arctic Ocean reveals important changes as a result of recent ice shrinking over the deep basins. In 2008, we find dominant nano-sized chrysophytes in the deep basins and a decline of pico-sized prasinophytes and micro-sized dinoflagellates. The diatoms are found in lower abundances in the ice-free (ice < 20%) and heavy ice (ice > 70%) waters of the deep basins, but elevated values in the marginal ice zone (20% < ice < 70%). High Fuco over the shelf and in the surface waters of the deep basins suggest that besides diatoms, nanoflagellates likely produce this pigment.

The retreat of ice over the deep basins led to regional contrasts in phytoplankton size and abundances. At high latitudes, in partially ice covered deep basins (ice ~ 70%) the phytoplankton biomass is low in surface waters due to diminished abundances of large species, rising in the SCM. A shift from ice diatoms to deeper pelagic community dominated by nano-sized phytoplankton accompanies the ice cover reduction. In the marginal ice zone of basins (77°-80°N), localized "hot spots" with high abundances of large phytoplankton occur as already reported in Arctic shelf ice-edges.

Earlier studies suggested that increase light availability due to ice retreat would result in increased PP and biomass. We propose that freshening, by deepening the nutricline and the SCM would reduce light available for phytoplankton growth. Likewise, stronger stratification would constrain nutrients availability for surface communities. Lower nutrients and light availability would promote nanoflagellates (chrysophytes, prymnesiophytes) growth in

surface waters, while picoplankton, less adapted to higher and longer exposure to UV, declines in surface waters.

Our data evidence differences in the phytoplankton structure (cell size, species and abundances) in deep basin surface waters between heavily ice- covered (summer 1994) and ice-free or partially ice-covered years (summer 2008), yet phytoplankton biomass is similar. While we document impoverishment of ice-free basins, we see enrichment at offshore ice edges. Nevertheless, with the northern extension of the ice-free areas and enhanced freshening subsequent to predicted increase of ice melting and river discharges, impoverishment of the ice-free basins would extend northward. The deep Arctic basins would thus evolve towards decreasing phytoplankton biomass and production. We can thus anticipate that carbon production and export would decrease in the ice-free basins and increase in the marginal ice zone, as a consequence of changes in the phytoplankton abundance and size structure.

Future CHINARE cruises planned every other year in the Arctic should provide additional biogeochemical data to improve our understanding of the response of phytoplankton, from shelf to the deep basins, to on-going sea ice cover changes to ultimately produce a more comprehensive picture of the Arctic ecosystem evolution.

Acknowledgements

This research is a contribution to the Arctic Tipping Points (ATP) project (<http://www.eu-atp.org>) funded by FP7 of the European Union (contract #226248) and the European programme DAMOCLES (Developing Arctic Modeling and Observing Capabilities for Long-term Environmental Studies, 2007–2010). We express our gratitude to the captain and the crew of the Chinese icebreaker Xuelong for the opportunity to take part in the fieldwork in the Arctic Ocean. We thank the Second Institute of Oceanography SOA/PRC (State Oceanic Administration, China, Hangzhou) and the National Natural Science Foundation of China (NSFC, No. 41076135) for the invitation to the French scientists from the LOCEAN laboratory (UPMC – University Pierre et Marie Curie) to participate in the CHINARE cruise and to support the stay of french scientists in China for the pigment analyses, but also for their warm welcome and helpfulness. We are grateful to Mr S. Q. Gao and Y. Lu (SOA, Hangzhou, China) for their help in the nutrient analysis and sample collection, as well as professor J.P. Zhao (Ocean University China, Qingdao, China) and the Chinese and Finnish physical teams (Finnish Meteorological Institute, Helsinki) for the acquisition and transfer of the hydrological data (CTD). Support for Pr. Lee was provided by the Korea Research Foundation (KRF) grant funded by the Korea government (MEST) (No. 2011-0007761).

References

- Aagaard, K., Coachman, L. K., and Carmack, E.: *On the halocline of the Arctic Ocean*, *Deep Sea Res. I*, 28, 529–545, 1981.
- Aagaard, K., and Roach, A. T.: *Arctic Ocean–shelf exchange: measurements in Barrow Canyon*, *J. Geophys. Res.*, 95, 18163–18175, 1990.
- Alexander, V., and Niebauer, H.J.: *Oceanography of the eastern Bering Sea ice-edge zone in spring*, *Limnol. Oceanogr.* 26, 1111–1125, 1981.
- Anderson, L. G., Tanhua, T., Björk, G., Hjalmarsson, S., Jones, E. P., Jutterström, S., Rudels, B., Swift, J.H., and Wahlstrom, I.: *Arctic ocean shelf-basin interaction: An active continental shelf CO₂ pump and its impact on the degree of calcium carbonate solubility*, *Deep-Sea Res. I*, 57, 869–879, 2010.
- Arrigo, K.R., van Dijken, G., and Pabi, S.: *Impact of a shrinking Arctic ice cover on marine primary production*, *Geophys. Res. Lett.*, L19603, doi:10.1029/2008GL035028, 35, 2008.
- Babin, S.M., Carton, J.A., Dickey, T.D., and Wiggert, J.D.: *Satellite evidence of hurricane-induced phytoplankton blooms in an oceanic desert*, *J. Geophys. Res., Oceans*, 109, doi:10.1029/2003JC001938, 2004.
- Bates, N.R., Moran, S.B., Hansell, D.A., and Mathis, J.T.: *An increasing CO₂ sink in the Arctic Ocean dues to sea-ice loss*, *Geophys. Res. Lett.* 23, L23609, doi:10.1029/2006GL027028, 2006.
- Beardall, J., and Raven, J.A.: *The potential effects of global climate change on microalgal photosynthesis, growth and ecology*, *Phycologia*, 43, 26–40, 2004.
- Booth, B. C., and Horner, R.A.: *Microalgae on the Arctic Ocean section, 1994: species abundance and biomass*, *Deep Sea Res. II*, 44(8), 1607–1622, doi:10.1016/S0967-0645(97)00057-X, 1997.
- Cai, W.J., Chen, L., Chen, B., Gao, Z., Lee, S.H., Chen, J., Pierrot, D., Sullivan, K., Wang, Y., Hu, X., Huang, W.J., Zhang, Y., Xu, S., Murata, A., Grebmeier, J.M., Jones, E.P., and Zhang, H.: *Decrease in the CO₂ uptake capacity in an ice-free Arctic Ocean basin*, *Science* 329: 556–559, doi:10.1126/science.1189338, 2010.
- Carmack, E.C., and Chapman, D.C.: *Wind-driven shelf/basin exchange on an Arctic shelf: The joint roles of ice cover extent and shelf-break bathymetry*, *Geophys. Res. Lett.* 30(14): 1778, doi:10.1029/2003GL017526, 2003.
- Carmack, E.C., Macdonald, R.W., and Jasper, S.: *Phytoplankton productivity on the Canadian Shelf of the Beaufort Sea*, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 277: 37–50, 2004.
- Codispoti, L.A., Flagg, C., Kelly, V., and Swift, J.H.: *Hydrographic conditions during the 2002 SBI process experiments*, *Deep-Sea Res. II* 52 (24–26), 3199–3226, 2005.
- Comiso, J.C., Parkinson, C.L., Gersten, R., and Stock, L.: *Accelerated decline in the Arctic sea ice cover*, *Geophys. Res. Lett.* 35, L01703, doi:10.1029/2007GL031972, 2008.
- Emmerton, C.A., Lesack, L.F.W., and Vincent, W.F.: *Mackenzie River nutrient delivery to the Arctic Ocean and effects of the Mackenzie Delta during open water conditions*, *Global Biogeochem. Cycles* 22, GB1024, doi:10.1029/2006GB002856, 2008.
- Finkel, Z.V., Beardall, J., Flynn, K.J., Quiqq, A., Rees, T.A., and Raven, J.A.: *Phytoplankton in a changing world: Cells size and elemental stoichiometry*, *J. Plankton Res.*, 32: 119–137, 2010.
- Gosselin, M., Levasseur, M., Wheeler, P.A., Horner, R.A., and Booth, B.C.: *New measurements of phytoplankton and ice algal production in the Arctic Ocean*, *Deep-Sea Res. II*, 44: 1623–1644, 1997.
- Gradinger, R.: *Vertical fine structure of algal biomass and composition in Arctic pack ice*, *Marine Biology* 133, 745–754, 1999.
- Grebmeier, J.M., Moore, S.E., Overland, J.E., Frey, K.E., and Gradinger, R.: *Biological response to recent Pacific Arctic sea ice retreats*, *Eos*, 91, 161–168, doi:10.1029/2010EO180001, 2010

- Hegseth, E.N., and Sundfjord, A.: *Intrusion and blooming of Atlantic phytoplankton species in the high Arctic*, *J. of Mar. Sys.* 54: 108–119. doi:10.1016/j.jmarsys.2007.11.011, 2008.
- Henriksen, P., Riemann, B., Kaas, H., Sørensen, H.M., and Sørensen, H.L.: *Effects of nutrient-limitation and irradiance on marine phytoplankton pigments*, *J. Plankton Res.* 24, 2002.
- Hill, V., and Cota, G.F.: *Spatial patterns of primary production on the shelf, slope and basin of the Western Arctic in 2002*. *Deep Sea Res. II*, 52, 3344–3354, 2005.
- Hill, V., Cota, G., and Stockwell, D.: *Spring and summer phytoplankton communities in the Chukchi and Eastern Beaufort Seas*, *Deep Sea Res. II*, 52, 3369–3385, doi:10.1016/j.dsr2.2005.10.010, 2005.
- Hodal, H., and Kristiansen, S.: *The importance of small-celled phytoplankton in spring blooms at the marginal ice zone in the northern Barents Sea*, *Deep-Sea Res. II* 55: 2176–2185, 2008.
- Jeffrey, S.W., and Humphrey, G.F.: *New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c1 and c2 in higher plants, algae and natural phytoplankton*, *Biochem. Physiol. Pflanz.*, 167, 191–194, 1975.
- Jeffrey, S.W., Mantoura, R.F.C., and Wright, S.W.: *Phytoplankton Pigments in Oceanography: Guidelines to Modern Methods*. In UNESCO Publishing: Paris, France, 1997.
- Jeffrey, S.W., and Vesk, M.: *Introduction to marine phytoplankton and their pigment signatures*. In: Jeffrey, S. W., Mantoura, R. F. C., Wright, S. W. (Eds.), *Phytoplankton Pigments in Oceanography*, UNESCO, Paris, 37–84, 1997.
- Jones, E.P., Anderson, L.G., Jutterstrom, S., Mintrop L., and Swift J.H.: *Pacific freshwater, river water and sea ice meltwater across Arctic Ocean basins: Results from the 2005 Beringia Expedition*, *J. Geophys. Res.* 113, C08012, doi:10.1029/2007JC004124, 2008.
- Joo, H., Lee, S. H., Jung, S. W., Dahms, H. U., and Lee, J. H.: *Latitudinal variation of phytoplankton communities in the western Arctic Ocean*, *Deep Sea Res. II Corrected Proof*, doi:10.1016/j.dsr2.2011.06.004, 2012.
- Key, T., McCarthy, A., Campbell, D.A., Six, C., Roy, S., and Finkel, Z.V.: *Cell size trade-offs govern light exploitation strategies in marine phytoplankton*, *Env Microbiol* 12: 95–104, 2010
- Kwok, R., and Rothrock, D.A.: *Decline in Arctic sea ice thickness from submarine and ICESat records: 1958–2008*, *Geophys. Res. Lett.* 36, L15501, <http://dx.doi.org/10.1029/2009GL039035>, 2009.
- Laws, E.A., Falkowski, P.G., Smith, W.O.J., Ducklow, H., and McCarthy, J.J.: *Temperature effects on export production in the open ocean*, *Global Biogeochem. Cycles*, 14, 1231–1246, 2000.
- Lee, S.H., and Whitledge, T.E.: *Primary production in the deep Canada Basin during summer 2002*, *Polar Biol.* 28, 190–197, 2005.
- Lee, S.H., Joo, H., Liu, Z., Chen, J.F., He, J.F.: *Phytoplankton productivity in newly opened waters of the western Arctic Ocean*, *Deep-Sea Res. II*, doi:10.1016/j.dsr2.2011.06.005, *In Press, Corrected Proof*, 2011.
- Li, W. K., McLaughlin, F. A., Lovejoy, C., and Carmack, E. C.: *Smallest algae thrive as the Arctic Ocean freshens*, *Science*, 326, 539, doi:10.1126/science.1179798, 2009.
- Lovejoy, C., Massana, R., and Pedròs-Aliò, C.: *Diversity and distribution of marine microbial eukaryotes in the Arctic Ocean and adjacent seas*, *Appl Environ Microbiol* 2:3085–3095, 2006.
- Lovejoy, C., Vincent, W.F., Bonilla, S., Roy, S., Martineau, M.J., Terrado, R., Potvin, M., Massana, R., and Pedròs-Aliò, C.: *Distribution, phylogeny, and growth of cold-adapted picoprasinophytes in arctic seas*, *J Phycol* 43:78–89, 2007.
- Luchetta, A., Lipizer, M., and Socal, G.: *Temporal evolution of primary production in the central Barents Sea*, *J. Mar. Syst.*, 27, 177–193, 2000.
- Mackey, M.D., Mackey, D.J., Higgins, H.W., and Wright, S.W.: *CHEMTAX – a program for estimating class abundances from chemical markers: Application to HPLC measurements of phytoplankton*, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 144, 265–283, 1996.

- McLaughlin, F.A., and Carmack, E.C.: Deepening of the nutricline and chlorophyll maximum in the Canada Basin interior, 2003–2009, *Geophys. Res. Lett.*, 37, L24602, doi:10.1029/2010GL045459, 2010.
- Melnikov, I.A., Kolosova, E.G., Welch, H.A., and Zhitina, L.: Sea ice biological communities and nutrient dynamics in the Canada Basin of the Arctic Ocean, *Deep-Sea Res. I* 49: 1623–1649, 2002.
- Menden-Deuer, S., and Lessard, E. J.: Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton, *Limnology in Oceanography*, 45 (3), p. 569–579, 2000.
- Pabi, S, van Dijken, G.L., and Arrigo, K.R.: Primary production in the Arctic Ocean, 1998–2006, *J. Geophys. Res.* 113, C08005, doi: 10.1029/2007JC004578, 2008.
- Perrette, M., Yool, A., Quartly, G.D., Popova, E.E.: Near-ubiquity of ice-edge blooms in the Arctic. *Biogeosciences* 8: 515–524, <http://dx.doi.org/10.5194/bg-8-515-2011>, 2011.
- Perovich, D.K.: The changing Arctic sea ice cover, *Oceanography* 24(3):162–173, <http://dx.doi.org/10.5670/oceanog.2011.68>, 2011.
- Peterson, B.J., McClelland, J., Curry, R., Holmes, R.M., Walsh, J.E., and Aagaard, K.: Trajectory shifts in the Arctic and Subarctic freshwater cycle, *Science* 313: 1061–1066, 2006.
- Polyakov, I.V., Timokhov, L.A., Alexeev, V.A., Bacon, S., Dmitrenko, I.A., Fortier, L., Frolov, I.E., Gascard, J.-C., Hansen, E., Ivanov, V.V., Laxon, S., Mauritzen, C., Perovich, D., Shimada, K., Simmons, H. L., Sokolov, V. T., Steele, M., and Toole, J.: Arctic Ocean warming contributes to reduced polar ice cap, *J. of Phys. Oceano.* 40, 2743–2756, <http://dx.doi.org/10.1175/2010JPO4339.1>, 2010.
- Poulin, M., Daugbjerg, N., Gradinger, R., Ilyash, L., Ratkova, T., and von Quillfeldt, C.: The pan-Arctic biodiversity of marine pelagic and sea-ice unicellular eukaryotes: A first-attempt assessment, *Marine Biodiversity* 41:13–28, <http://dx.doi.org/10.1007/s12526-010-0058-8>, 2011.
- Proshutinsky, A., Krishfield, R., Timmermans, M.L., Toole, J., Carmack, E., McLaughlin, F., Williams, W.J., Zimmermann, S., Itoh, M., and Shimada, K.: Beaufort Gyre freshwater reservoir: State and variability from observations, *J. Geophys. Res.* 114, C00A10, doi:10.1029/2008JC005104, 2009.
- Rabe, B., Karcher, M., Schauer, U, Toole, J., Krishfield, R., Pisarev, S., Kauker, F., Gerdes, R., and Kikuchi, T.: An assessment of pan-Arctic Ocean freshwater content changes from the 1990s to the IPY period, *Deep-Sea Res. I*, 58: 173–185, 2011.
- Reid, P., Johns, D.G., Edwards, M., Starr, M., Poulin, M., and Snoeijs, P.: A biological consequence of reducing Arctic ice cover: arrival of the Pacific diatom *Neodenticula seminiae* in the North Atlantic for the first time in 800 000 years, *Global Change Biology* 13: 1910–1921, 2007.
- Rodriguez, F., Varela, M., and Zapata, M.: Phytoplankton assemblages in the Gerlache and Bransfield Straits (Antarctic Peninsula) determined by light microscopy and CHEMTAX analysis of HPLC pigment data, *Deep-Sea Res. II*, 42, 723–747, 2002.
- Rysgaard, S., Nielsen, T.G., and Hansen, B.W.: Seasonal variation in nutrients, pelagic primary production and grazing in a high-Arctic coastal marine ecosystem, Young Sound, Northeast Greenland, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 179: 13–25, 1999.
- Sakshaug, E.: Primary and secondary production in Arctic Seas, In: Stein, R. and Macdonald, R. W. (Ed.) (2004), *The Organic Carbon Cycle in the Arctic Ocean*, Springer, Berlin, 57–81, 2004.
- Sakshaug, E. and Skjoldal H.R.: Life at the ice edge, *Ambio*, 8: 60–67, 1989.
- Sergeeva, V. M., Sukhanova, I. N., Flint, M. V., Pautova, L. A., Grebmeier, J. M., and Cooper, L.W.: Phytoplankton Community in the Western Arctic in July–August 2003, *Oceanology*, 50, 184–197, doi: 10.1134/S0001437010020049, 2010.
- Sherr, E.B., Sherr, B.F., and Fessenden, L.: Heterotrophic protists in the central Arctic Ocean, *Deep-Sea Res. II*, 48, 1665–1682, 1997.
- Sigman, D., and Boyle, E.: Glacial/interglacial variations in atmospheric carbon dioxide, *Nature*, 407, 859–869, 2000.

- Slagstad, D., Ellingsen, I.H., and Wassmann, P.: *Evaluating primary and secondary production in an Arctic Ocean void of summer sea ice: An experimental simulation approach*, *Prog. Oceanogr.* 90: 117-131, <http://dx.doi.org/10.1016/j.pocean.2011.02.009>, 2011.
- Sukhanova, I.N., Flint, M.V., Pautova, L.A., Stockwell, D.A., Grebmeier, J.M., and Sergeeva, V.M.: *Phytoplankton of the western arctic in the spring and summer of 2002: structure and seasonal changes*, *Deep-Sea Res. II*, 56, 1223–1236, doi:10.1016/j.dsr2.2008.12.030, 2009.
- Sun, J., and Liu, D.: *Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton*, *J. Plankton Res.* 25, 1331–1346, 2003.
- Sun Yun, M., Chung, K.O., Zimmermann, S., Zhao, J., Joo, H.M. and Lee, S.H.: *Phytoplankton productivity and its response to higher light levels in the Canada Basin*, *Polar Biol*, DOI 10.1007/s00300-011-1070-6, 2011.
- Tremblay, J.E., Klein, B., Legendre, L., Rivkin, R.B., and Therriault, J.C.: *Estimation of f ratios in oceans based on phytoplankton size structure*, *Limnology and Oceanography* 42, 595-601, 1997.
- Tremblay, J.E., Michel, C., Hobson, K.A., Gosselin, M.G., and Price, N.M.: *Bloom dynamics in early-opening waters of the Arctic Ocean*, *Limnol. Oceanogr.* 51: 900-912, 2006.
- Tremblay J.E., Belanger S., Barber D.G., Asplin M., Martin J., Darnis G., Fortier L., Gratton Y., Link H., Archambault P., Sallon A., Michel C., Williams W.J., Philippe B., Gosselin M.: *Climate forcing multiplies biological productivity in the coastal Arctic Ocean*, *Geophys Res Lett*, 38, 2011
- Van Heukelem, L., and Thomas, C.S.: *Computer-assisted high -performance liquid chromatography method development with applications to the isolation and analysis of phytoplankton pigments*, *J. Chromatogr. A*, 910, 31–49, 2001.
- Wassmann, P., Ratkova, T.N., Andreassen I., Vernet, M., Pedersen, G., and Rey, F.: *Spring bloom development in the marginal ice zone and the central Barents Sea*, *Mar. Ecol.* 20: 321-346, 1999.
- Wassmann, P., Duarte, C.M., Agusti, S. and Sejr, M.K.: *Footprints of climate change in the Arctic marine ecosystem*, *Global Change Biology*, 17, 1235–1249. 10.1111/j.1365-2486.2010.02311.x, 2010.
- Weingartner, T.J., Cavalieri, D.J., Aagaard, K., and Sasaki, Y.: *Circulation, dense water formation, and outflow on the northeast Chukchi shelf*, *J. Geophys. Res.*, 103, 7647–7662, 1998.
- Woodgate, R.A., Aagaard, K., and Weingartner, T.J.: *Monthly temperature, salinity, and transport variability of the Bering Strait throughflow*, *Geophys. Res. Lett.*, 32: L04601, doi:10.1029/2004GL021880, 2005.
- Yang, J., Comiso, J., Walsh, D., Krishfield, R., and Honjo, S.: *Storm-driven mixing and potential impact on the Arctic Ocean*, *J. Geophys. Res.* 109, C04008, doi:10.1029/2001JC001248, 2004.
- Zhao, J.P., Weibo, W., and Cooper, L.: *Calculation of photosynthetically available radiation using multispectral data in the Arctic Chinese*, *J. Polar Science*, 21, 113-126, 2010.
- Zhang, I., Spitz, Y.H., Steele M., Ashjian C., Campbell R., Berline, L., and Matrai, P.: *Modeling the impact of declining sea ice on the Arctic marine planktonic ecosystem*, *J. Geophys. Res.*, 115: C10015, <http://dx.doi.org/10.1029/2009JC005387>, 2010.

Chapitre 3. Impact de la fonte de la glace sur la prise de CO₂ et la capacité tampon des eaux

Résumé	122
Chapitre 3: Impact de la fonte de la glace sur la prise de CO₂ et la capacité tampon des eaux	123
Introduction	123
1. Méthodes et Approches	125
1.1. Acquisition des données	125
1.2. Méthodes d'analyses et de calculs du système des carbonates	126
1.3. Calcul de la vitesse d'invasion du CO ₂ atmosphérique dans l'océan	129
2. Résultats	131
2.1. Distribution de la pCO ₂ de surface	131
2.2. Comparaison avec des données historiques de pCO ₂	133
2.3. Couvert de glace et pCO ₂ : 3 cas de figures 1994, 2008 et 2010	134
3. Discussion	137
3.1. Processus contrôlant la pCO ₂ de surface	137
3.1.1. Effet du réchauffement et de l'apport d'eau douce	138
3.1.2. Effet de l'invasion du CO ₂	142
3.1.3. Rétroaction de la pompe biologique	143
3.2. Rôle de l'accumulation d'eau douce sur la chimie des carbonates	144
3.2.1. Origine des apports d'eau douce	145
3.2.2. Variation de la chimie des carbonates entre les années 2005-2008-2010	147
3.3. Acidification	149
4. Conclusions	151
Annexes	158
a. Calculs théoriques de l'effet d'ajout d'eau douce sur le pCO ₂	157
b. Figures annexes	158
c. Tables annexes	161

Résumé

Le retrait de la banquise arctique expose les eaux de surfaces sous-saturées en CO₂ à l'atmosphère. La prise de CO₂ par l'océan Arctique pourrait augmenter avec l'accroissement de la surface d'échange entre les compartiments océaniques et atmosphériques, mais aussi suite aux modifications des producteurs primaires. Nous avons montré que la réponse de la production primaire à la fonte était différente entre le plateau continental et les bassins profonds. Cette réponse est également dépendante des conditions de glace au-dessus des bassins. Lors de la fonte de la glace, l'accumulation d'eau douce peut agir de différentes façons sur la chimie des carbonates et la production du phytoplancton. La désalinisation induite par l'apport d'eaux douces agit sur la solubilité du CO₂ et la stratification des eaux. D'autre part, la dilution causée par le mélange avec l'eau douce modifie les abondances et la dominance du phytoplancton ainsi que le rapport entre les espèces carbonatées du dioxyde de carbone.

Dans ce troisième volet de notre travail, nous abordons l'impact de la variabilité de l'apport d'eau douce, du couvert de glace, de la température et des communautés phytoplanctoniques sur les échanges de CO₂ et la capacité de l'Arctique à puiser et stocker le CO₂ atmosphérique. Les effets de l'accumulation d'eau douce sur le bilan de CO₂ sont discutés à partir des mesures et du calcul des différentes espèces du système des carbonates réalisées lors des campagnes CHINARE 2008 et 2010. L'influence accrue de la salinité par rapport à la température sur la solubilité du CO₂ est mise en évidence dans ce chapitre. L'origine de l'eau douce accumulée pourrait être un paramètre clé pour appréhender son impact sur le CO₂ des eaux. Le bilan à l'échelle du bassin est une augmentation du pCO₂ de surface depuis les années 1990 ce qui à terme pourrait faire de l'océan Arctique une source et non plus un puits de CO₂. La forte pénétration du CO₂ atmosphérique dans les eaux libérées de glace conduit à une acidification, parmi les plus intenses de l'océan global.

Chapitre 3:

Impact de la fonte de la glace sur la prise de CO₂ et la capacité tampon des eaux

Introduction

Les eaux de surface de l'océan Arctique avant la fonte accrue de la glace en 2007 étaient sous-saturées en CO₂. En effet, la pression partielle de CO₂ dans l'eau de surface de l'Arctique (pCO₂) était avant l'année 2000 inférieure à 300 µatm (*Anderson et al., 1998 ; Murata et Takizawa, 2003*). Cette sous-saturation fait de l'Arctique un puits potentiel de CO₂ pour l'atmosphère. Une étude récente suggère que la région Arctique contribue à hauteur de 5-14% à la prise de carbone totale de l'océan global et de ce fait jouerait un rôle primordial dans la régulation du taux de carbone atmosphérique (*Bates et Mathis, 2009*).

La sous-saturation des eaux de surface résulterait de l'effet cumulé des pompes physiques et biologiques. Le refroidissement (~0°C) et la désalinisation (S~32) des eaux de surface augmentent la solubilité du CO₂ et la sous-saturation des eaux (*Katlin et Anderson, 2005 ; Bates, 2006*). Les eaux peu profondes des mers de Chukchi et de Barents sont parmi les plus productives de l'océan global (*Chen et Gao, 2007*). L'intense pompe biologique, de mai à septembre, liée aux floraisons phytoplanctoniques de ces régions de plateaux continentaux accroît la sous-saturation en CO₂ et produit un puits de CO₂ parmi les plus intenses de l'océan global (*Sambrotto et al., 1984 ; Banse et English, 1999 ; Bates, 2006 ; Chen et Gao, 2007*). Dans les bassins arctiques profonds, la situation pourrait être différente mais reste peu connue. Le couvert de glace permanent et les faibles taux de croissance du phytoplancton pourraient réduire la prise de CO₂ de l'atmosphère. Parallèlement, bien que des échanges de gaz existent entre la glace et l'atmosphère (*Semiletov et al., 2004*), la couverture de glace limite fortement le rééquilibrage du CO₂ avec l'atmosphère et maintient la sous-saturation des eaux qui s'écoulent des plateaux dans les bassins profonds (*Wheeler et al., 1996*). La dilution des eaux de surface par les fleuves et les eaux de fonte de la glace de mer participerait aussi à la diminution du pCO₂ en réduisant la concentration en carbone inorganique dissous (*Bates, 2006*). La capacité de l'océan Arctique à absorber et séquestrer le CO₂ atmosphérique peut

être modifiée par le retrait toujours croissant de la banquise induit par le changement climatique actuel.

Le secteur Pacifique de l'Arctique (Ouest Arctique) est fortement touché par l'accélération de la fonte de la glace de mer observée depuis 2007 et par l'accumulation d'eau douce en surface apportée par les fleuves (*MacDonald et al., 1999 ; Peterson et al., 2002 ; McPhee et al., 2009*). La réduction de la glace de mer pourrait accroître la prise de CO₂ par l'océan en augmentant la surface d'échange avec l'atmosphère (*Anderson et Katlin, 2001 ; Bates et al., 2006*) et la production primaire (*Arrigo et al. 2008 ; Pabi et al., 2008*). Par ailleurs, dans le contexte du changement climatique un apport plus important d'eaux pacifiques riches en nutriments pourrait stimuler la productivité primaire dans l'ouest Arctique (*Chen et Gao, 2007*). Au contraire, le réchauffement des eaux et l'invasion du CO₂ atmosphérique dans les bassins profonds conduirait à une réduction de la capacité de l'Arctique à prendre du carbone (*Anderson et Katlin, 2001, Cai et al., 2010*).

Pour être en mesure de résoudre cette contradiction entre une augmentation ou une diminution de la prise de carbone par l'ouest Arctique en conséquence de la fonte de la glace, il est indispensable d'obtenir des observations récentes durant des années de fonte importante de la banquise. L'impact de l'accumulation exceptionnelle d'eau douce en surface dans l'ouest Arctique devrait également modifier la chimie des carbonates et la capacité de cet océan à pomper et stocker du CO₂. Malgré l'importance de ces modifications sur le bilan d'eau douce, la dilution et la salinité des eaux, cet effet n'a pas encore été exploré sur les composantes inorganiques du cycle du carbone.

Pour évaluer l'impact de la fonte de la glace sur la pCO₂ de surface et le carbone total dans toute la colonne d'eau, ont été obtenues des données du système complet des carbonates au-dessus du plateau de Chukchi et du bassin Canadien en 2008 et 2010 (*Stroeve et al., 2011*). Ces années qui correspondent à des fontes exceptionnelles de la banquise sont comparées avec des données historiques obtenues entre 1991 et 2005 dans la même région de l'Arctique alors moins affectée par la fonte de glace. Cette comparaison permettra d'évaluer le poids des changements de la pompe physique et biologique induits par la fonte de la glace sur le CO₂.

1. Méthodes et Approches

1.1. Acquisition des données

La variabilité régionale du système complet des carbonates a été documentée durant deux campagnes océanographiques CHINARE 2008 et 2010 opérées dans l'Arctique de l'ouest de 65°N jusqu'aux latitudes 86°N et 88°N, respectivement (Fig. 1).

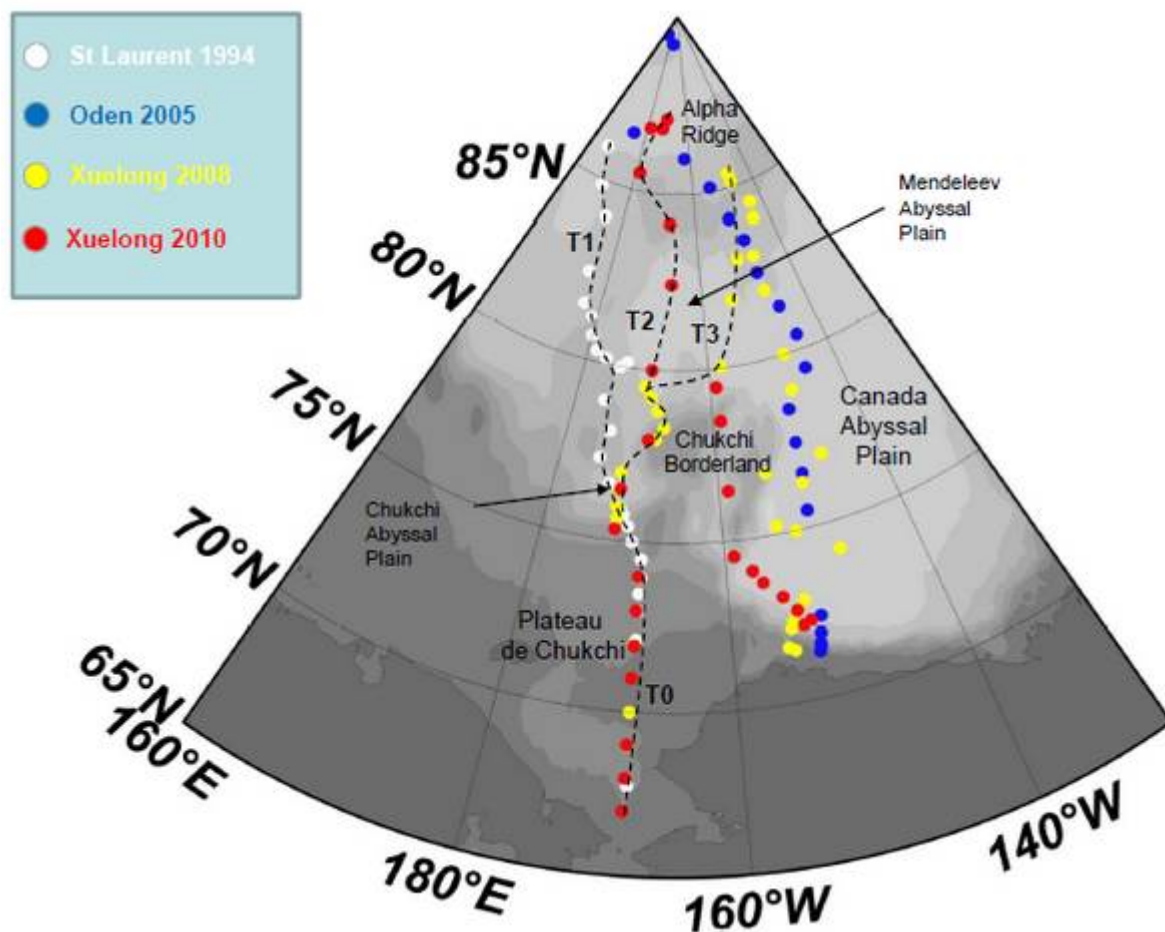


Figure 1 : Zone d'étude et position des stations où les données CO₂ ont été obtenues (CHINARE 2008 et 2010, en jaune et rouge). Les données historiques de carbonates de 1994 (blanc) et 2005 (bleu) sont également reportées. Les stations des radiales T0, T1, T2 et T3 réalisées pendant les campagnes 1994 (T1), 2008 (T3) et 2010 (T2) sont comparées dans la figure 4. La radiale T0 est commune à ces trois campagnes.

Ces campagnes ont été conduites à bord du brise-glace chinois "Xuelong". Des échantillons d'eaux ont été collectés dans des flacons en verre borosilicaté de 500 ml pour l'analyse de l'alcalinité totale (A_T , Eq.1) et du carbone inorganique dissous ou carbone total (C_T , Eq.2) au laboratoire LOCEAN (Paris). 3 à 10 profondeurs à 48 stations ont été échantillonnées en 2008 et 3 à 5 profondeurs à 42 stations en 2010. Le système complet des carbonates a été obtenu

par méthodes analytiques à partir d'A_T et C_T. Parallèlement, les données hydrologiques (température et salinité, CTD système Sea-Bird SBE 9), et de chlorophylle ont été obtenues selon les méthodes décrites dans le Chapitre 1. Les conditions de glace ont été acquises à partir de co-localisations entre les stations du bateau et les données satellitaires journalières de concentrations en glace du « special sensor microwave imager » (SSM/I, produit de niveau 2 avec une résolution spatiale de 12.5-km).

1.2. Méthodes d'analyses et de calculs du système des carbonates

Les mesures A_T et C_T sont effectuées suivant une méthode de dosage potentiométrique mise au point au Laboratoire d'Océanologie et du Climat : Expérimentations et Analyses (LOCEAN). Cette méthode est basée sur celle publiée par *Edmond (1970)* et utilise le programme du DOE (1994) pour le calcul des points équivalents. Sa reproductibilité exprimée par l'écart type est de l'ordre de 3 μmol kg⁻¹ (0.15 %) pour ces 2 paramètres. Cette précision de mesure du système de carbonates est en accord avec les normes imposées par les bases internationales de CO₂ (CDIAC-*Carbon Dioxide Information Analysis Center* et SOCAT-*Surface Ocean CO₂ Atlas*). L'acidité de l'eau (pH, Eq.3), la pression partielle de CO₂ (pCO₂), les concentrations en acide carbonique (H₂CO₃), ions hydrogénocarbonates (HCO₃⁻), ions carbonates (CO₃²⁻) et le dioxyde de carbone (CO_{2(aq)}), sont calculées à partir des équations du système des carbonates définies dans *Zeebe et Wolf-Gladrow (2001)* et *Sarmiento et Gruber (2006)* en utilisant les valeurs de A_T et C_T, salinité (S) et température (T) mesurées *in situ*.

$$A_T \approx [\text{HCO}_3^-] + 2 [\text{CO}_3^{2-}] + [\text{B(OH)}_4^-] + [\text{OH}^-] - [\text{H}^+] + \text{bases mineures} \quad (1)$$

$$C_T = [\text{H}_2\text{CO}_3^*] + [\text{HCO}_3^-] + [\text{CO}_3^{2-}] \quad (2)$$

$$\text{pH} = -\log([\text{H}^+]_F + [\text{HSO}_4^-] + [\text{HF}]) \quad (3)$$

NB: $[\text{H}_2\text{CO}_3^*] = [\text{H}_2\text{CO}_3] + [\text{CO}_{2(aq)}]$, (*Stumm et Morgan, 1981*) et $[\text{H}^+]_F$ est la concentration en ions hydrogène libres (“free”) incluant les formes hydratées.

Pour résoudre les équations du système des carbonates nous avons utilisé, les constantes de dissociation de l'acide carbonique K₁ et K₂ définies par *Mehrbach et al. (1973)* et modifiées par *Dickson et Millero (1987)* (équations des constantes présentées en annexe a, figure 1). Il a été montré que les constantes de dissociation K₁ et K₂ de Mehrbach donnent les meilleurs

résultats lorsque l'on souhaite déterminer le pCO₂ à partir des mesures de A_T et C_T (Wanninkhof et al., 1999; Lueker et al. 2000). La constante de solubilité du CO₂, K₀ définie par Weiss (1974) est utilisée ainsi que les constantes de dissociation des autres espèces K_w (Millero, 1995) et K_b (Figure 1 en annexe a, Dickson, 1990). Pour chaque point de mesure, les constantes sont calculées avec la salinité et la température mesurées *in situ* S_(x,y,z) et T_(x,y,z) où x, y et z sont respectivement la latitude, longitude et profondeur. L'échelle « seawater scale » (mol/kg-SW) a été utilisée pour le calcul du pH.

La sous-saturation des eaux arctiques conduit à une pénétration du CO₂ atmosphérique dans l'océan. Lorsque le CO₂ (gaz) pénètre et se dissout dans l'océan, il est d'abord hydraté sous forme de CO₂ aqueux (CO₂ (aq)), lequel réagit avec l'eau pour former de l'acide carbonique (H₂CO₃). Les espèces chimiques CO₂ (aq) et H₂CO₃ étant très difficilement distinguable analytiquement, nous utiliserons le terme H₂CO₃^{*} qui exprime la somme des concentrations hypothétiques de ces deux espèces ([H₂CO₃^{*}] = [H₂CO₃] + [CO₂ (aq)], Stumm et Morgan, 1981). H₂CO₃^{*} se dissocie ensuite en deux étapes pour former les ions hydrogénocarbonates (HCO₃⁻) et carbonates (CO₃²⁻). Ces trois réactions sont résumées par les équations 4, 5 et 6 (Sarmiento et Gruber, 2006)



La dissolution de CO₂ (gaz) dans l'eau de mer ne change que faiblement la concentration en CO₂ (aq) parce que le système est « tamponné » par les ions CO₃²⁻. C'est l'effet tampon de l'océan quantifié par le facteur de Revelle (Eq. 7, Revelle et Suess, 1957). Le facteur de Revelle estime le changement de la concentration de C_T relatif au changement de la concentration de CO₂ causée par le flux entrant de CO₂ dans l'océan. Ainsi nous pourrions estimer l'augmentation de C_T résultant de l'invasion de CO₂ dans l'eau entre l'hiver, où les eaux sont couvertes de glace, et l'été où elles sont libérées ou partiellement couvertes de glaces.

$$\text{RF} = (d[\text{CO}_2]/[\text{CO}_2] / dC_T/C_T)_{AT} \quad (7)$$

Dans le calcul du RF réalisé pour les données CHINARE 2008 et 2010, l' A_T utilisée est considérée comme constante dans le temps (entre l'hiver et l'été) mais variable dans l'espace : $A_T = f(x,y,z)$ avec x , y et z représentant la latitude, longitude et profondeur, respectivement. Les concentrations en CO₂ et C_T sont celles mesurées lors des deux campagnes en mer et sont exprimées en $\mu\text{mol kg}^{-1}$.

Le facteur de Revelle peut aussi bien être utilisé dans les hautes latitudes avec une présence partielle de glace que dans les basses latitudes et montre de fortes disparités entre ces deux régions (Sabine et al., 2004 ; Gruber et al., 2011). La valeur du facteur de Revelle est un paramètre clé qui renseigne sur la capacité des eaux à neutraliser le CO₂ qui pénètre dans l'océan ainsi que la vitesse d'acidification des eaux. Dans ce sens, Gruber dans une publication récente indique: *“Waters with low Revelle factor are characterized by high concentrations of CO₃²⁻, which allows them to absorb more CO₂ from the atmosphere as this additional CO₂ is more effectively neutralized by reacting with CO₃²⁻ to form HCO₃⁻. This result in large changes in CO₃²⁻ and the saturation state, while moderating the pH changes. The opposite is the case in the high latitudes. They experience much smaller changes in the saturation state, but larger changes in pH. This can again be explained mostly by differences in the Revelle factor, i.e. the fact that the high latitudes tend to have low concentrations of CO₃²⁻”* (Gruber, 2011). Un facteur de Revelle élevé, comme dans les zones polaires, exprime une faible capacité des eaux à neutraliser le CO₂ anthropique qui pénètre dans l'océan. Dans un tel cas de figure, l'invasion de CO₂ conduit rapidement à la saturation des eaux en CO₂ et à l'équilibrage avec l'atmosphère (Sabine et al., 2004 ; Cai et al., 2010).

La diminution du CO₃²⁻ causée par la neutralisation du CO₂ entrant dans les eaux de surface va affecter la solubilité de l'aragonite et de la calcite. Ces deux espèces carbonatées sont utilisées par certains organismes marins tels que les ptéropodes, foraminifères et coccolithophores pour former leur coquille (Kobayashi, 1974 ; Kleypas et al., 2006). L'impact de l'acidification des eaux sur ces organismes est quantifié par les degrés de saturation de l'aragonite (Ω_{Ar}) et de la calcite (Ω_{Ca}) définis par les équations 8 et 9 (Sarmiento et Gruber, 2006):

$$\Omega_{Ca} = [\text{CO}_3^{2-}] \times [\text{Ca}^{2+}] / K_{Ca} \quad (8)$$

$$\Omega_{Ar} = [\text{CO}_3^{2-}] \times [\text{Ca}^{2+}] / K_{Ar} \quad (9)$$

Des valeurs de $\Omega < 1$ illustrent une sous-saturation impliquant la dissolution de l'espèce carbonatée et les valeurs $\Omega > 1$ une sursaturation. Les produits de solubilité K_{Ca} et K_{Ar} sont extraits de *Mucci (1983)* et calculés avec les salinités et températures mesurées *in situ* $S_{(x,y,z)}$ et $T_{(x,y,z)}$ où x , y et z sont respectivement la latitude, longitude et profondeur.

L'ensemble des composantes du système des carbonates décrit ci-dessus est calculé par le programme *CO₂sys (Lewis and Wallace, 1998)*. L'incertitude du calcul de $p\text{CO}_2$ de l'eau de surface est estimée à 10 μatm (SNAPO-CO₂ -Service National d'Analyse des paramètres Océaniques du CO₂- LOCEAN). Les données historiques (1991 à 2005) des paramètres des carbonates ont été fournies par la base de données internationale CDIAIC (<http://cdiac.ornl.gov/>) et Nick Bates (données de 2004 et 2004, communication personnelle).

1.3. Calcul de la vitesse d'invasion du CO₂ atmosphérique dans l'océan

Pour déterminer la modification de la $p\text{CO}_2$ liée à l'invasion du CO₂ atmosphérique a été calculé le temps nécessaire pour équilibrer le CO₂ dissous dans la couche de mélange avec le CO₂ de l'atmosphère. L'équation 10 décrite dans *Zeebe et Wolf-Gladrow (2001)* exprime le temps nécessaire pour réduire un déséquilibre de CO₂ ($([\text{CO}_2]_{\text{atm}} - [\text{CO}_2]_{\text{oce}})_{t=0}$) ayant lieu entre l'océan et l'atmosphère de 37% de sa valeur initiale :

$$\tau_{\text{CO}_2} = d_{\text{CMP}}/k_{\text{ge}} * C_T/[\text{CO}_2]_{\text{oce}} * 1/\text{RF} \quad (10)$$

Pour différencier facilement le CO₂ de l'atmosphère de celui dissous dans la couche de surface de l'océan, dans ce calcul le CO₂ dissous ou $[\text{H}_2\text{CO}_3^*]$ est appelé CO₂ _{oce} alors que l'on nommera CO₂ _{atm} le CO₂ (gaz).

$k_{\text{ge}} = 4.2 \text{ d}^{-1}$ est le coefficient d'échange de gaz dérivé des mesures de radiocarbone (*Siegenthaler, 1986*). d_{CMP} est la profondeur de la couche de mélange polaire, RF le facteur de Revelle.

Ce calcul étant dépendant des conditions initiales considérées (C_T , $[\text{CO}_2]_{\text{oce}}$ et RF), il permet de déduire comment « la vitesse de remise à l'équilibre » varie entre le début du printemps (avant la fonte) et la fin de l'été (après la fonte) mais aussi entre le plateau et le bassin profond (Table 1). Les conditions au début du printemps sont supposées être similaires aux conditions

observées en été 1994 où les bassins et une grande partie des plateaux étaient couverts de glace.

Table 1 : Conditions initiales des quatre configurations utilisées pour les calculs du temps pour réduire le déséquilibre de CO₂ de 37% dans la couche de mélange polaire (CMP) de l'Arctique de l'ouest.

	S	d _{CMP} (m)	[A _T] (μmol kg ⁻¹)	[C _T] (μmol kg ⁻¹)	pCO ₂ (μatm)	[CO ₂] (μmol kg ⁻¹)	RF	Temps pour réduire le déséquilibre de CO ₂ de 37%
Plateau 1994 (début printemps)	31.2	20	2188	2012	216	14.5	13.2	54 jours
Plateau 2008- 2010 (fin d'été)	30.6	10	2124	1923	186	11.6	12	34 jours
Bassin 1994 (début printemps)	31.4	20	2189	2055	273	18.7	14.8	35 jours
Bassin 2008-2010 (fin d'été)	27	15	1962	1854	270	17.7	15.7	24 jours

Temps pour réduire le déséquilibre de CO₂ de 37% dans les plateaux au début du printemps :

$$\tau_{\text{CO}_2} = 4.76 * 150 * 0.076 = 54 \text{ jours} \quad (11)$$

Temps pour réduire le déséquilibre de CO₂ de 37% dans les plateaux en fin d'été:

$$\tau_{\text{CO}_2} = 2.38 * 166 * 0.083 = 34 \text{ jours} \quad (12)$$

Temps pour réduire le déséquilibre de CO₂ de 37% dans les bassins au début du printemps:

$$\tau_{\text{CO}_2} = 4.76 * 110 * 0.067 = 35 \text{ jours} \quad (13)$$

Temps pour réduire le déséquilibre de CO₂ de 37% dans les bassins en fin d'été:

$$\tau_{\text{CO}_2} = 3.57 * 105 * 0.064 = 24 \text{ jours} \quad (14)$$

2. Résultats

2.1. Distribution de la pCO₂ de surface

Les caractéristiques des eaux de surface du secteur Pacifique de l'Arctique observées en été 2008 et 2010 sont montrées dans la figure 2.

L'extension de la banquise est plus étendue en 2010 qu'en 2008 (lignes pointillées et pleines sur les cartes de la figure 2). Le front de glace, défini ici comme la latitude au nord de laquelle la concentration en glace est supérieure à 50%, est observé à 76°N en 2010 et entre 78° et 81°N en 2008. Les très fortes concentrations en glace (>80%) ne sont observées qu'au nord de 84°N en 2008 et de 86°N en 2010. En 2008 et 2010, la température des eaux de surface est proche du point de congélation (-1.6°C) au nord du front de glace tandis qu'au sud du front elle dépasse 0°C (figure 2a et 2b). Les eaux les plus chaudes sont observées au-dessus du plateau peu profond de Chukchi et dans le sud du bassin Canadien en 2008 ($T > 4^{\circ}\text{C}$). Une importante désalinisation ($S < 28$) des eaux de surface est observée au sud des bassins profonds entre 73°N et 78°N (Figure 2c et 2d). La salinité reste faible dans le nord des bassins en 2008 ($28 < S < 30$) alors qu'elle est plus élevée de 2-3 unités dans la même zone en 2010. Les plus fortes salinités de surface ($S \sim 32$) sont observées au-dessus du plateau de Chukchi en 2008 et 2010.

En été 2008 et 2010, les eaux de surface de l'ouest Arctique présentent une sous-saturation en CO₂ ($p\text{CO}_2 = 150\text{-}350 \mu\text{atm}$, Fig. 2e et 2f) par rapport à l'atmosphère ($p\text{CO}_{2 \text{ atm}} = 375 \mu\text{atm}$). Les plus faibles valeurs de pCO₂ sont observées sur le plateau de Chukchi ($180 \pm 50 \mu\text{atm}$). La pCO₂ est plus élevée à la surface des bassins profonds ($100 \mu\text{atm}$ en moyenne). La pCO₂ moyenne des bassins est 10% supérieure en 2010 ($298 \pm 30 \mu\text{atm}$) qu'en 2008 ($271 \pm 35 \mu\text{atm}$). Les pCO₂ les plus élevées ($> 300 \mu\text{atm}$) sont observées dans la partie sud du bassin Canadien (73°-78°N) en 2008 ($288 \pm 40 \mu\text{atm}$) et 2010 ($316 \pm 12 \mu\text{atm}$). La région entre 77° et 83°N présente les plus faibles pCO₂ des bassins en 2008 ($244 \pm 20 \mu\text{atm}$) et 2010 ($277 \pm 28 \mu\text{atm}$).

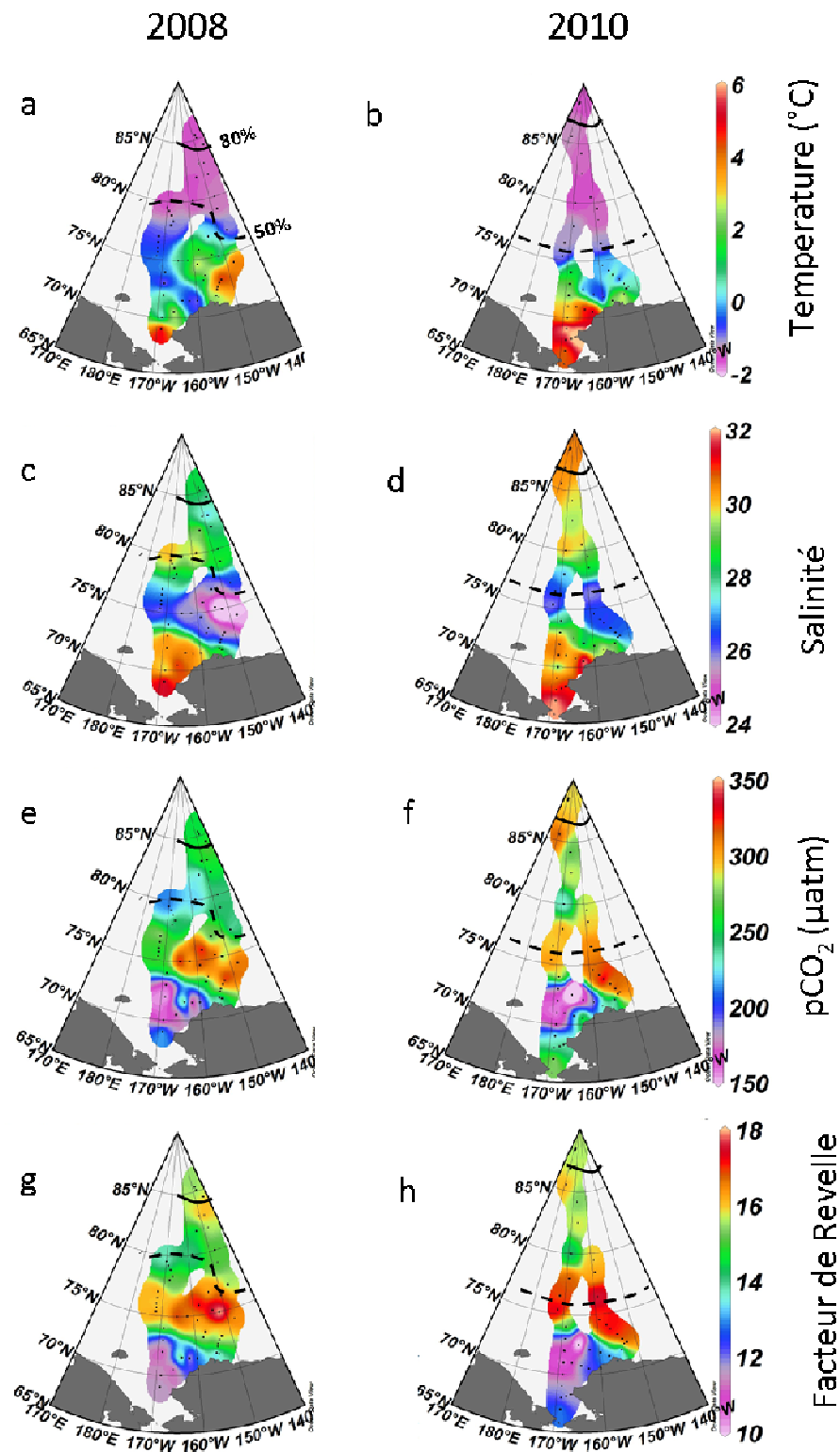


Figure 2 : Distribution de surface pour 2008 et 2010 de la température (a,b), salinité (c,d), pression partielle de CO₂ (e,f) et du facteur de Revelle (g,h) obtenues pendant les campagnes océanographiques CHINARE 2008 (à gauche) et 2010 (à droite). Les lignes noires pointillées et pleines représentent les limites en glace de 50% et 80%, respectivement.

La partie des bassins la plus couverte de glace (83°-88°N) présente des valeurs de pCO₂ intermédiaires (266 ± 12 µatm en 2008 et 291 ± 6 µatm en 2010) entre les forts pCO₂ des zones libres de glace au sud des bassins et les pCO₂ faibles observées entre 77° et 83°N. Les pCO₂ des eaux de surface sont relativement faibles (200-225 µatm) au nord du Chukchi Borderland (80°N), pendant les deux années.

La distribution du facteur de Revelle est semblable à celle du pCO₂. Les plateaux avec un pCO₂ faible présentent les plus petits facteurs de Revelle (11-14) caractéristiques des zones subpolaires (*Sabine et al., 2004*) et supérieures aux océans de basses latitudes (RF = 8-10 ; 40°S-40°N). Dans le sud des bassins profonds, caractérisé par de fortes pCO₂, le facteur de Revelle est encore plus fort (16-18, Fig. 2g et 2h) ce qui révèle une faible capacité des eaux à absorber du CO₂ atmosphérique.

2.2. Comparaison avec des données antérieures de pCO₂

Au regard des valeurs de pCO₂ de l'ouest Arctique depuis 1991, on remarque que les plus fortes valeurs de pCO₂ de surface au sud de 80°N sont celles de 2008 et 2010 (Fig. 3). Au nord de 80°N, les pCO₂ observées en 2008 et 2010 sont dans la gamme des mesures antérieures. Dans les eaux de surface du plateau, le moment du déclenchement des efflorescences de phytoplancton conditionne fortement la valeur de la pCO₂. En effet, en fonction de la période d'échantillonnage, avant, pendant ou après le bloom printanier de phytoplancton, la pCO₂ peut varier jusqu'à 100 µatm d'une année à l'autre. L'augmentation de la pCO₂ de surface la plus forte est observée dans le sud du Canada Abyssal Plain et au large de Barrow Canyon où les valeurs de la pCO₂ en 2008 et 2010 montrent un écart de 100µatm par rapport aux observations avant 2002. Cette évolution représente une augmentation de la pCO₂ de 7.9 µatm an⁻¹ depuis 1997 dans le sud du Canada Abyssal Plain, et de 24 µatm an⁻¹ depuis 2002 au niveau de Barrow Canyon, soit 10 fois plus rapide que l'augmentation de la pCO₂ dans l'atmosphère estimée à 1.62 ppm an⁻¹ entre 1975 et 2007 à Barrow Canyon (CDIAC). Quels sont les processus responsables de cette augmentation rapide de la pCO₂ dans les eaux de surface?

Les changements de la pCO₂ mis en évidence dans ces deux zones sont étroitement liés à des changements physiques majeurs, à savoir, le retrait de la glace de mer (*Stroeve et al., 2011*)

un réchauffement des eaux (Jackson et al., 2010) et une forte désalinisation (McPhee et al., 2009 ; Rabe et al., 2011).

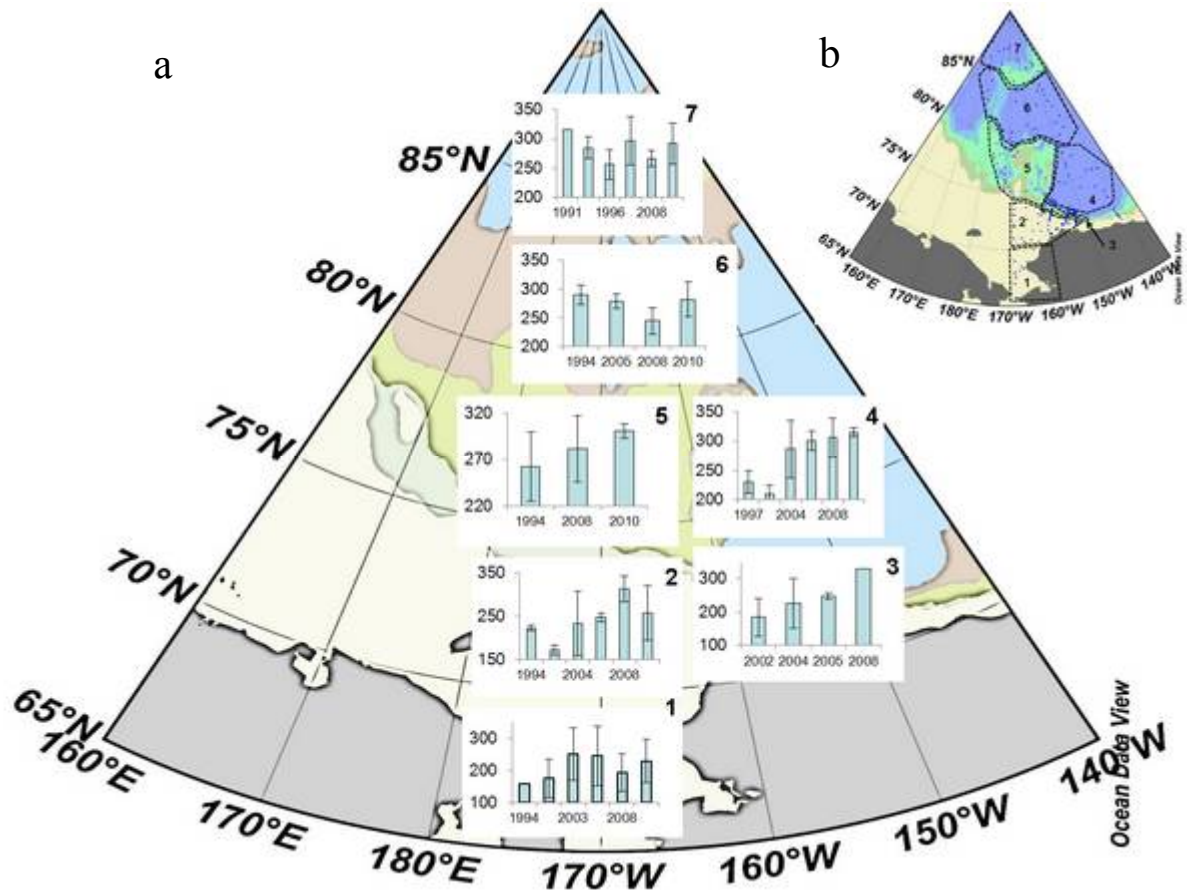


Figure 3: (a) Compilation des données disponibles de pCO₂ obtenues pendant l'été boréal (en µatm) entre 1991 et 2010 et moyennées par campagne dans 7 zones de l'Arctique de l'ouest définies à partir de la bathymétrie (b). Les données utilisées proviennent des campagnes : Oden (26/07 - 03/09, 1991), StLaurent (24/09-15/10, 1997), Polarstern (12/07 - 06/09, 1996), Healy (18/07 - 21/08, 2002), Healy (18/07 - 26/08, 2004), Palmer (05/07 - 20/08, 2003), Oden (19/08 - 25/09, 2005). Les données des étés 2008 et 2010 ont été obtenues dans cette étude grâce aux campagnes océanographiques CHINARE (stations figure 1). Tous les calculs de pCO₂ ont été effectués à partir des valeurs d'A_T et C_T suivant la méthode décrite dans la partie 1.2 de ce chapitre. Les valeurs d'A_T et C_T des missions antérieures à 2008 proviennent de la base de données CDIAC (<http://cdiac.ornl.gov/>). Les méthodes de mesures de A_T et C_T des missions Oden 1991, St Laurent 1994, 1997 et Polarstern 1996 sont décrites dans Jutterstörn and Anderson (2005) pour les missions du Healy 2002 et 2004 se référer à Bates et al., (1996), pour Oden 2005 voir Anderson et al., (2010). Les mesures de pCO₂ de la mission Palmer, 2003 ont été mesurées par un système embarqué de mesures en continu : «LDEO Underway System for Surface Water pCO₂ Measurements » (voir Bates et al., 1998).

2.3. Couvert de glace et pCO₂ : 3 cas de figures 1994, 2008 et 2010

Pour évaluer l'effet du recul de la glace de mer et de l'accumulation d'eau douce en surface sur le pCO₂, nos données sont comparées à celles d'une année moins affectée par le retrait de la glace: 1994. La comparaison des distributions des trois radiales T1 (1994), T2 (2010) et T3 (2008) et de la radiale commune aux trois années (T0) est présentée dans la figure 4. Les

radiales T0, T1, T2 et T3 sont représentées dans la figure 1. Les valeurs moyenne par zones des paramètres de surface discutés dans le texte sont présentés dans les tables 1, 2 et 3 de l'annexe b de ce chapitre pour les trois années 1994, 2008 et 2010.

En 1994, le plateau (<74°N) était partiellement couvert de glace (50-90%) et les bassins profonds (>74°N) recouverts par la banquise (glace >90%, Fig. 4a). En 2008 et 2010, la couverture de glace était partielle ou inexistante (0-70%) au sud de 82°N. Les valeurs de pCO₂ présentent une distribution spatiale comparable en 2008 et 2010 bien que supérieures en moyenne de $31 \pm 18 \mu\text{atm}$ en 2010 dans les bassins profonds (74°N, Fig. 4b). En 1994, la distribution spatiale de la pCO₂ est très différente suggérant des processus de contrôle différents. En 1994, 2008 et 2010, les valeurs faibles de la pCO₂ sur le plateau de Chukchi (~200 μatm) suggèrent que la prise de CO₂ par la pompe biologique, principal processus de contrôle de la pCO₂ sur les plateaux, est d'efficacité similaire pendant les 3 années. Cette importance de la pompe biologique sur le plateau de Chukchi est en accord avec les conclusions de *Chen et Gao, 2007*. Dans la région des bassins profonds, libérée de glace de mer en 2008 et partiellement couverte de glace en 2010 (74°-78°N), les pCO₂ sont de 25% en 2008 et de 36% en 2010 au-dessus des valeurs de 1994, et le pH de 0.1 à 0.2 unités inférieur à celui de 1994 (Fig. 4g). Ces pCO₂ élevées en 2008 et 2010 sont associées à une importante désalinisation des eaux de surface (S~27, Fig. 4d) ainsi qu'à un rapport C_T/A_T (0.96, fig. 4e) et à un facteur de Revelle élevé (16-17, Fig. 4f). Entre 78° et 82°N, la pCO₂ est plus faibles en 2008 ($244 \pm 20 \mu\text{atm}$) ou la couverture de glace faible (0 à 50%) et assimilée à la zone marginale de glace par rapport à 2010 ($277 \pm 28 \mu\text{atm}$) et 1994 ($291 \pm 18 \mu\text{atm}$) où les concentrations de glace sont respectivement 70% et 90%. Au nord de 83°N, le couvert de glace de mer était important pendant les trois années (>80%). Les valeurs de pCO₂ sont similaires en 1994 ($287 \pm 13 \mu\text{atm}$) et 2010 ($291 \pm 6 \mu\text{atm}$) mais plus faibles en 2008 ($266 \pm 12 \mu\text{atm}$). La salinité réduite en 2008 de 2 et 4 unités par rapport à 2010 et 1994 respectivement, aurait permis une plus grande solubilisation de CO₂.

Les paramètres des carbonates présentés ici ont également été calculés en utilisant les constante de dissociation K₁ et K₂ de *Goyet et Poisson (1989)*, les plus adaptées aux eaux froides. L'analyse de la sensibilité liée au choix des constantes *Mehrbach et al., 1973* modifiées par *Dickson et Millero, 1987* par rapport aux constantes *Goyet et Poisson (1989)*

montre que l'écart généré est inférieur à 1% pour la valeur de la pCO₂, inférieur à 0.2% pour le facteur de Revelle et inférieur à 0.02% pour le pH (calculs non montrés).

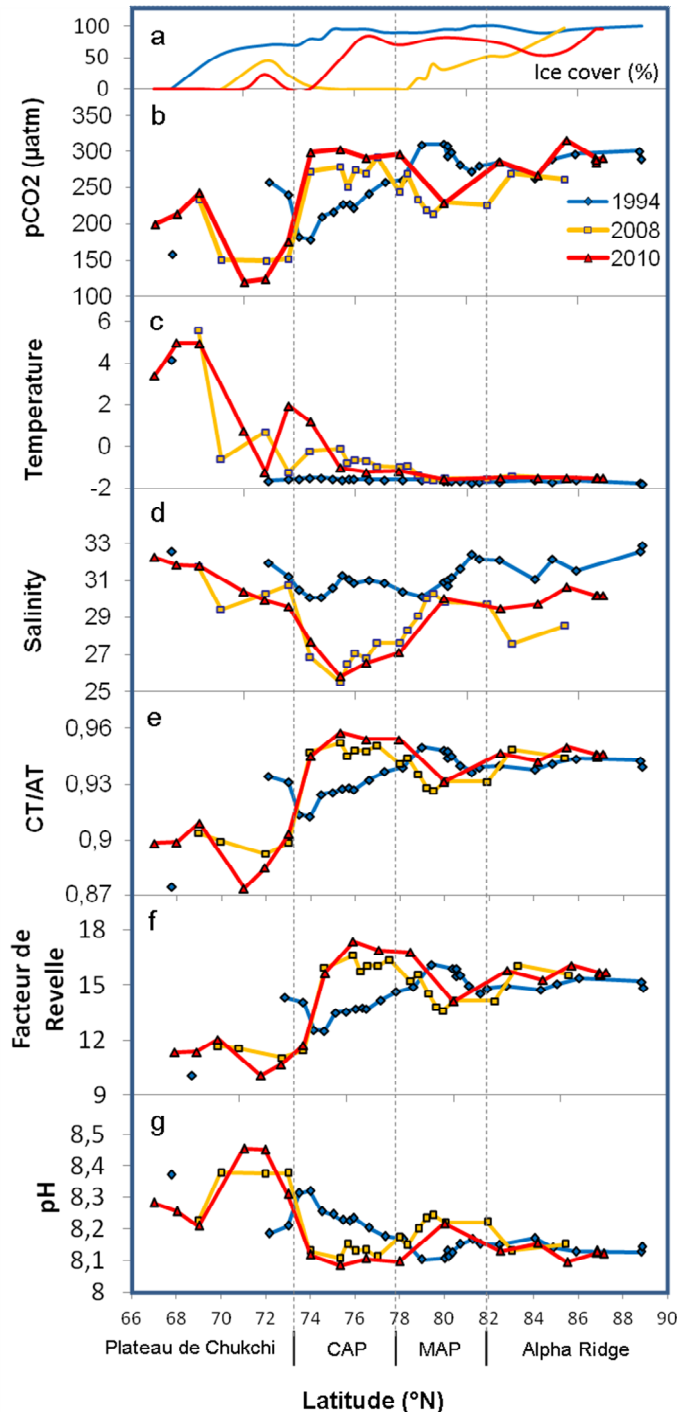


Figure 4 : Comparaison le long des radiales T0, T1, T2 et T3 (cf. Fig.1) des paramètres de surface des missions CHNARE 2008 (courbe orange) et CHINARE 2010 (courbe rouge) dans l'ouest Arctique entre 65°N et 90°N avec ceux obtenus en 1994 (AOS courbe bleu). Distribution en fonction de la latitude de (a) la concentration en glace, (b) pression partielle de CO₂ (pCO₂), (c) température, (d) salinité, (e) rapport C_T/A_T, (f) facteur de Revelle, et (g) pH. CAP: Chukchi Abyssal Plain et MAP: Mendeleev Abyssal Plain.

3. Discussion

Afin d'identifier l'impact de la fonte de la glace sur les composantes du CO₂ dans notre zone d'étude, la première étape consiste à identifier par régions les processus conduisant à la distribution de la pCO₂ de surface, partie de l'océan en contact direct avec l'atmosphère. Dans un deuxième temps, l'impact de l'invasion du CO₂ atmosphérique et de l'accumulation d'eau douce sera étudié sur la capacité tampon et l'acidité des eaux dans les 100 premiers mètres de la colonne d'eau.

3.1. Processus contrôlant la pCO₂ de surface

Dans cette section sont quantifiés et identifiés les processus qui contrôlent les différences régionales du pCO₂ de surface en 2008 et 2010. Quatre zones sont mises en évidence par nos résultats en 2008 et 2010. Le plateau de Chukchi avec les plus fortes sous-saturations de la pCO₂. Le sud des bassins profonds libre de glace où la pCO₂ et le facteur de Revelle sont les plus élevés. La région entre 77° et 83°N assimilée à la zone marginale de glace où les pCO₂ sont les plus faibles du bassin. La zone fortement couverte de glace au nord de 83°N où la pCO₂ est sous-saturée mais supérieure aux valeurs du plateau et de la zone marginale de glace. Bien que l'augmentation de la température (+3°C) a un impact sur la pCO₂ au sud des bassins profonds, les variations de salinité, étroitement liées à celles de la pCO₂, semblent jouer un rôle clé dans les bassins profonds (Fig. 4). En effet, les zones du sud du bassin Canadien avec de faibles salinités de surface sont associées aux plus fortes pCO₂ tandis que les zones avec les salinités de surface les plus élevées, tel que sur le plateau de Chukchi, sont associées aux plus faibles pCO₂. L'invasion du CO₂ atmosphérique associée au retrait de la banquise dans le sud des bassins pourrait être la principale raison de l'écart de pCO₂ entre 1994 et 2008-2010 (Cai *et al.*, 2010). Au contraire, entre 78° et 82°N, les plus faibles valeurs de pCO₂ en 2008 ($244 \pm 20 \mu\text{atm}$) par rapport à 1994 ($291 \pm 18 \mu\text{atm}$) pourraient être liées à une stimulation de la pompe biologique au niveau du front de glace en 2008, alors que la zone était couverte d'une épaisse couche de glace en 1994. Des abondances et biomasses de phytoplancton de grande taille (diatomées), plus fortes en 2008 qu'en 1994, appuient cette hypothèse (Fig. 9, chap.2).

L'identification des processus contrôlant la pCO₂ pendant les années 2008 et 2010 permettront par comparaison aux conditions hivernales et aux valeurs des années antérieures d'évaluer

l'impact de la fonte de la banquise sur le bilan de la pCO₂. Pour définir les conditions initiales, on assume qu'avant la fonte de la glace au début du printemps (conditions d'hiver), la pCO₂ au dessus des bassins était similaire à sa valeur moyenne sous des conditions couvertes de glace mesurées pendant l'été 1994, soit une pCO₂ de 275 ± 28 μatm (Fig. 4b), une température de -1.6 ± 0.1°C (Fig. 4c) et une salinité de 31.4 ± 0.5 (Fig. 4d). Les eaux des bassins couverts d'une épaisse couverture de glace en été 1994 sont supposées correspondre à la valeur du pCO₂ dépourvue de l'influence des échanges avec l'atmosphère et de la forte accumulation d'eau douce observée ces dernières années.

Les variations de la pCO₂ sont étudiées au regard des processus qui modifient la solubilité du CO₂ dans l'eau et le rapport C_T/A_T. La dépendance de la pCO₂ vis-à-vis de ces deux processus peut être approchée par l'équation 15 (Equation 8.3.3 dans *Sarmiento et Gruber, 2006*) :

$$pCO_2 = K_2 / (K_0 + K_1) \times (2 C_T - A_T)^2 / (A_T - C_T) \quad (15)$$

La solubilité du CO₂ dépend des valeurs des constantes d'équilibres K₀, K₁ et K₂ contrôlées par la température et la salinité des eaux. Les valeurs d'A_T sont modifiées par les mélanges latéraux et verticaux des masses d'eau et les valeurs de C_T par les échanges de gaz, l'activité photosynthétique et les mélanges latéraux et verticaux de masses d'eau. L'effet de ces différentes composantes sur la pCO₂ est évalué dans la section suivante.

3.1.1. Effet du réchauffement et de l'apport d'eau douce

Au cours de l'été, la fonte de la glace conduit au réchauffement et à la désalinisation des eaux hivernales de surface (T = -1.6°C, S = 31.4, Fig. 2a à 2d) ce qui modifie la solubilité du CO₂. La sensibilité du pCO₂ aux changements de température est calculée à partir de la relation de dépendance logarithmique déterminée expérimentalement et exprimée par *Takahashi et al., 1993*. La même relation de dépendance est utilisée pour déterminer la sensibilité de la pCO₂ aux variations de la salinité, cette relation est décrite par l'équation 8.3.5 dans *Sarmiento et Gruber, 2006*. Pour chaque point de mesure, il s'agit de faire varier dans un cas la température et dans l'autre la salinité de leurs valeurs d'hiver à leurs valeurs mesurées en été pour obtenir l'écart induit sur la pCO₂. Ces calculs sont effectués en utilisant pour chaque point de mesures les valeurs *in situ* d'A_T et C_T mesurées.

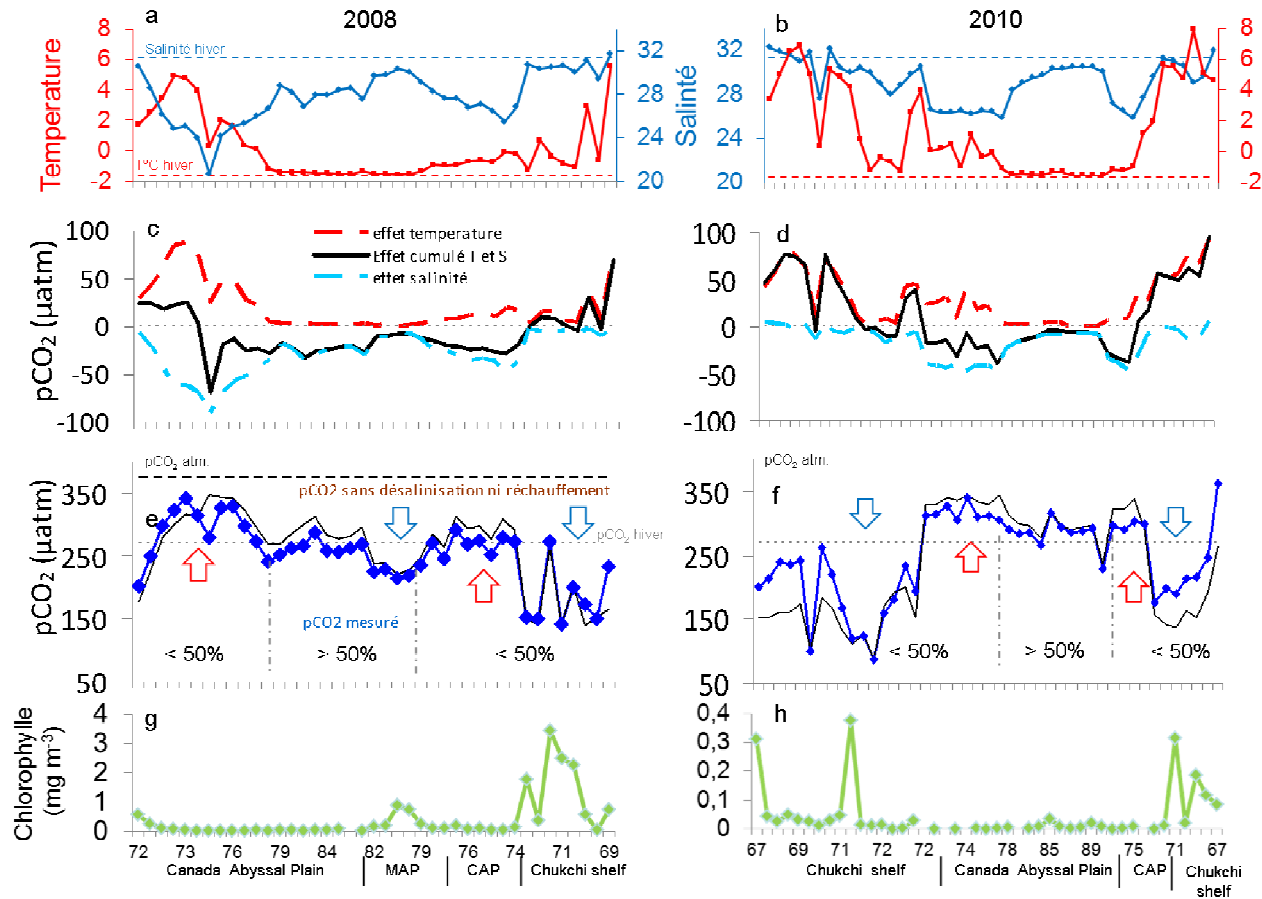


Figure 5 : Importance des processus affectant la pCO₂ de surface le long du trajet du bateau en 2008 (à gauche) et en 2010 (à droite). **(a-b)** Distribution de la température en °C (en rouge) et de la salinité (en bleu) en fonction de la latitude. **(c-d)** modification de pCO₂ (µatm) par le réchauffement et la désalinisation des eaux. **(e-f)** Distribution de la pCO₂ mesurée (en bleu) et de la pCO₂ dans les conditions de température et de salinité de l'hiver (en noir). Les flèches rouges symbolisent l'impact de l'invasion de CO₂ atmosphérique sur la pCO₂ de l'eau et les flèches bleues l'impact de la pompe biologique. Les conditions hivernales T, S et pCO₂ sont assimilées aux eaux de surface du bassin Canadien couvert de glace en 1994 (T = -1.6°C, S = 31.4, pCO₂ = 275 µatm). **(g-h)** Distribution de la chlorophylle-a en mg m⁻³.

Dans notre zone d'étude, le réchauffement augmente la pCO₂ de $11.4 \pm 2.0 \mu\text{atm}$ par °C tandis que la désalinisation diminue la pCO₂ de $7.1 \pm 1.4 \mu\text{atm}$ par unité de salinité. Les figures 5c et 5d représentent la variation de la pCO₂ associée au réchauffement et à la désalinisation des eaux mis en évidence dans les figures 5a et 5b. L'effet cumulé de ces deux changements physiques sur la pCO₂ est représenté par la courbe noire dans les figures 5c et 5d.

Sur les plateaux continentaux, l'effet de la température sur la pCO₂ est plus important que celui de la désalinisation et a conduit à une augmentation de la pCO₂ de $+15 \pm 22 \mu\text{atm}$ et $+40 \pm 32 \mu\text{atm}$ en 2008 et 2010 respectivement par rapport aux températures de 1994 (Figure 5c et 5d). Dans la région des bassins profonds, c'est l'effet de la désalinisation qui domine sur celui de la température. L'effet combiné de la température et de la salinité au-dessus des bassins a diminué la pCO₂ de $-15 \pm 18 \mu\text{atm}$ en 2008 et $-14 \pm 17 \mu\text{atm}$ en 2010 par rapport aux conditions de 1994. Ainsi en moyenne, les changements physiques de température et de salinité en 2008 et 2010 par rapport à 1994 sont responsables d'une diminution de la pCO₂ entre 0 et $30 \mu\text{atm}$ en fonction des régions. Ces effets sont retranscrits sur les mesures *in situ* (courbe continue noire, Fig. 5e et 5f) qui indique ce que seraient les valeurs de pCO₂ des eaux de surface en l'absence des deux effets : réchauffement et désalinisation.

On remarque cependant que les plus faibles pCO₂ sont observées au-dessus du plateau continental où le réchauffement devrait augmenter la pCO₂. Au contraire les plus fortes pCO₂ sont observées au-dessus des bassins profonds où la solubilité du CO₂ est la plus élevée et devrait induire de faibles pCO₂ (Fig. 5e et 5f). Ces contradictions suggèrent que les différences de pCO₂ entre 1994, 2008 et 2010 sont contrôlées par d'autres processus que la température et la désalinisation des eaux. Ces processus pourraient être l'invasion rapide du CO₂ et l'activité photosynthétique. Les impacts sur la pCO₂ de ces deux processus sont discutés dans les paragraphes 3.1.2 et 3.1.3 de ce chapitre.

Cependant, il est important de remarquer que l'effet de l'apport d'eau douce sur la pCO₂ ne se réduit pas à l'effet de la désalinisation sur la solubilité du CO₂. Il est également nécessaire de prendre en compte les changements de C_T et A_T et du rapport C_T/A_T induit par la dilution de l'eau de mer par l'eau douce. Or cette estimation nécessite la connaissance des caractéristiques A_T, C_T et S des eaux de dilution composées principalement par des eaux de fleuves (glace continentale) et de l'eau de fonte de la glace de mer (Jones *et al.*, 2008). Les

données de la littérature disponibles indiquent que les eaux de fonte de la glace de mer ont une alcalinité faible ($A_T = 263 \mu\text{mol kg}^{-1}$, *Anderson et al., 2004*) et pourraient avoir un rapport C_T/A_T inférieur à celui de l'eau de mer. En effet, du fait de la libération de carbonates lors du rejet des saumures au cours de la formation de la glace, le rapport C_T/A_T est réduit par rapport à celui de l'eau de mer à l'origine de la glace formée (*Rysgaard et al., 2007*). Cependant une étude récente de *Miller et al., 2011* a montré des résultats différents à la même période et au même endroit. Les eaux des fleuves, quant à elle, seraient saturées en carbonates et présentent un rapport C_T/A_T supérieur à celui de l'eau de mer du fait de la dégradation de la matière organique dans les bassins versants (*Olsson et Anderson, 1997 ; Anderson et al., 1998*). Les propriétés en A_T des fleuves arctiques varient également en fonction de leur origine sibérienne ou nord-canadienne (*Cooper et al., 2008*). Les fleuves nord-canadiens ont des valeurs d' A_T et C_T plus élevées (Mackenzie, $A_T=1540 \mu\text{mol kg}^{-1}$, $C_T=1390 \mu\text{mol kg}^{-1}$, *Shadwick et al., 2011*) que les fleuves sibériens (Kolyma, Lena, Yenisey, $A_T=831 \mu\text{mol kg}^{-1}$, pas de données disponibles pour C_T , *Yamamoto-Kawai et al., 2005*).

Ainsi, la dilution par les fleuves par leur excès de carbonates pourrait augmenter le rapport C_T/A_T de l'eau de mer et réduire la concentration relative des ions CO_3^{2-} tandis que l'espèce CO_2 augmenterait. Cet apport pourrait alors conduire à une réduction de la capacité tampon de l'eau de mer. Cet effet serait d'autant plus fort que les eaux sources proviennent des fleuves nord-canadiens riches en carbonates dissous. Au contraire, le mélange de l'eau de mer avec l'eau de fonte de la glace de mer, caractérisée par de faibles A_T et C_T et un rapport C_T/A_T faible, pourrait accroître la fraction des ions CO_3^{2-} et augmenter la capacité tampon des eaux. Cependant, divers processus tels que l'activité biologique et les échanges de gaz sont susceptibles de modifier les conditions initiales de C_T des fleuves au cours de leur circulation jusqu'au bassin Arctique et particulièrement les processus ayant lieu dans la zone côtière (*Borges et al., 2005, Borges et al., 2006*). D'autre part, les caractéristiques biogéochimiques de la glace de mer sont encore peu connues et varient en fonction de sa zone de formation et des processus biogéochimiques s'y déroulant (*Dellile et al., 2006*). Un suivi des caractéristiques des fleuves arctiques ainsi qu'une meilleure connaissance de la biogéochimie de la glace est nécessaire afin de vérifier ces hypothèses et de quantifier l'influence de la dilution sur la pCO_2 .

3.1.2. Effet de l'invasion du CO₂

L'invasion de CO₂ atmosphérique augmente la pCO₂ jusqu'à rétablir l'équilibre avec l'atmosphère. Ce phénomène est mis en évidence dans les zones libres ou peu couvertes de glace de mer des bassins par des pCO₂ supérieures aux valeurs hivernales (flèche rouge, Fig. 5e et 5f). *Cai et al. (2010)* ont estimés l'invasion du CO₂ à 115 µatm (pour une période libre de glace de 1,5 à 2 mois) dans les eaux de surface par rapport aux conditions de 1994 dans le Canada Abyssal Plain. Cette estimation est en accord avec les augmentations de 70 µatm observées entre 1994 et 2008 dans la région de Chukchi Borderland, et de 100µatm entre 1997 et 2008-2010 dans le sud du Canada Abyssal Plain (Fig. 3). L'invasion de CO₂ dans les zones libres de glace des bassins profonds pourrait s'additionner d'un été à l'autre et réduire, d'une année à l'autre, le niveau de sous-saturation des eaux arctiques. Une sous-saturation des eaux initialement plus élevée au début du printemps 2010 par rapport aux conditions au début du printemps 2008 pourrait expliquer la différence de 30 µatm du pCO₂ de surface des bassins en 2010 par rapport à 2008 (Table 2 et 3 en annexe b). En se basant sur l'équation de calcul du temps de rééquilibrage du pCO₂ de surface avec l'atmosphère à partir des conditions d'hiver (pCO₂=273 µatm, voir méthode section 1.3), on estime à 35 jours le temps nécessaire aux eaux de surface des bassins profonds pour réduire de 37% l'anomalie de CO₂ entre l'océan de surface et l'atmosphère. Au-dessus des plateaux continentaux, ce temps est de 54 jours, car la sous-saturation initiale est plus importante (pCO₂ = 216µatm).

Ces vitesses de rééquilibrage du CO₂ sont 5 à 10 fois plus rapides que dans l'océan global où ce temps est évalué autour de 240 jours (*Zeebe et Wolf-Gladrow, 2001*). Ces différences sont expliquées par la faible épaisseur de la couche de mélange (~20m), la forte solubilité du CO₂ (T et S faible) qui accélère le passage de la phase gazeuse à la phase dissoute (Eq. 4) et un quotient C_T/[CO₂]_{oce} faible. Lorsque le quotient C_T/[CO₂]_{oce} est faible (~100), cela indique que la concentration de [CO₂]_{oce} est importante ce qui facilite la réaction d'hydratation du CO₂ atm et l'intègre rapidement au réservoir de C_T (Eq. 5). Le temps d'équilibrage est plus court à la fin de l'été car la stratification a encore réduit l'épaisseur de la couche de mélange. D'autre part, l'apport d'eau douce par la fonte de la glace et les fleuves au cours de l'été a diminué la salinité et augmenté la proportion de CO₂ dissous ([CO₂]_{oce}).

L'augmentation de la fonte des glaces de mer et continentales aurait contribué à réduire la sous-saturation des eaux de surface en augmentant l'invasion à travers plusieurs mécanismes. L'augmentation de la surface d'échange avec l'atmosphère, une solubilité du CO₂ augmentée par la désalinisation et la dilution et une stratification renforcée. Néanmoins, dans certaines régions, la pompe biologique contribue à maintenir des niveaux de sous-saturation importants.

3.1.3. *Rétroaction de la pompe biologique*

L'effet de la pompe biologique est mis en évidence par une diminution de la pCO₂ par rapport aux conditions hivernales (flèche bleues, Fig. 5e et 5f). Cet effet est visible au-dessus du plateau de Chukchi où la photosynthèse réduit les teneurs en pCO₂. Ses valeurs sont de 100 µatm inférieures au pCO₂ d'hiver (chl_a ~ 1mg m⁻³, Fig. 5g et 5h). Les concentrations en chlorophylle sont d'un ordre de grandeurs inférieures en 2010 par rapport à celles de 2008. Les données satellites de chlorophylle MODIS (non montrées) indiquent un pic de production dans les eaux du plateau en mai-juin 2010. Les concentrations faibles observées en septembre 2010 sur le plateau traduisent des conditions de post bloom. La prise nette de carbone par les communautés phytoplanctoniques en 2008 et 2010 sur le plateau est mise en évidence par le déficit de 50µmol kg⁻¹ de C_T (Fig. 6d).

Dans la région des bassins profonds, l'activité biologique est faible en surface (chl_a ~ 0.03 mg m⁻³, Fig. 5g, 5h). Cependant, des "hot spots" de biomasse et de production primaire élevées associées à des diatomées et des nanoflagellés sont observés au niveau du front de glace des bassins en 2008 (chl_a ~ 0.6 mg m⁻³). Ces "hot spots" pourraient contribuer significativement à la prise de CO₂ comme l'indique un déficit de la pCO₂ d'environ 50 µatm dans la Mendeleev Abyssal Plain (MAP, Fig. 5e). L'absence de front de glace dans les bassins profonds en 1994 (Fig. 4a) pourrait expliquer les valeurs de pCO₂ de surface plus fortes que pendant les années 2008 et 2010. Le déplacement du front de glace au cours de l'été en stimulant la production biologique pourrait contribuer à réduire l'invasion de CO₂.

Sur le plateau de Chukchi, la pompe biologique est le processus dominant de contrôle de la pCO₂ qui conduit à un puits intense contrebalançant l'effet de la pompe physique. Dans les eaux des bassins profonds, c'est l'invasion qui contrôle la pCO₂, accélérée par le retrait des glaces et par la forte solubilité du CO₂ liée aux faibles salinités et températures des eaux des

bassins. La pompe biologique pourrait être un puits à carbone significatif au niveau du front de glace des bassins.

3.2. Rôle de l'accumulation d'eau douce sur la chimie des carbonates

L'apport d'eau douce en augmentant la solubilité du CO₂ accélère son invasion dans les eaux de surface et modifie fortement l'équilibre des espèces carbonées. La diminution du rapport C_T/A_T et l'augmentation du facteur de Revelle dans le sud des bassins profonds, très touché par la dessalure, réduit la fraction d'ions CO₃²⁻ au profit du CO₂. Cette désalinisation et dilution par des eaux douces ainsi que la dissolution massive du CO₂ en surface affecte-t-elle la capacité tampon des eaux de sub-surface (0-100 m) de l'océan Arctique?

Afin de répondre à cette question, la première étape consiste à analyser les valeurs d'A_T et C_T dans la couche supérieure dont le rapport reflète l'équilibre des espèces (HCO₃⁻, CO₃²⁻, CO_{2(oc)}) et détermine la capacité tampon de l'océan, mais également son pH.

Les plus faibles concentrations en A_T (1760-2200 μmol kg⁻¹) et C_T (1690-2000 μmol kg⁻¹, Fig. 6b et 6c) sont observées dans les 10 à 20 premiers mètres de la couche de surface (couche de mélange polaire, CMP), fortement dessalée et diluée par les apports d'eau douce peu alcaline (S<32, Fig. 6a).

Sous la couche de surface, on observe une augmentation d'A_T et C_T jusqu'à 300 mètres de profondeur parallèle au gradient de salinité associé à l'halocline située selon nos données entre 20 et 200 m (Fig. 6a). L'influence des eaux pacifiques sur la halocline est mise en évidence par un maximum de C_T (>2200 μmol kg⁻¹) entre 50 et 150 m associé à des salinités comprises entre 32 et 33.5 et un maximum de silicate (Si > 25 μM, Fig. 3 en annexe a). Les eaux pacifiques présentent un excès de C_T de 50 μmol kg⁻¹ par rapport à A_T (C_T/A_T = 0.99, Fig. 6d) soulignant leur enrichissement en produits de dégradation de la matière organique, nutriments et carbone inorganique dissous au-dessus des plateaux de Béring et de Chukchi (Anderson *et al.*, 2010). La concentration de C_T se stabilise autour d'une valeur de 2160 μmol kg⁻¹ et celle de A_T autour de 2300 μmol kg⁻¹ dans les eaux atlantiques (>300m, Fig. 6b, 6c) avec un rapport C_T/A_T moyen de 0.94 (Fig.3 de l'annexe a). Les eaux du plateau de Chukchi ont un déficit de C_T de 50 μmol kg⁻¹ par rapport à A_T, généré par les fortes biomasses phytoplanctoniques (chl_a > 1mg m⁻³).

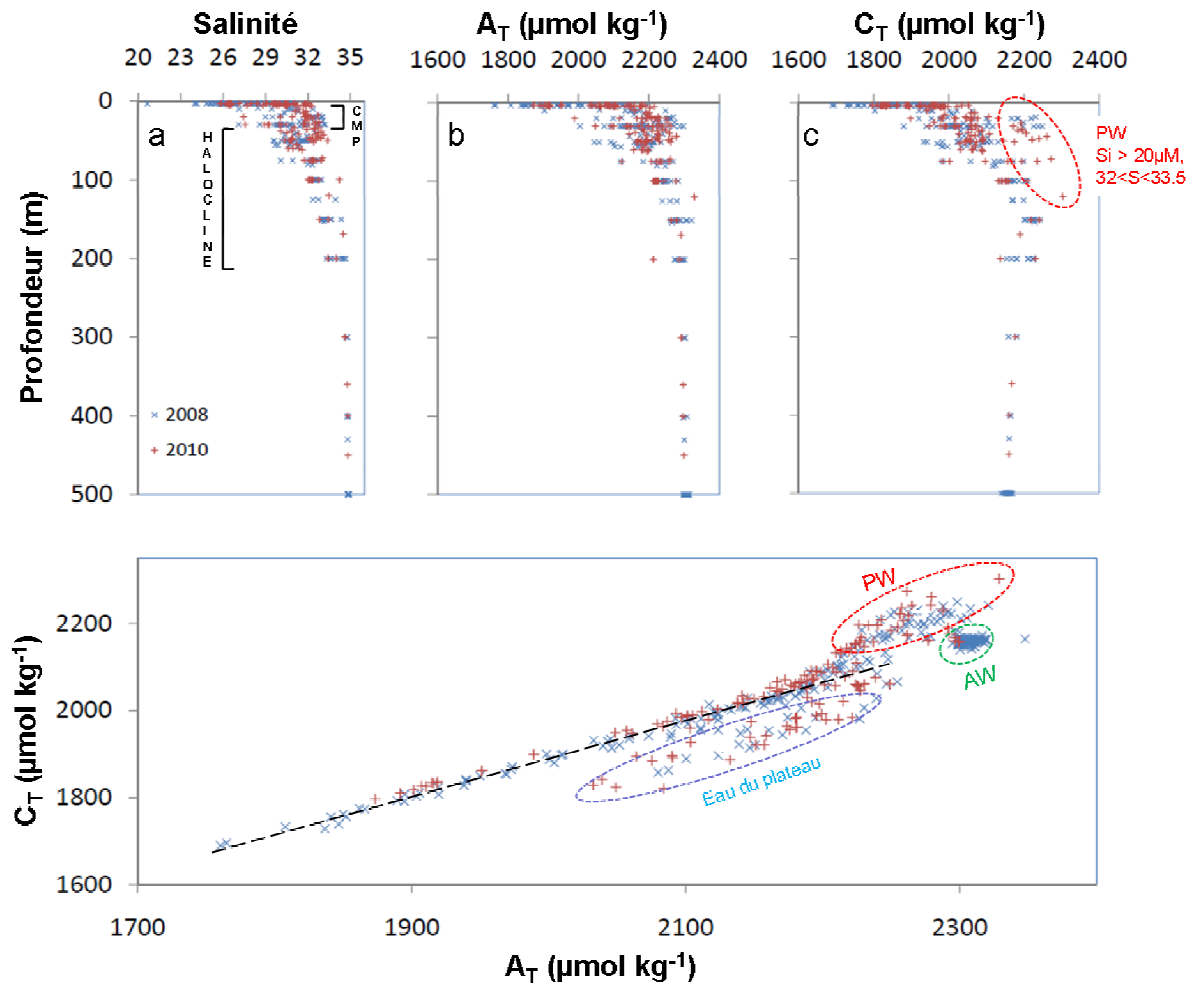


Figure 6: C_T et A_T dans le Pacifique Arctique pendant les étés 2008 et 2010. (a) profil de salinité, (b) alcalinité totale (A_T) et (c) carbone inorganique dissous total (C_T) des 500 premiers mètres de la colonne d'eau pendant les campagnes CHINARE 2008 (bleu) et CHINARE 2010 (rouge). Le maximum de C_T en sub-surface est associé aux eaux pacifiques (PW) caractérisées par un maximum de silicates ($\text{Si} > 20\mu\text{M}$) et des salinités entre 32 et 33.5. (d) diagramme A_T/C_T où sont indiquées les eaux pacifiques (PW, encerclé rouge), les eaux atlantiques (AW, encerclé vert) les eaux du plateau (encerclé bleu) et la droite de mélange (droite noire discontinue) entre l'eau de mer de la couche de surface et les eaux douces (fleuves et eaux de fonte de la glace de mer)

3.2.1. Origine des apports d'eau douce

La figure 7 montre la relation A_T en fonction de la salinité pour les années 1994, 2005, 2008 et 2010. Elle met en évidence des changements dans les propriétés des eaux douces apportées dans la couche d'eau supérieure (100m) de l'ouest Arctique. La comparaison des diagrammes A_T/S des quatre années met clairement en évidence une accumulation plus importante d'eaux déssalées ($S < 30$) et de faibles alcalinités ($A_T < 2100\mu\text{mol kg}^{-1}$) dans la couche de surface en 2005, 2008 et 2010 par rapport à 1994. Le passage d'une pente de type M1 et M2 en 1994 à une pente de type M3 en 2008 et 2010 (Fig. 7e) pourrait être liée à une accumulation accrue d'eau de fonte de la glace de mer, caractérisée par de faibles salinités et alcalinités et/ou à une

augmentation de l'apport relatif des fleuves sibériens (M2) par rapport aux fleuves canadiens (M1). Ces observations sont cohérentes avec l'accumulation d'eau douce, principalement originaire de la fonte de la glace de mer, observée en 2008 par rapport aux climatologies (McPhee *et al.*, 2009 ; Rabe *et al.* 2011).

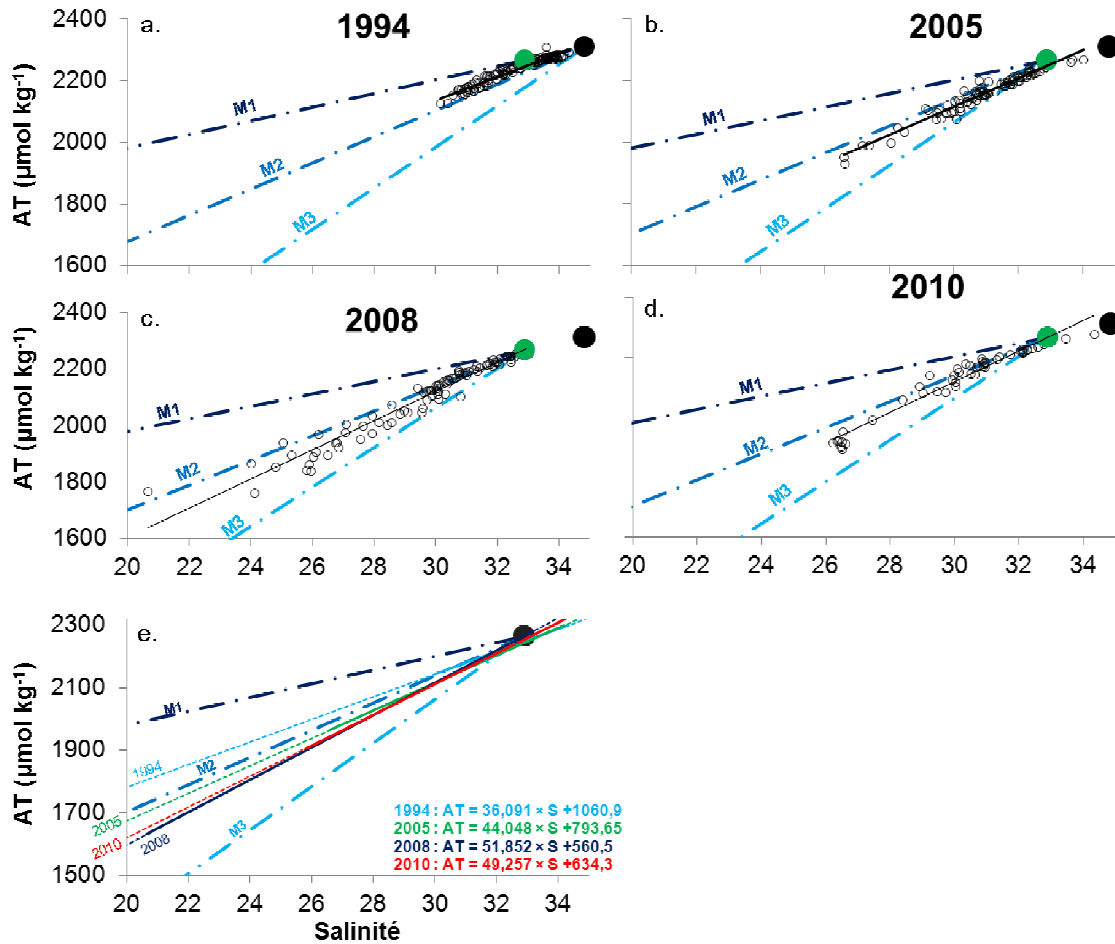


Figure 7 : Diagramme alcalinité totale (A_T) en fonction de la salinité (S) pour les 100 premiers mètres des stations échantillonnées pendant les campagnes (a) AOS 1994, (b) BERINGIA 2005, (c) CHINARE 2008 et (d) CHINARE 2010. Dans chaque diagramme, la ligne noire représente la droite de mélange obtenue à partir des données *in situ* de S et A_T et leurs équations respectives sont indiquées dans le diagramme (e). Les eaux de sources pacifiques et atlantiques sont référencées par le point noir et le point rouge, respectivement. Les trois droites discontinues point-tirets représentent les droites de mélange entre l'eau de mer et l'eau des fleuves canadiens (M1), l'eau de mer et les fleuves sibériens (M2), l'eau de mer et l'eau de fonte de la glace de mer (M3). Les droites de mélange M1, M2 et M3 sont tracées à partir des caractéristiques A_T et S des eaux des fleuves canadiens ($A_T = 1540 \mu\text{mol kg}^{-1}$ et $S = 0$, Cooper *et al.*, 2008 ; Shadwick *et al.* 2011), des fleuves sibériens ($A_T = 831 \mu\text{mol kg}^{-1}$ et $S = 0$, Yamamoto-Kawai *et al.*, 2005) et des eaux de fonte de la glace de mer ($A_T = 263 \mu\text{mol kg}^{-1}$ et $S = 4$, Anderson *et al.*, 2004). Le diagramme (e) regroupe les droites de mélange observées pendant les 4 campagnes ainsi que les droites de mélange standard M1, M2 et M3.

3.2.2. Variation de la chimie des carbonates entre les années 2005-2008-2010

Dans cette section, les propriétés de S, A_T, C_T, pH, RF, C_T/A_T des 100 premiers mètres de la colonne d'eau sont comparées à des points de mesures colocalisées entre 2005 et 2008 et entre 2008 et 2010. Cette comparaison nous renseigne sur l'impact des changements d'apport d'eau douce (Fig. 7) sur la capacité tampon et l'acidité des eaux. Les changements des composantes du système des carbonates sont décelés en calculant la différence entre les valeurs de 2 années. Le choix des années a été motivé pour disposer d'un maximum de stations colocalisées entre deux années, soit 14 stations entre 2005-2008 et 18 entre 2008-2010 (Fig. 8).

L'augmentation de l'apport d'eau douce en sub-surface est mise en évidence par une désalinisation et une dilution des eaux des bassins entre 2005 et 2008 et entre 2008 et 2010. Entre 2008 et 2010, la salinité a diminué dans 75% des profondeurs comparées ($\Delta S = -0.9 \pm 0.6$ unités) et les concentrations d'A_T et C_T ont été réduites par dilution ($\Delta A_T = -30 \pm 48 \mu\text{mol kg}^{-1}$ et $\Delta C_T = -21 \pm 64 \mu\text{mol kg}^{-1}$, Fig. 8 a,b,c). De même les eaux des bassins profonds en 2008 sont plus dessalées dans 73% des profondeurs comparées ($\Delta S = -0.88 \pm 0.78$ unités) et plus diluées ($\Delta A_T = -40 \pm 53 \mu\text{mol kg}^{-1}$ et $\Delta C_T = -54 \pm 55 \mu\text{mol kg}^{-1}$) qu'en 2005 (Fig. 8 g,h,i). Néanmoins, la dilution des eaux entre 2005 et 2008 a conduit à une diminution du rapport C_T/A_T alors que ce rapport a augmenté dans les eaux entre 2008 et 2010 (Fig. 8 d,j). La diminution du rapport C_T/A_T accroît la capacité tampon des eaux (RF diminue) car la fraction de CO₃²⁻ est plus grande et permet de neutraliser plus facilement le CO₂ (Fig. 8e). L'effet inverse sur la capacité tampon est observé en 2010 suite à la diminution du rapport C_T/A_T (Fig. 8k). D'autre part entre 2005 et 2008, le pH a augmenté de 0.06 ± 0.06 alors qu'il a diminué dans 2/3 des points de mesures comparées entre 2008 et 2010 (Fig. 8f, 8l).

La modification de l'acidité et de la capacité tampon des eaux entre ces années est en partie expliquée par un changement de la source d'eau douce lié à la phase de l'Oscillation Arctique (OA, Fig. 4 en annexe a). En effet, en mode OA+ (2008), la fonte de la glace est plus intense et l'eau de fonte s'accumule dans l'ouest Arctique tandis qu'en mode AO-, observé pendant les étés 2005 et 2010, la glace est mieux préservée de la fonte (*Proshutinsky et Johnson, 1997 ; Rigor et al., 2002 ; Stroeve et al., 2011*).

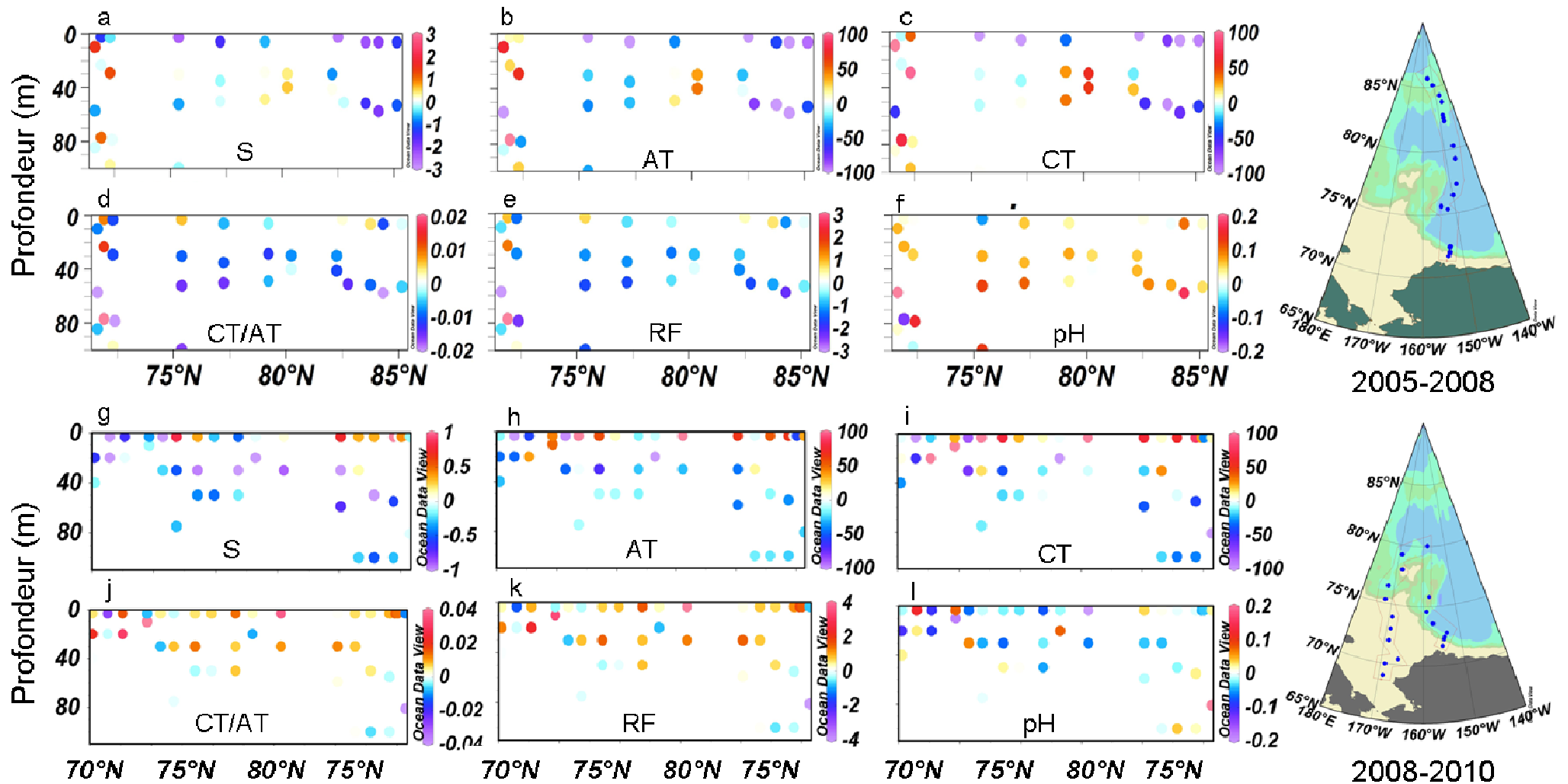


Figure 8 : Différences de (a, g) la salinité, (b, h) de l'alcalinité totale (A_T), (c, i) du carbone inorganique total (C_T), (d, j) du rapport C_T/A_T , (e, k) du facteur de Revelle (RF) et (f, l) du pH entre 2005 et 2008 (6 panneaux supérieurs) et entre 2008 et 2010 (6 panneaux inférieurs) pour les 100 premiers mètres de profondeur. Les couleurs rouges indiquent une augmentation du paramètre concerné entre 2005 et 2008 ou entre 2008 et 2010, alors que les couleurs bleues indiquent une diminution du paramètre. Les deux cartes à droite représentent les stations localisées et utilisées pour les calculs d'écart entre 2005 et 2008 et entre 2008 et 2010.

D'autre part, en phase positive de l'oscillation Arctique, la circulation générale de l'Arctique favoriserait l'apport d'eau douce en provenance des fleuves sibériens dans l'ouest Arctique alors que la phase négative l'ouest Arctique serait plus influencée par l'apport des fleuves canadiens (Morison et al., 2012).

Ainsi, l'addition d'eau douce entre 2005 et 2008 serait principalement attribuée à la fonte accrue de la glace de mer en 2008. Entre 2005 et 2008, l'apport d'eau de fonte de la glace de mer pauvre en C_T aurait diminué par dilution le facteur de Revelle et augmenté par désalinisation le pH. Au contraire, en 2010 un apport plus important d'eau des fleuves canadiens, riche en C_T , aurait augmenté le facteur de Revelle. Cependant, la diminution de la salinité des eaux en 2010 par rapport à 2008 devrait augmenter le pH en agissant sur les constantes de dissociation K_1 et K_2 (Fig. 2 en annexe a) pourtant l'inverse est observé. Cette contradiction pourrait être la conséquence de l'invasion importante du CO_2 dans les couches de surface depuis 2007, année à partir de laquelle le sud des bassins profonds fut libre de glace en été. Le CO_2 hydrolysé dans la couche de surface au cours de l'été diffuse progressivement en profondeur lors du mélange hivernal rendant les eaux plus acides d'année en année en accord avec les prédictions de Caldeira et Wickett (2003) faites pour l'océan global. Les biomasses plus faibles d'un ordre de grandeur en 2010 par rapport à 2008 suggèrent une pompe biologique à CO_2 moins active et constituent une deuxième hypothèse de la diminution du pH des eaux. En conclusion, l'apport d'eaux douces en provenance de la fonte de la glace de mer ou des fleuves sibériens pourrait augmenter la capacité tampon de l'océan de surface tandis qu'un mélange dominé par des eaux de fleuves nord canadiens diminuerait sa capacité tampon. L'invasion rapide du CO_2 dans les bassins libres de glace ayant une faible capacité tampon risque de conduire rapidement à son acidification. En l'absence d'ions CO_3^{2-} pour neutraliser le CO_2 entrant dans l'océan, les formes minérales de $CaCO_3$ se dissolvent pour fournir des ions CO_3^{2-} . Dans les bassins libres de glace en été, l'effet de l'invasion du CO_2 sur le pH et la solubilité de l'aragonite et de la calcite est déjà visible.

3.3. Acidification

Les prévisions théoriques suggèrent que l'arctique pourrait être l'océan le plus rapidement et intensément affecté par l'acidification de l'océan global (Orr et al., 2005; Steinacher et al., 2009). A l'heure actuelle, peu d'observations permettent de valider ou non ces prévisions. En 2008 et 2010, le pH de surface était aussi faible que 8.0 - 8.1 dans le sud des bassins profonds ce qui est de 0.1 à 0.2 unités inférieur aux valeurs de 1994 (Fig. 4g). Cette diminution

observée en 15 ans est dans la gamme supérieure de la diminution du pH de l'océan global de 0.1 unités depuis l'ère préindustrielle (Orr *et al.*, 2005). La diminution de la salinité couplée à l'invasion du CO₂ atmosphérique dans ces régions est la cause principale de la réduction de la fraction de CO₃²⁻ au profit du CO₂ dissous (Fig. 9 et 9b) et de l'acidification des eaux (Fig. 9c et 9d). L'acidification des eaux est responsable de la diminution du degré de saturation de la calcite (Ω_{Ca}) et de l'aragonite (Ω_{Ar}) (Fig. 9e et 9f). Dans les zones des bassins libérés des glaces les Ω_{Ar} sont plus faibles en 2008 (1.14 ± 0.12) et 2010 (1.06 ± 0.12) qu'en 1994 (1.76 ± 0.14) à cause de l'invasion du CO₂ atm (voir table 1, 2, 3 de l'annexe b).

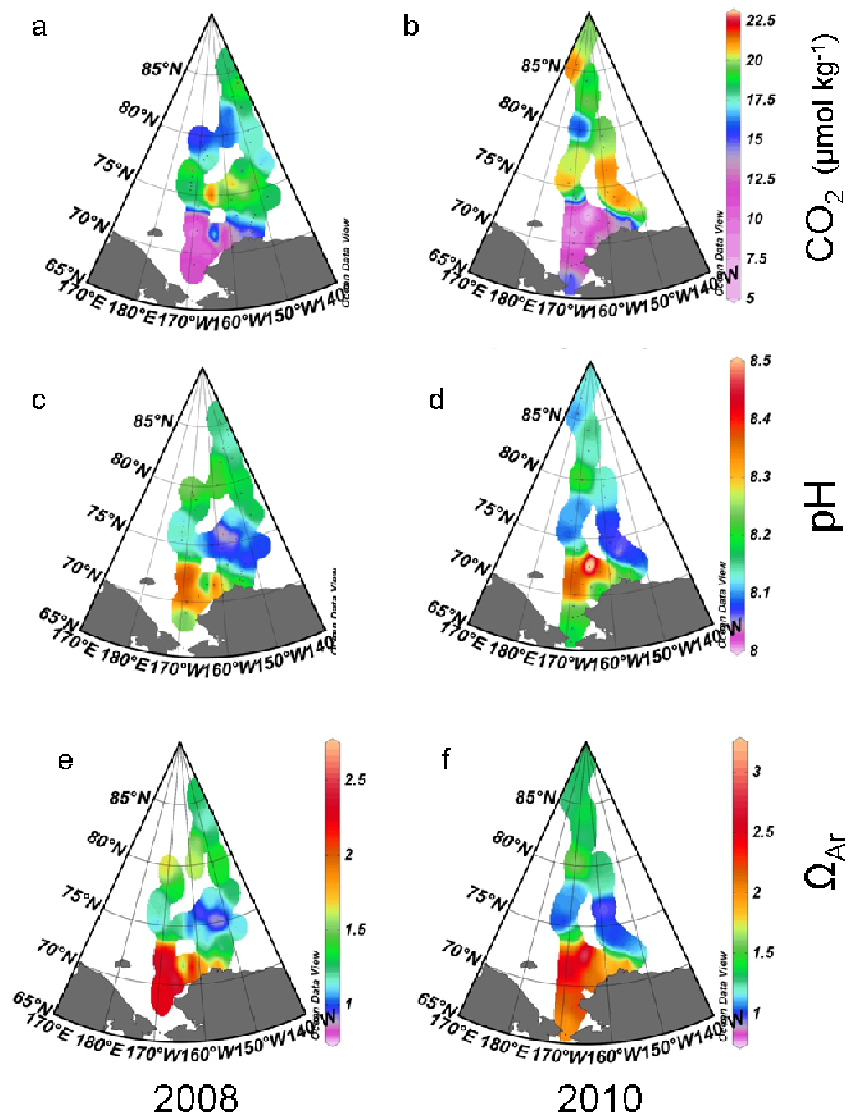


Figure 9 : Distribution de surface des valeurs calculées de CO₂ dissous (a, b), pH (c,d) et saturation de l'aragonite (Ω_{Ar}) obtenues à toutes les stations pendant les campagnes océanographiques CHINARE 2008 (à gauche) et 2010 (à droite).

L'état de saturation de la calcite et de l'aragonite est un paramètre clé de l'impact de l'acidification des eaux sur les organismes marins tel que le ptéropode, *Limacina helicina*, organisme clé des écosystèmes polaires observé principalement en surface (Kobayashi, 1974 ; Kleypas et al., 2006 ; Comeau et al., 2009). La zone de compensation (ou lysocline) à laquelle la calcite et l'aragonite deviennent sous-saturées et donc solubles ($\Omega < 1$) est observée, pendant les campagnes CHINARE 2008 et 2010, à des profondeurs aussi faibles que 25m sur les plateaux (Fig. 5 en annexe a) et entre 50 et 150m au-dessus des bassins. Cette sous-saturation de l'aragonite est liée à la circulation des eaux pacifiques riches en produits de reminéralisation de la matière organique. Dans l'Océan Nord Pacifique, la lysocline se situe en général autour de 500 m pour l'aragonite et 3000 m pour la calcite (Broecker and Peng, 1982). Ces profondeurs sont encore plus élevées dans l'Océan Nord Atlantique.

Les plus fort pH (8.4) sont associés aux eaux de surface des plateaux où la pompe biologique soustrait du CO₂ ; ces valeurs sont en accord avec celles observées en 1999 et 2003 sur le plateau (Chen et Gao, 2007). Les plus fort Ω_{Ar} de surface ($\Omega_{Ar} > 2$) sont également observés en surface du plateau et auraient augmenté entre 1994 (1.87 ± 0.60), 2008 (2.08 ± 0.41) et 2010 (2.20 ± 0.27). L'allongement de la période libre de glace au-dessus des plateaux pourrait être une hypothèse expliquant une prise de carbone plus grande par l'activité biologique et donc un Ω_{Ar} plus fort.

4. Conclusions

La prise de CO₂ a augmentée en 2008 et 2010 suite à la libération des glaces dans le sud des bassins profonds mais pourrait rapidement saturer les eaux de surface en CO₂ conduisant à un ralentissement de la prise de CO₂ et à une acidification des eaux. Dans le sud du Canada Abyssal Plain, la pCO₂ de surface en 2008 et 2010 est 30% plus élevé qu'en 2002. Dans le Chukchi Abyssal Plain, la pCO₂ est passé de $218 \pm 26 \mu\text{atm}$ en 1994, $273 \pm 15 \mu\text{atm}$ en 2008 et $298 \pm 6 \mu\text{atm}$ en 2010. Cette augmentation du pCO₂ en surface serait causée par une vitesse d'invasion du CO₂ dans la couche de surface 10 fois supérieure à celle observée dans l'océan global. L'invasion du CO₂ dans le sud des bassins serait facilitée par la disparition de la banquise et par l'accumulation d'eau de fonte de la glace qui accroît la solubilité du CO₂. Le réchauffement des eaux, associé à une libération des glaces pendant une période plus longue et sur une surface plus grande aurait un impact mineur sur la pCO₂ en comparaison de l'effet

de la salinité au-dessus des bassins et de l'activité biologique sur les plateaux. La désalinisation réduit la capacité tampon des eaux en solubilisant le CO₂ aux dépens des ions CO₃²⁻ qui diminuent. D'autre part, l'injection d'eau dessalée en surface renforce la stratification. Le mélange vertical faible et la capacité tampon réduite des eaux soumises à une pénétration rapide du CO₂ atmosphérique pourraient mener à une saturation rapide du CO₂ et à une acidification intense des eaux de surface. Cette acidification est suggérée par la diminution du pH de 0.1 à 0.2 unités en 2008 et 2010 par rapport à 1994 dans le sud des bassins et se traduit par une diminution du degré de saturation de l'aragonite ($\Omega_{Ar} \sim 1$) mettant en danger des espèces communes de l'océan Arctique tels que les ptéropodes.

L'apport d'eau douce issue de la fonte de la banquise et des glaces continentales affecte également la chimie des eaux en sub-surface mais cet impact pourrait être différent en fonction de la source d'eau douce. La fonte importante de la banquise entre 2005 et 2008 aurait augmenté le pH et la capacité des eaux à stocker du carbone anthropique grâce au fort pouvoir de dilution des eaux de fonte de la glace de mer sur A_T et C_T . Au contraire un apport d'eau douce en provenance des fleuves canadiens (Mackenzie) plus important dans les bassins Arctique en 2010 par rapport à 2008 aurait réduit la capacité tampon et acidifié les eaux à cause du fort rapport C_T/A_T des eaux de fleuves. L'origine des eaux douces accumulées en surface pourrait dépendre de l'Oscillation Arctique. En phase OA+, observé en 2008, l'accumulation d'eau douce en Arctique de l'ouest serait principalement issue de la fonte et des fleuves sibériens. La phase OA-, observée en 2005 et 2010, favoriserait l'accumulation d'eau douce en provenance du Mackenzie.

L'impact de la pompe biologique sur la prise de carbone est remarqué dans deux zones: au-dessus des plateaux et au niveau du front de glace des bassins. En 2008 et 2010, un puits de CO₂ important ($\Delta pCO_2 = 200 \mu atm$) au-dessus des plateaux est généré par une active pompe biologique liée à la croissance de phytoplancton de grande taille. La pompe biologique est également stimulée au niveau du front de glace au-dessus des bassins profonds. Les relativement fortes productions primaires de cette zone ($PP = 0.2 \pm 0.1 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$) associées à la croissance de diatomées et de nanoflagellés conduisent à un puits de CO₂ plus important que lorsque la zone était complètement couverte de glace. Le déplacement du front de glace au-dessus des bassins pourrait constituer une prise importante de CO₂ dissous et

retarder la saturation en CO₂ des eaux de surface. Cependant, l'efficacité de cette pompe biologique pourrait être de courte durée à cause des faibles ressources en nitrate des eaux de surface des bassins. Si l'accumulation d'eaux douce s'accroît dans les prochaines années, l'approfondissement de la nutricline et la dilution des nutriments en surface avant même le retrait des glaces pourrait limiter l'intensité de la production associée au front de glace.

References

- Anderson, L. G., Olsson, K., and Chierici, M.: A carbon budget for the Arctic Ocean, *Global Biogeochem. Cy.*, 12(3), 455–465, 1998.
- Anderson, L. G., and Kaltin, S.: Carbon fluxes in the Arctic Ocean – potential impact by climate change, *Polar Res.*, 20(2), 225–232, 2001.
- Anderson, L. G., Jutterstrom, S., Kaltin, S., Jones, E. P., and Bjork, G. R.: Variability in river runoff distribution in the Eurasian basin of the Arctic Ocean, *J. Geophys. Res.*, 109, C01016, doi:10.1029/2003JC001773, 2004.
- Anderson, L. G., Tanhua, T., Björk, G., Hjalmarsen, S., Jones, E. P., Jutterström, S., Rudels, B., Swift, J.H., and Wahlström, I.: Arctic ocean shelf-basin interaction: An active continental shelf CO₂ pump and its impact on the degree of calcium carbonate solubility, *Deep-Sea Res. Pt. I*, 57, 869–879, 2010.
- Arrigo, K.R., van Dijken, G., and Pabi, S.: The impact of a shrinking Arctic ice cover on marine primary production, *Geophysical Research Letters* 35, L19603, <http://dx.doi.org/10.1029/2008GL035028>, 2008.
- Banse, K., and English, D. C.: Comparing phytoplankton seasonality in the eastern and western subarctic Pacific and the western Bering Sea, *Prog. Oceanogr.*, 43, 235–288, 1999.
- Bates, N. R.: Air-sea CO₂ fluxes and the continental shelf pump of carbon in the Chukchi Sea adjacent to the Arctic Ocean, *J. Geophys. Res. Oceans*, 111, C10013, doi:10.129/2005JC003083, 2006.
- Bates, N.R., and Mathis, J.T.: The Arctic Ocean marine carbon cycle: Evaluation of air-sea carbon dioxide exchanges, ocean acidification impacts and potential feedbacks. *Biogeosciences* 6(11):2,433–2,459, <http://dx.doi.org/10.5194/bg-6-2433-2009>, 2009.
- Bates, N.R., Michaels A.F., and Knap A.H.: Seasonal and interannual variability of the oceanic carbon dioxide system at the U.S. JGOFS Bermuda Atlantic Time-series Site. *Deep-Sea Res. II*, 43(2-3), 347-383, 1996.
- Bates, N. R., Takahashi, T., Chipman, D. W. and Knapp, A. H.: Variability of pCO₂ on diel to seasonal time scales in the Sargasso Sea. *Jour. Geophys. Res.*, 103, 15567-15585, 1998.
- Bates, N.R., Moran, S.B., Hansell, D.A., and Mathis, J.T.: An increasing CO₂ sink in the Arctic Ocean dues to sea-ice loss, *Geophys. Res. Lett.* 23, L23609, doi:10.1029/2006GL027028, 2006.
- Borges A.V., Delille B., Frankignoulle M.: Budgeting sinks and sources of CO₂ in the coastal ocean : diversity of ecosystems counts. *Geophysical Research Letters* 32,L14601, 2005
- Borges A.V., Schiettecatte L.-S., Abril G., Delille, B., Gazeau F. Carbon dioxide in European coastal waters. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 70 (3), 375–387., 2006
- Broecker, W.S. and Peng, T.-H.: *Tracers in the Sea*. Eldigio Press, Palisades, NY, 690 pp, 1982.
- Cai, W.-J., Chen, L., Chen, B., Gao, Z., Lee, S.H., Chen, J., Pierrot, D., Sullivan, K., Wang, Y., Hu, X., and others: Decrease in the CO₂ uptake capacity in an ice-free Arctic Ocean basin. *Science* 329:556, <http://dx.doi.org/10.1126/science.1189338>, 2010.
- Caldeira, K. and Wickett, M. E.: Anthropogenic carbon and ocean pH, *Nature*, 425, p. 365, 2003.
- Chen, L. Q. and Gao, Z. Y.: Spatial variability in the partial pressures of CO₂ in the northern Bering and Chukchi seas, *Deep-Sea Res. II*, 54(23–26), 2619–2629, doi:10.1016/j.dsr2.2007.08.010, 2007.
- Comeau, S., Gorsky, G., Jeffree, R., Teyssie', J.-L., and Gattuso, J.-P.: Impact of ocean acidification on a key Arctic pelagic mollusc (*Limacina helicina*), *Biogeosciences*, 6, 1877–1882, 2009
- Cooper, L.W., McClelland, J.W., Holmes, R.M., Raymond, P.A., Gibson, J.J., Guay, C.K., and Peterson, B.J.: Flow-weighted values of runoff tracers ($\delta^{18}O$, DOC, Ba, alkalinity) from the six largest Arctic river, *Geophysical Research Letters* 35, L18606, <http://dx.doi.org/10.1029/2008GL035007>, 2008.
- Delille, B.: Inorganic carbon dynamics and air-ice-sea CO₂ fluxes in the open and coastal waters of the Southern Ocean. Ph.D. thesis, Univ. of Liege, 2006.

- Dickson, A. G., and Millero, F. J.: *A comparison of the equilibrium constants for the dissociation of carbonic acid in seawater media*, *Deep Sea Res.*, 34, 1733–1743, 1987.
- DOE (1994) *Handbook of methods for the analysis of the various parameters of the carbon dioxide system in sea Water. Version 2*, A. G. Dickson & C. Goyet, eds. ORNL/CDIAC-74.
- Edmond J.M.: *High precision determination of titration alkalinity and total carbon dioxide content of seawater by potentiometric titration*. *Deep Sea Res.* 17, 737-750, 1987.
- Fransson, A., Chierici, M., Nojiri, Y.: *New insights into the spatial variability of the surface water carbon dioxide in the varying sea ice condition in the Arctic Ocean*, *Cont. Shelf Res.*, 29, 1317–1328, 2009.
- Goyet, C., Poisson, A.: *New determination of carbonic acid dissociation constants in seawater as a function of temperature and salinity*. *Deep-Sea Res.* 36, 1635–1654, 1989.
- Gruber, N.: *Warming up, turning sour, losing breath: ocean biogeochemistry under global change*. *Phil. Trans. R. Soc. A. Vol. 369, No. 1943, pp. (1980-1996), 1471-2962, 2011*
- Jackson, J. M., Carmack, E. C., McLaughlin, F. A., Allen, S. E., and Ingram, R. G.: *Identification, characterization, and change of the near-surface temperature maximum in the Canada Basin, 1993-2008*, *J. Geophys. Res.*, 115, C05021, doi:10.1029/2009JC005265, 2010.
- Jones, E.P., Anderson, L.G., Jutterstrom, S., Mintrop, L., Swift, J.H.: *Pacific freshwater, river water and sea ice meltwater across Arctic Ocean basins: Results from the 2005 Beringia Expedition*, *J. Geophys. Res.* 113, C08012, doi:10.1029/2007JC004124, 2008.
- Jutterström, S. and Anderson L.G.: *The saturation of calcite and aragonite in the Arctic Ocean*. *Mar. Chem.*, 94, 101-110, 2005.
- Kaltin, S. and Anderson, L. G.: *Uptake of atmospheric carbon dioxide in Arctic shelf seas: Evaluation of the relative importance of processes that influence pCO₂ in water transported over the Bering-Chukchi Sea shelf*, *Mar. Chem.*, 94(1-4), 67–79, doi:10.1016/j.marchem.2004.07.010, 2005.
- Kobayashi, H. A.: *Growth cycle and related vertical distribution of the thecosomatous pteropod Spiratella "Limacina" helicina in the central Arctic Ocean.*, *Mar. Biol.* 26, 295–301, 1974.
- Kleypas, J. A., Feely, R. A., Fabry, V. J., Langdon, C., Sabine, C. L., and Robbins, L. L.: *Impacts of Ocean Acidification on Coral Reefs and Other Marine Calcifiers: A Guide for Future Research, report of a workshop held 18–20 April 2005, St. Petersburg, FL, sponsored by NSF, NOAA, and the US Geological Survey, 2006.*
- Lewis, E., and Wallace, D. W. R.: *Program Developed for CO₂ System Calculations*, ORNL/CDIAC-105, Carbon Dioxide Information Analysis Center, Oak Ridge National Laboratory, U.S. Department of Energy, Oak Ridge, Tennessee, 1998.
- Lueker, T., Dickson, A., and Keeling, C.: *Ocean pCO₂ calculated from dissolved inorganic carbon, alkalinity, and equations for K₁ and K₂: validation based on laboratory measurements of CO₂ in gas and seawater at equilibrium*, *Mar. Chem.*, 70 (1-3), 105–119, 2000.
- Macdonald, R.W., Carmack, E.C., McLaughlin, F.A., Falkner, K.K., Swift, J.H.: *Connections among ice, runoff and atmospheric forcing in the Beaufort Gyre*. *Geophysical Research Letters* 26 (15), 2223–2226, 1999.
- McPhee, MG, Proshutinsky, A, Morison, LH, Steele, M, Alkire, MB: *Rapid change in freshwater content of the Arctic Ocean*. *Geophysical Research Letters*, 36, L10602, doi: 10.1029/2009GL037525, 2009.
- Mehrbach, C., Culbertson, C.H., Hawley, J.E., and Pytkowicz, R.M.: *Measurement of the apparent dissociation constants of carbonic acid in seawater at atmospheric pressure*. *Limnol.Oceanogr.* 18: 897–907, 1973.
- Miller, L. A., Papakyriakou, T. N., Collins, R. E., Deming, J. W., Ehn, J., Macdonald, R. W., Mucci, A., Owens, O., Raudsepp, M., and Sutherland, N.: *Carbon dynamics in sea ice: A winter flux time series*, *J. Geophys. Res.*, 116, C02028, doi:10.1029/2009JC006058, 2011
- Millero, F. J.: *Thermodynamics of the carbon dioxide system in the oceans*, *Geochim. Cosmochim. Acta*, 59 (4), 661–677, 1995.

- Morison, J., Kwok, R., Peralta-Ferriz, C., Alkire, M., Rigor, I., Andersen, R., Steele, M.: *Changing Arctic Ocean freshwater pathways*, *Nature*, 481, 66–70, 2012.
- Mucci, A.: *The solubility of calcite and aragonite in seawater at various salinities, temperatures and at one atmosphere pressure*, *Am. J. Sci.*, 283, 781–799, 1983.
- Murata, A., and Takizawa, T.: *Summertime CO₂ sinks in shelf and slope waters of the western Arctic Ocean*, *Cont. Shelf Res.*, 23(8), 753–776, doi:10.1016/S0278-4343(03)00046-3, 2003.
- Olsson, K., and Anderson, L.G.: *Input and biogeochemical transformation of dissolved carbon in the Siberian shelf seas*, *Cont. Shelf Res.*, 17, 819–833, 1997.
- Orr, J. C., Fabry, V. J., Aumont, O., Bopp, L., Doney, S. C., Feely, R. A., Gnanadesikan, A., Gruber, N., Ishida, A., Joos, F., Key, R. M., Lindsay, K., Maier-Reimer, E., Matear, R., Monfray, P., Mouchet, A., Najjar, R. G., Plattner, G.-K., Rodgers, K. B., Sabine, C. L., Sarmiento, J. L., Schlitzer, R., Slater, R. D., Totterdell, I. J., Weirig, M. F., Yamanaka, Y., and Yool, A.: *Anthropogenic ocean acidification over the twenty-first century and its impact on calcifying organisms*, *Nature*, 437, 681–686, 2005.
- Pabi, S., van Dijken, G.L., and Arrigo, K.R.: *Primary production in the Arctic Ocean, 1998–2006*. *Journal of Geophysical Research* 113, C08005, <http://dx.doi.org/10.1029/2007JC004578>, 2008.
- Peterson, B. J., Holmes, R. M., McClelland, J. W., Voïro'smarty, C. J., Lammers, R. B. Shiklomanov, A. I. Shiklomanov, I. A., and Rahmstorf, S.: *Increasing river discharge to the Arctic Ocean*, *Science*, 298, 2171–2173, 2002.
- Proshutinsky, A. Y., and Johnson, M. A.: *Two circulation regimes of the wind-driven Arctic Ocean*, *J. Geophys. Res.*, 102(C6), 12,493–12,514, doi:10.1029/97JC00738, 1997.
- Rabe, B., Karcher, M., Schauer, U., Toole, J.M., Krishfield, R.A., Pisarev, S., Kauker, F., Gerdes, R., and Kikuchi, T.: *An assessment of Arctic Ocean freshwater content changes from the 1990s to the 2006–2008 period*, *Deep Sea Research Part I* 58:173–185, doi:10.1016/j.dsr.2010.12.002, 2011.
- Revelle, R., and Suess, H. E.: *Carbon dioxide exchange between atmosphere and ocean and the question of an increase of atmospheric CO₂ during the past decades*, *Tellus*, 9, 18–27, 1957.
- Rigor, I. G., Wallace, J. M., and Colony, R. L.: *On the response of sea ice to the Arctic Oscillation*, *J. Clim.*, 15(18), 2648–2663, doi:10.1175/1520-0442(2002)015<2648:ROSITT>2.0.CO;2, 2002.
- Rysgaard, S., Glud, R. N., Sejr, M. K., Bendtsen, J., and Christensen, P. B.: *Inorganic carbon transport during sea ice growth and decay: A carbon pump in polar seas*, *J. Geophys. Res.*, 112, C03016, doi:10.1029/2006JC003572, 2007.
- Sabine, C.L., Feely, R.A., Gruber, N., Key, R.M., Lee, K., Bullister, J.L. et al.: *The oceanic sink for anthropogenic CO₂*, *Science*, 305, 367–371, 2004.
- Sambrotto, R. N., Goering, J. J., and McRoy, C. P.: *Large yearly production of phytoplankton in the western Bering Sea*, *Science*, 225, 1147–1155, 1984.
- Sarmiento, J. L., Gruber, N.: *Ocean Biogeochemical Dynamics*. Princeton University Press, Princeton, NJ, 464pp, 2006.
- Semiletov, I., Makshatas, A. I., Akasofu, S.-I., and Andreas, E. L.: *Atmospheric CO₂ balance: The role of arctic sea ice*, *Geophys. Res. Lett.*, 31(5), L05121, doi:10.1029/2003GL017996, 2004.
- Shadwick E.H., Thomas H., Gratton Y., Leong D., Moore S.A., Papakyriakou T., Prowe A.E.F.: *Export of Pacific carbon through the Arctic Archipelago to the North Atlantic*, *Continental Shelf Research* 31, 806–816, 2011
- Siegenthaler, U.: *Carbon dioxide: Its Natural Cycle and Anthropogenic Perturbations in the role of air-sea exchange in geochemical cycling*, P. Buat-Menard, ed., Reidel, 1986.
- Steinacher M., Joos F., Frölicher T.L., Plattner G.-K., Doney S.C.: *Imminent ocean acidification in the Arctic projected with the NCAR global coupled carbon cycle-climate model*. *Biogeosciences* 6:515–533, 2009.

- Stroeve J.C., Maslanik J., Serreze M.C., Rigor I., Meier W., Fowler C.: *Sea ice response to an extreme negative phase of the Arctic Oscillation during winter 2009/2010*, *Geophys. Res. Lett.* 38, L02502, doi:10.1029/2010GL045662, 2011.
- Stumm, W. and Morgan J. J.: *Aquatic Chemistry*, 780 pp., Wiley, New York, 1981.
- Takahashi, T., Olafsson J., Goddard J. G., Chipman D. W., and Sutherland S. C.: *Seasonal variation of CO₂ and nutrients in the high-latitude surface oceans: a comparative study*, *Global Biogeochem. Cycles*, 7 (4), 843-878, 1993.
- Wanninkhof, R., Lewis, E., Feely, R. A., and Millero, F. J.: *The optimal carbonate dissociation constants for determining surface water pCO₂ from alkalinity and total inorganic carbon*, *Mar. Chem.*, 65, 291{301}, 1999.
- Weiss, R.: *Carbon dioxide in water and seawater: The solubility of non-ideal gas*, *Mar. Chem.*, 2, 203-215, 1974.
- Wheeler, P. A., Gosselin, M., Sherr, E., Thibault, D., Kirchman, D. L., Benner, R. and Whitley, T. E.: *Active cycling of organic carbon in the central Arctic Ocean*. *Nature*, 380, 697-699, 1996.
- Woodgate, R.A., Aagaard, K., Weingartner, T.J.: *Monthly temperature, salinity, and transport variability of the Bering Strait throughflow*. *Geophys. Res. Lett.* 32: L04601, doi:10.1029/2004GL021880, 2005.
- Yamamoto-Kawai, M., Tanaka, N., and Pivovarov, S.: *Freshwater and brine behaviors in the Arctic Ocean deduced from historical data of delta O-18 and alkalinity (1929–2002 AD)*, *J. Geophys. Res.*, 110(C10), C10003, doi:10.1029/2004JC002793, 2005.
- Zeebe, R.E., Wolf-Gladrow, D.: *CO₂ in Seawater: Equilibrium, Kinetics, Isotopes*. Amsterdam: Elsevier Science, B.V. 346 pp, 2001.

Annexes

a. Figures annexes

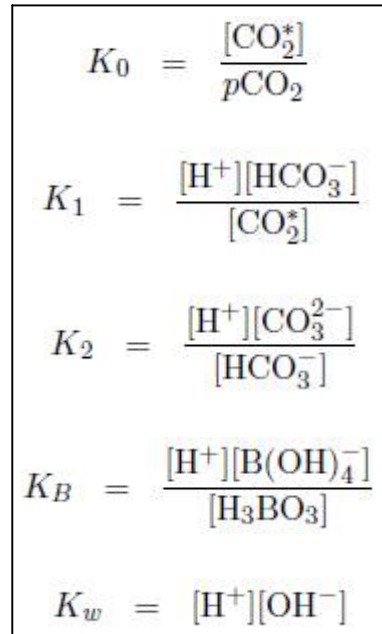


Figure 1 : Equations des constantes de dissociation utilisées dans les calculs des composantes du système des carbonates.

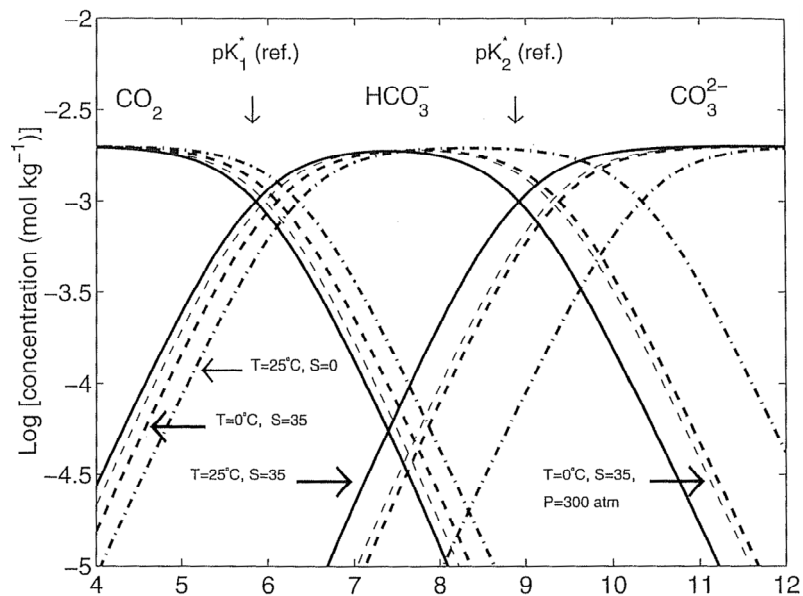


Figure 2: Illustration de l'effet de la température, pression et salinité sur les pK₁ et pK₂ (pK = -log₁₀(K)) et sur les concentrations des trois formes inorganiques du dioxyde de carbone dans l'eau CO₂, HCO₃⁻, CO₃²⁻. Le cas de référence est T = 25°C, S = 35 et P = 1 atm (ligne pleine). (D'après Zeebe et Wolf-Gladrow, 2001).

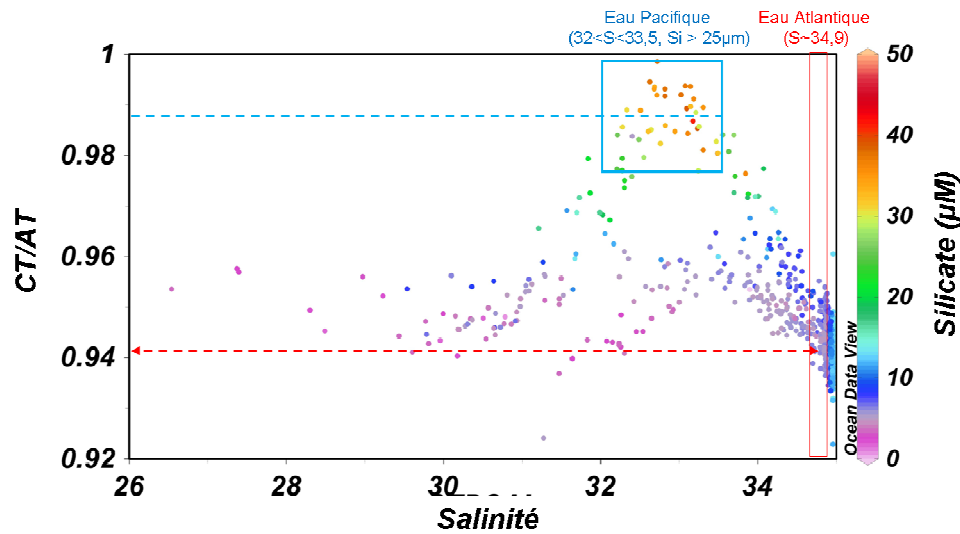


Figure 3 : Rapport C_T/A_T en fonction de la salinité pour les eaux de la mission ODEN 2005. Les eaux pacifiques (encadré bleu) sont mises en évidence par un maximum de silicate (gamme de couleur), une salinité entre 32 et 33.5 et un rapport C_T/A_T élevé (0.99), les eaux atlantiques ont une salinité autour de 34.9 et un rapport C_T/A_T entre 0.93 et 0.95 (encadré rouge).

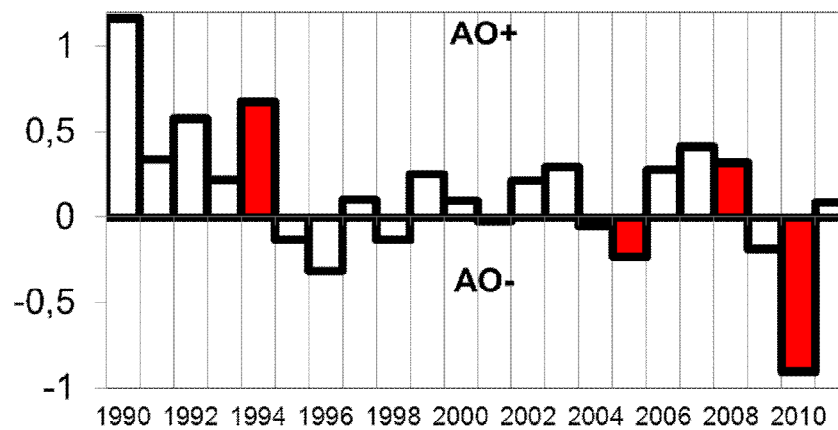


Figure 4 : Index de l'Oscillation Arctique (OA) entre 1990 et 2010. Les années discutées dans ce chapitre sont marquées en rouge. Elles correspondent à des phases OA+ (1994 et 2008) et OA- (2005 et 2010). http://nsidc.org/arcticmet/patterns/arctic_oscillation.html.

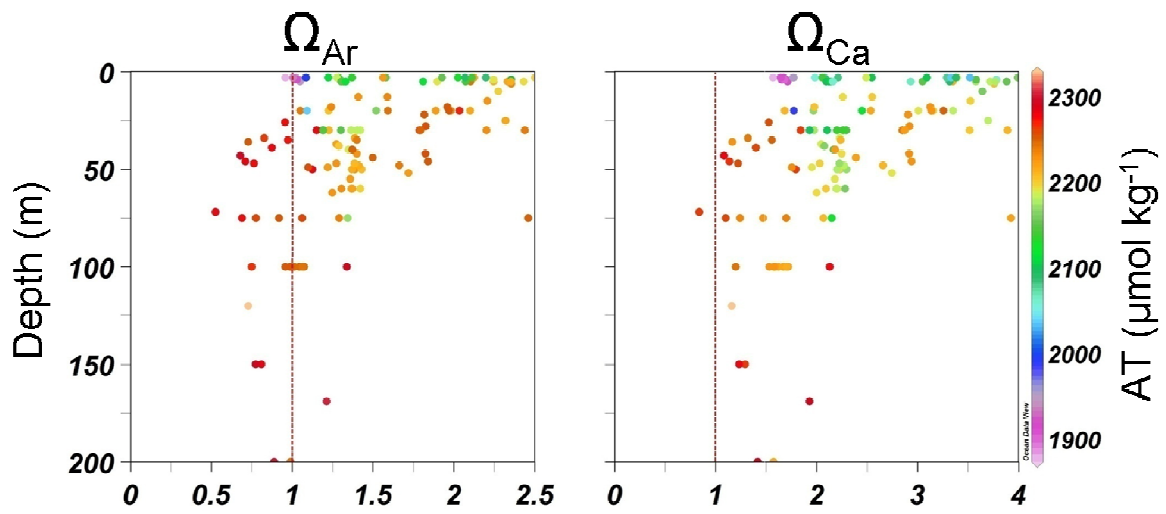


Figure 5 : Solubilité de l'aragonite (Ω_{Ar}) et de la calcite (Ω_{Ca}) dans les 200 premiers mètres de la colonne d'eau pendant la campagne CHINARE 2010. Le calcul du degré de saturation est basé sur les équations 8 et 9 (section 1.2). Des valeurs de $\Omega < 1$ illustrent une sous-saturation impliquant la dissolution de l'espèce carbonaté et les valeurs $\Omega > 1$ une sursaturation.

b. Tables annexes

Table 1 : Paramètres physiques et chimique des eaux de surface en 1994 dans les principales zones présentées dans cette étude.

Zone	Salinité	T (°C)	A _T (μmol/kg ⁻¹)	C _T (μmol/kg ⁻¹)	C _T /A _T	pH	pCO ₂ (μatm)	Facteur De Revelle
Plateau de Chukchi (68-74°N)	31,9 ± 0,7	0,3 ± 3,3	2214 ± 32	2022 ± 53	0,913 ± 0,017	8,290 ± 0,034	219 ± 53	12,83 ± 2,37
Mer de Beaufort (72-77°N)	-	-	-	-	-	-	-	-
Chukchi Abyssal Plain (74-77°N)	30,7 ± 0,4	-1,5 ± 0,1	2158 ± 8	1997 ± 19	0,925 ± 0,008	8,245 ± 0,047	218 ± 26	13,58 ± 0,68
Zone marginale de glace (77-83°N)	31,2 ± 0,8	-1,0 ± 0,0	2182 ± 39	2058 ± 32	0,943 ± 0,005	8,135 ± 0,026	291 ± 18	15,35 ± 0,56
Alpha Ridge (83-88°N)	32,1 ± 0,7	-1,7 ± 0,1	2218 ± 30	2087 ± 29	0,941 ± 0,002	8,142 ± 0,016	287 ± 13	15,02 ± 0,23

Table 2 : Paramètres physiques et chimique des eaux de surface en 2008 dans les principales zones présentées dans cette étude.

Zone	Salinité	T (°C)	A _T (μmol/kg ⁻¹)	C _T (μmol/kg ⁻¹)	C _T /A _T	pH	pCO ₂ (μatm)	Facteur de Revelle
Plateau de Chukchi (68-74°N)	30,6 ± 0,7	0,6 ± 2,4	2123 ± 37	1921 ± 49	0,905 ± 0,016	8,313 ± 0,088	184 ± 47	11,98 ± 1,32
Mer de Beaufort (72-77°N)	25,8 ± 2,0	1,8 ± 1,8	1897 ± 98	1795 ± 72	0,947 ± 0,012	8,112 ± 0,063	288 ± 40	15,99 ± 1,37
Chukchi Abyssal Plain (74-77°N)	26,7 ± 0,8	-0,6 ± 0,3	1931 ± 60	1833 ± 56	0,949 ± 0,003	8,128 ± 0,019	273 ± 15	16,18 ± 0,34
Zone marginale de glace (77-83°N)	28,6 ± 1,2	-1,3 ± 0,2	2029 ± 72	1905 ± 54	0,939 ± 0,008	8,184 ± 0,039	244 ± 20	14,98 ± 0,89
Alpha Ridge (83-88°N)	28,2 ± 0,4	-1,5 ± 0,1	2004 ± 32	1896 ± 32	0,946 ± 0,003	8,146 ± 0,015	266 ± 12	15,75 ± 0,37

Table 3 : Paramètres physiques et chimique des eaux de surface en 2010 dans les principales zones présentées dans cette étude.

Zone	Salinité	T (°C)	A _T (μmol/kg ⁻¹)	C _T (μmol/kg ⁻¹)	C _T /A _T	pH	pCO ₂ (μatm)	Facteur De Revelle
Plateau de Chukchi (68-74°N)	30,3 ± 1,3	3,5 ± 2,7	2112 ± 77	1901 ± 93	0,900 ± 0,017	8,290 ± 0,113	199 ± 59	11,61 ± 1,10
Mer de Beaufort (72-77°N)	26,4 ± 0,2	-0,1 ± 0,7	1906 ± 16	1823 ± 14	0,957 ± 0,001	8,066 ± 0,012	316 ± 12	17,14 ± 0,19
Chukchi Abyssal Plain (74-77°N)	26,7 ± 0,9	-0,3 ± 1,3	1973 ± 79	1879 ± 62	0,952 ± 0,006	8,103 ± 0,017	298 ± 6	16,63 ± 0,86
Zone marginale de glace (77-83°N)	29,0 ± 1,1	-1,4 ± 0,1	2055 ± 60	1944 ± 47	0,946 ± 0,008	8,139 ± 0,046	277 ± 28	15,77 ± 0,10
Alpha Ridge (83-88°N)	30,3 ± 0,3	-1,5 ± 0,1	2106 ± 19	1993 ± 23	0,946 ± 0,002	8,124 ± 0,018	291 ± 6	15,63 ± 0,28

Conclusions générales

Des observations *in situ* acquises dans le secteur Pacifique de l'océan Arctique, pendant des étés records de fonte de la banquise, en 2008 et 2010 suggèrent qu'une fonte intense de la glace de mer et de la glace continentale modifierait à la fois la production primaire, la distribution des espèces phytoplanctoniques et la capacité de l'océan à pomper du CO₂.

Le recul de la banquise en Arctique au-dessus des bassins profonds conduirait à une diminution de la production primaire, à une dominance des nanoflagellées et à l'augmentation de la pénétration du CO₂ atmosphérique. Cette invasion récente du CO₂ dans les bassins profonds se traduit par une acidification des eaux de surface parmi les plus intenses de l'océan global.

Cet appauvrissement des bassins de l'arctique de l'ouest, en terme de production primaire, provoqué par la fonte accrue de la glace rejoint celui pronostiqué par les modèles pour l'océan global en réponse à l'augmentation de la stratification des eaux lié au changement climatique actuel. La réduction de la biomasse et la prolifération des cellules de petites tailles (nanoplancton) au détriment des diatomées dans la zone nouvellement libérée des glaces du bassin est une réponse contraire à celle décrite par la littérature récente au-dessus des plateaux peu profonds à savoir une fertilisation et une augmentation de la production primaire.

Une autre conséquence significative engendrée par l'accélération de la fonte est le déplacement vers des latitudes de plus en plus polaires du front de glace ainsi que l'expansion de la zone marginale de glace. C'est uniquement dans cette région du front de glace que nos données montrent l'apparition de « hots spots du large » où tant la production primaire que la croissance de grosses diatomées seraient favorisées par la fonte de la glace. Ces « hots spots du large » peuvent présenter des biomasses phytoplanctoniques proches de celles couramment observées au niveau du front de glace des mers marginales peu profondes de l'Arctique.

L'augmentation de la surface d'échange entre l'océan et atmosphère causée par le recul de la banquise entraîne une pénétration accrue du CO₂ qui s'avère bien plus rapide que dans les autres océans et conduit à une augmentation de la pCO₂ de surface. L'intensité de cette invasion est contrôlée non pas par la température comme dans la plupart des océans mais par la désalinisation et la dilution des eaux de surface induite par la fonte de la glace de mer mais aussi des glaces continentales bordant l'océan Arctique.

Dans un océan Arctique avec peu de glace, il apparaît que l'accumulation d'eau douce, « freshening », générée par la fonte de la glace de mer et les apports des fleuves exerce un contrôle majeur sur la distribution des populations phytoplanctoniques et la prise de CO₂ atmosphérique. Le retrait des glaces pourrait faire passer cet océan d'un régime limité par la lumière à un régime limité par les nutriments. La couche d'eaux de fonte, matérialisée par la couche de surface dessalée (SFL-Surface Fresh Layer), limite la taille du réservoir de nutriments et induit un approfondissement de la nutricline et un renforcement de la stratification. La SFL est fortement déficitaire en nitrates comme le souligne la valeur du rapport molaire N/P de 1/1. Les eaux pacifiques d'hiver, riches en Si mais pauvres en N (N/P = 6/1) sont présentes jusqu'à une latitude de 86°N et constituent la source majeure de nutriments en sub-surface des bassins profonds et une source considérable pour le plateau continental. Le freshening réduit la production et les biomasses de phytoplancton en surface et conduit au développement de communautés pélagiques profondes dominées par des nanoflagellées de type chrysophytes et prymnesiophytes. L'accumulation d'eau douce et le retrait des glaces pourraient au contraire désavantager le gros phytoplancton (diatomées et dinoflagellés) ainsi que le picoplancton ; ce dernier pourrait être peu adapté à une exposition longue et intense au rayonnement ultra-violet (UV).

Le « freshening » agit sur le système des carbonates par deux mécanismes : la dilution et la désalinisation. La désalinisation augmente la solubilité et la sous-saturation en CO₂ des eaux Arctiques accélérant ainsi son invasion dans l'océan de surface. D'autre part, la capacité tampon des eaux est réduite par l'augmentation de la fraction de CO₂ et la diminution du CO₃²⁻. En effet, l'entrée du CO₂ atmosphérique est difficilement neutralisée par les ions CO₃²⁻ ce qui conduit à une acidification des eaux. Le renforcement de la stratification par la salinité accentue d'autant plus la saturation des eaux de surface en empêchant le piégeage en profondeur du CO₂ anthropique. L'effet de la dilution sur le CO₂ dépend si les eaux proviennent de la fonte de la glace de mer ou de la fonte de la glace continentale apportée par les fleuves. Les eaux des fleuves ont un faible pouvoir de dilution et une forte concentration en C_T. Leur mélange avec l'eau de mer serait susceptible de réduire la capacité tampon et le pH des eaux. L'impact des fleuves est d'autant plus fort lorsqu'il s'agit de fleuves nord-canadiens, deux fois plus concentrés en C_T que les fleuves sibériens. Au contraire, l'accumulation d'eau de fonte de la banquise par son fort pouvoir de dilution et sa pauvreté en

C_T augmenterait la capacité tampon et le pH des eaux. Ainsi, à long terme, la fonte de la glace de mer pourrait augmenter la taille du puits de CO_2 alors que celle des glaciers continentaux la réduirait.

L'accumulation d'eau douce et sa provenance seraient donc des facteurs clés à étudier dans un océan avec peu de couvert de glace. La climatologie de l'Oscillation Arctique (OA) pourrait être un mécanisme important de contrôle des apports d'eau douce à l'échelle de l'Océan Arctique. La situation OA+ en 2008 a montrée une forte accumulation d'eau douce en provenance de la fonte de la glace de mer associée à une augmentation de la capacité tampon des eaux. Au contraire, en 2010 la configuration OA- aurait accumulée plus d'eau des fleuves canadiens et ainsi réduit la capacité tampon des eaux et donc la capacité de stockage de CO_2 dans la couche de surface.

La comparaison des données obtenues pendant deux années très affectées par la fonte de la glace (2008 et 2010) et une situation beaucoup plus englacée (1994) ont permis de montrer des changements dans la distribution du phytoplancton et la prise de CO_2 dans différentes zones de l'Arctique. La disparition du couvert de glace et la mise en place d'une couche dessalée épaisse approfondiraient les communautés de phytoplancton et favoriseraient le nanoplancton aux dépens des prasinophytes et des diatomées. La biomasse phytoplanctonique totale est du même ordre de grandeur entre une année, 1994, où les bassins profonds étaient très englacés et l'année 2008 fortement touchée par le recul des glaces. Néanmoins, la répartition de la biomasse est différente entre ces deux années. En 2008, la partie libérée de glace des bassins est très appauvrie tandis que sa zone marginale de glace est enrichie et caractérisée par une concentration accrue de diatomées.

L'invasion du CO_2 atmosphérique et la désalinisation des eaux dans le sud des bassins ($<78^\circ N$) auraient conduit à une diminution de la sous-saturation en CO_2 des eaux de surface et à leur acidification en 2008 et 2010 par rapport à 1994. En contrepartie, les eaux sous la couche de mélange isolées de la pénétration du CO_2 anthropique verraient leur capacité tampon et leur pH augmenté grâce à la dilution associée à l'apport massif d'eau de fonte de la banquise. Néanmoins, en 2010, la diffusion en profondeur du CO_2 accumulé chaque été depuis 2007 dans les bassins libres de glace, couplée à un apport plus important d'eaux des fleuves canadiens (OA+), aurait comme effet de réduire la capacité tampon et d'augmenter

l'acidité des 100 premiers mètres de la colonne d'eau par rapport à 2008. A l'inverse, entre 78° et 82°N, la stimulation de la pompe biologique liée à l'apparition du front de glace au-dessus des bassins en 2008 et 2010 aurait pour conséquence un puits de CO₂ plus intense qu'en 1994. Les changements sont moins marqués au nord de 82°N car la glace était toujours présente en 2008 et 2010. Pourtant une accumulation importante d'eau douce fut observée dans les 50 premiers mètres. La dilution des nutriments dans ces eaux a réduit la population de diatomées en surface et induit un déplacement des communautés de phytoplancton vers de plus grandes profondeurs.

Pendant une année de fonte exceptionnelle de la banquise en 2008, la biomasse, la production et les espèces dominantes de phytoplancton ainsi que la pCO₂, présentent également une variabilité zonale marquée. Quatre situations distinctes ont été observées : i) le plateau continental, ii) les eaux libres de glace de mer, iii) la zone marginale de glace ou front de glace de mer, et iv) la zone fortement couverte de glace de mer.

Dans les zones fortement couvertes de glace (latitude > 83°N), l'accumulation d'eau douce en surface est importante et conduit à des conditions proches de celles des bassins profonds libres de glace de mer : les éléments nutritifs sont appauvris en surface et le pic de chlorophylle de sub-surface s'approfondit. Néanmoins, les biomasses et concentrations dans le maximum de chlorophylle sont supérieures à celle des zones libres de glace car le réservoir de nutriments n'est pas épuisé sur l'ensemble de la couche euphotique. Des diatomées de type *Minidiscus sp.*, *Navicula sp.* et *Chaetoceros sp.* dominent les biomasses dans le maximum de chlorophylle confirmant la disponibilité des nutriments à ces hautes latitudes polaires. La présence de glace de mer limite la vitesse des échanges de CO₂ avec l'atmosphère, ce qui se traduit par un état de sous-saturation en 2008 et 2010, relativement proche de celui observé en 1994.

La zone marginale de glace des bassins profonds présente des biomasses et des taux de production relativement élevés et parfois proches des valeurs observées sur le plateau de Chukchi. La production est stimulée par une faible accumulation d'eau douce en surface et un réservoir de nutriments peu profond. L'ouverture récente de la banquise permet au phytoplancton de puiser dans ce réservoir de nutriments proche de la surface, donnant lieu à des floraisons importantes. Ce type de « hots spots » est notamment observé au nord du

Chukchi Borderland où la communauté phytoplanctonique est dominée par des diatomées pennées, *Fragilariopsis sp.* et *Nitzschia spp.*, et des prymnesiophytes. Une augmentation significative du puits de CO₂ est observée dans cette zone sous l'action de la pompe biologique. Néanmoins, cette stimulation de la production primaire reste localisée dans le nord du Chukchi Borderland. L'absence de fortes biomasses au niveau du front de glace dans le Bassin Canadien suggère un épuisement des éléments nutritifs ou des concentrations déjà très faibles avant que la glace ne se brise.

Les eaux du sud des bassins profonds libérées des glaces sont épuisées en nutriments jusqu'à de profondeurs de 50 à 80 m. Cette déplétion résulte de la consommation par le phytoplancton et de l'accumulation d'eau douce en surface. Les eaux de surface sont fortement diluées par les eaux de fonte pauvres en nutriments et la nutricline s'approfondit. De plus, cet apport d'eau douce renforce la stratification de la colonne d'eau et empêche le réapprovisionnement des eaux de surface par les nutriments profonds. Les biomasses et productions de surface sont faibles et dominées par du nanoplancton de type chrysophytes et prymnesiophytes. Les concentrations en chlorophylle sont relativement fortes en sub-surface, mais les taux de production demeurent faibles, limités par les niveaux d'éclairement. La disparition du couvert de glace de mer, la forte désalinisation et la production primaire faible conduisent à une invasion massive du CO₂ qui réduit la sous-saturation ainsi que la capacité tampon des eaux de surface et conduit à leur acidification.

Dans la région du plateau continental de Chukchi dépourvu de glace, la nutricline peu profonde permet une production soutenue caractérisée par des concentrations en chlorophylle élevées et une population phytoplanctonique dominée par des diatomées. Les eaux du sud du plateau, enrichies par les eaux pacifiques, et celle du nord du plateau près du talus continental présentent en fin d'été les plus fortes biomasses et productions. La dominance des diatomées souligne une grande disponibilité en nutriments et suggère un export de carbone important vers les sédiments peu profonds. Le plateau de Chukchi abrite le puits de CO₂ le plus intense de l'ouest Arctique ($\Delta p\text{CO}_2 \sim 200 \mu\text{atm}$) qui souligne l'efficacité de la pompe biologique. En 2010, on observe des biomasses phytoplanctoniques un ordre de grandeur plus faible, néanmoins le puits de CO₂ est de même intensité qu'en 2008. Les observations faites sur le

plateau corroborent celles de précédentes études en termes de production, de biomasse, d'espèces et de sous-saturation du CO₂.

La fonte importante de la glace ne modifierait pas seulement la production et la biomasse du phytoplancton mais aussi la dominance des espèces. Des changements dans les groupes de phytoplancton pourraient avoir un impact sur la structure de la chaîne trophique, la pêche et la pompe biologique à carbone.

Des efflorescences de l'espèce *phaeocystis sp.*, prymnesiophyte typique des régions polaires, se forment dans les zones de front de glace tant du plateau que des bassins profonds. Le développement de ces espèces semblerait associé à un changement rapide des conditions environnementales certainement induit par la fonte récente de la glace. A la fin de l'été, de fortes concentrations de dinoflagellés sont observées dans le sud du plateau de Chukchi. Le développement de cette espèce potentiellement toxique pourrait se répercuter sur les niveaux trophiques supérieurs et la qualité des pêcheries.

En surface des bassins profonds, les concentrations en pigments et les biomasses sont faibles à l'exception de la zone de front de glace. L'essentiel de la biomasse de surface est concentrée dans la zone marginale de glace et associée à des diatomées pennées (*Nitzschia sp.*, *Navicula sp.*). En dehors de la zone marginale de glace, les diatomées sont peu abondantes en surface et le nanoplancton non identifié domine la biomasse.

Un contraste des communautés de phytoplancton est observé entre les zones couvertes ou partiellement couvertes de glace et les zones de bassins libres de glace. Les bassins libre de glace présentent des communautés profondes largement dominées par du nanoplancton non identifié. Les zones couvertes de glaces sont dominées par des diatomées, des dinoflagellés et du nanoplancton. Les abondances relativement importantes de diatomées à des latitudes aussi polaires que 86°N laissent supposer une source de nutriments différente des eaux pacifiques qui à ces latitudes sont profondes et très diluées. La comparaison entre les données de taxonomie et les pigments a conduit à des conclusions similaires au-dessus du plateau riche de Chukchi à savoir une large dominance des diatomées. Au-dessus des bassins oligotrophes ces deux approches soulèvent des différences dans l'interprétation de la dominance du phytoplancton.

Des incertitudes et des questions encore sans réponse

Ce travail soulève de nombreuses questions et a mis en évidence plusieurs incertitudes majeures pour la détermination de l'impact du changement climatique sur le phytoplancton et le cycle du carbone dans l'océan Arctique. Une grande inconnue qui a nécessité d'établir diverses hypothèses est l'absence de connaissances quant aux apports en nutriments mais aussi en carbone dissous par les fleuves dans les bassins centraux. La fonte du permafrost pourrait avoir un impact important sur le contenu chimique des fleuves et modifier profondément la biogéochimie de l'océan Arctique. L'absence de connaissances sur la $p\text{CO}_2$ et sur les concentrations en nutriments pendant l'hiver Arctique induit également de grandes incertitudes quant à l'évaluation de conditions initiales nécessaires pour dresser un bilan annuel de la production primaire et/ou de la prise de carbone à l'échelle d'une région. Dans cette optique de dresser un bilan, le calcul de l'invasion du CO_2 de l'atmosphère est une étape fondamentale qui n'a pas pu être exploitée dans cette étude. Nous avons montré que ce calcul nécessite pour l'Arctique la prise en compte des variations de température, mais aussi de salinité, causées par l'accumulation d'eau douce au cours de l'été. Finalement, l'étude taxonomique a révélé une dominance de petits phytoplanctons non identifiés dans les bassins profonds. Des méthodes d'analyse plus appropriées à ces classes de taille seraient nécessaires.

L'Océan Arctique après 2010 ?

Les rôles clés de la désalinisation et de la dilution des eaux sur le CO_2 et le phytoplancton permettent de proposer un scénario possible de changement à court terme de l'océan Arctique. Dans les prochaines décennies, si la banquise et les glaciers continentaux continuent à fondre intensément, la réponse à la fonte de la glace au-dessus des plateaux et des bassins profonds, qui constituent des environnements très distincts d'un point de vue physique, chimique ou biologique, pourrait être très différente vis-à-vis des producteurs primaires et du CO_2 .

Sur les plateaux, l'allongement de la période productive et un apport continu de nutriments par les fleuves et les eaux pacifiques pourraient maintenir l'action de la pompe biologique sur une plus longue période de temps et accroître la prise de CO_2 et la sous-saturation des eaux en fin d'été.

Au-dessus des bassins, le déplacement du front de glace entraînerait l'apparition de "hots spots" et conduirait à un réel puits de CO₂ sans impact notable sur l'acidité des eaux. Cependant cette stimulation serait probablement de courte durée car les concentrations en nutriments disponibles sont limitées. Les zones libres de glace pourraient devenir rapidement oligotrophiques et dominées par du nanoplancton. L'extension de la partie libre de glace permet une prise supplémentaire de CO₂ atmosphérique. Cependant, la réduction de la capacité tampon des eaux et les faibles productions primaires associées à ces zones ouvertes mèneraient à une saturation en CO₂ et à une acidification rapide de la couche supérieure.

Une accumulation plus importante d'eau des fleuves, engendrée par la fonte des glaces continentales, pourrait enrichir en nutriments les bassins et stimuler la production primaire. Par ailleurs un apport accru de carbone inorganique dissous (C_T) par les fleuves augmenterait la saturation en CO₂ de la surface, convertissant les bassins Arctique en une source potentielle de CO₂ pour l'atmosphère et conduirait à l'acidification des eaux. Au contraire, plus d'apports d'eau douce via la fonte de la banquise pourraient par dilution appauvrir les eaux en nutriments mais aussi en carbone inorganique dissous avec un effet bénéfique pour le pH des eaux.

Perspectives

Les liens entre climat, banquise, eaux de fonte, et flux biogéochimiques en région arctique sont complexes. Notre compréhension de cet écosystème particulièrement exposé au changement climatique est largement limitée par le manque criant de données. Les facteurs climatiques (AO) et environnementaux sont déterminants dans le déclenchement de la fonte et par conséquent sur la production primaire et les flux biogéochimiques associés. Le bilan des apports en nutriments, et leur stœchiométrie dans les eaux déversées chaque année par les grands fleuves sibériens, restent mal connus. L'évaluation de la contribution des eaux fluviales et de celles du pacifique dans ce bilan peut être améliorée grâce à l'utilisation de traceurs passifs, comme le néodyme, ou d'autres traceurs qui sont mesurés dans le cadre du programme international GEOTRACES. L'action de mécanismes physiques hivernaux, tels que la formation de glace ou celle de « saumures », ou biologiques comme l'activité microbienne sont autant d'inconnues de ce bilan. Des campagnes dès le début du printemps permettraient d'établir les conditions initiales du déclenchement de la production primaire, et de suivre leur évolution en fonction des conditions climatiques, à l'échelle interannuelle. Ce type d'investigation nécessite l'utilisation d'instruments capables d'évoluer avec la banquise. Le projet IAOS s'inscrit dans cette optique, mais la possibilité d'installer des capteurs biologiques ou biogéochimiques est encore limitée.

Notre étude a souligné un déficit exceptionnel en nitrates. Les eaux arctiques ont un rapport molaire N/P extrêmement faible de l'ordre de 1/1 en surface, et de 1/6 dans les eaux pacifiques de sub-surface. Quelles sont les raisons de cette anomalie ? Ce déséquilibre par rapport au rapport de Redfield (16/1) se propage-t-il dans la matière phytoplanctonique et microbienne ? Quels sont les répercussions de ces déséquilibres sur les flux de matière exportée ? Quels sont les liens entre rapports molaires, structure et taille du phytoplancton sur les plateaux et les bassins profonds arctiques ? Autant de questions intéressantes qui devraient nous permettre de mieux comprendre cet écosystème polaire particulier. La caractérisation des rapports molaires des différents groupes phytoplanctoniques au cours de la saison et des successions phytoplanctoniques en lien avec les variables environnementales (lumière, stratification, turbidité, vents, etc...) sont nécessaires pour mieux progresser dans la compréhension du fonctionnement de cet écosystème particulier. Cela nécessite bien sûr des campagnes de mesures, le déploiement de moyens à la mer comme les pièges à particules

mais aussi de travailler en lien avec l'outil satellitaire et la modélisation couplée climat/biogéochimie à l'échelle régionale.

Nos travaux soulignent notre faible connaissance quant aux contributions des masses d'eau au bilan des nutriments à l'échelle du bassin, en particulier celle des eaux pacifiques, celle des eaux de fonte de la glace de mer et celle des fleuves. Nous avons notamment montré l'importance des eaux de fonte de glace de mer et continentales sur la capacité tampon de la couche de surface. L'origine de l'eau des fleuves, sibériens ou canadiens, a un impact différent sur la chimie des eaux car ils apportent du matériel dissous et particulaire dans des concentrations différentes. L'apport de nutriments par les fleuves dans les bassins profonds, limité en nitrates, reste une question ouverte. Le fleuve Mackenzie présente un excès important en nitrates par rapport au phosphate, pourtant les eaux de surface du bassin Canadien sont largement déficitaires en nitrates par rapport aux autres éléments nutritifs. Le maximum de silicates dans les bassins fournit une information précieuse pour révéler la présence des eaux pacifiques d'hiver. Par contre la distinction entre les eaux pacifiques d'été et d'hiver reste un challenge. Une pénétration plus importante des eaux pacifiques d'été liée au retrait précoce et à la reformation tardive de la glace pourrait, en plus d'accélérer la fonte de la banquise, modifier la composition chimique et les concentrations en nutriments des eaux.

Bibliographie¹

- Aagaard, K., Carmack, E.C.: *The role of sea ice and other fresh water in the Arctic circulation. Journal of Geophysical Research* 94 (C10), 14,485–14,498, 1989.
- Aagaard, K., Swift, J. H., and Carmack, E. C.: *Thermohaline circulation in the Arctic Mediterranean seas, J. Geophys. Res.*, 90, 4833–4846, doi:10.1029/JC090iC03p04833, 1985.
- ACIA, *Arctic Climate Impact Assessment: Impacts of a Warming Arctic: Arctic Climate Impact and Assessment* (ed. Hassol S.J.), Cambridge University Press, Cambridge, UK., (available at: <http://www.acia.uaf.edu>), pp 1020, 2004.
- ACIA, *Arctic Climate Impact Assessment*, 1042 pp., Cambridge Univ. Press, New York, 2005.
- Alexander, V., and Niebauer, H.J.: *Oceanography of the eastern Bering Sea ice-edge zone in spring, Limnol. Oceanogr.*, 26, 1111-1125, 1981.
- Alvain, S., Moulin C., Dandonneau Y., Bréon F. M.: *Remote sensing of phytoplankton groups in case 1 waters from global SeaWiFS imagery, Deep Sea Res., Part I*, 52, 2005.
- Anderson, L. G., Olsson, K., and Chierici, M.: *A carbon budget for the Arctic Ocean, Global Biogeochem. Cy.*, 12(3), 455–465, 1998.
- Anderson, L. G. and Kaltin, S.: *Carbon fluxes in the Arctic Ocean – potential impact by climate change, Polar Res.*, 20(2), 225–232, 2001.
- Arrigo, K.R., van Dijken, G., Pabi, S.: *Impact of a shrinking Arctic ice cover on marine primary production. Geophys. Res. Lett.* L19603, doi:10.1029/2008GL035028, 35, 2008.
- Bates, N.R., and Mathis, J.T.: *The Arctic Ocean marine carbon cycle: Evaluation of air-sea carbon dioxide exchanges, ocean acidification impacts and potential feedbacks, Biogeosciences* 6(11):2,433–2,459, <http://dx.doi.org/10.5194/bg-6-2433-2009>, 2009.
- Bates, N.R., Moran, S.B., Hansell, D.A., and Mathis, J.T.: *An increasing CO₂ sink in the Arctic Ocean dues to sea-ice loss, Geophys. Res. Lett.* 23, L23609, doi:10.1029/2006GL027028, 2006.
- Bates, N.R., Cai W.-J., and Mathis J.T.: *The ocean carbon cycle in the western Arctic Ocean: Distributions and air-sea fluxes of carbon dioxide. Oceanography* 24(3):186–201, <http://dx.doi.org/10.5670/oceanog.2011.71>, 2011
- Booth, B. C., and Horner, R.A.: *Microalgae on the Arctic Ocean section, 1994: species abundance and biomass, Deep Sea Res. II*, 44(8), 1607–1622, doi:10.1016/S0967-0645(97)00057-X, 1997.
- Benner, R., Benitez-Nelson, B., Kaiser, K., and Amon, R. M. W.: *Export of young terrigenous dissolved organic carbon from rivers to the Arctic Ocean. Geophys. Res. Lett.*, 31, doi:10.1029/2003GL019251, 2004.
- Cai, W.-J., Dai, M., and Wang, Y.: *Air-sea exchange of carbon dioxide in ocean margins: A province-based synthesis, Geophys. Res. Lett.*, 33, L12603, doi:10.1029/2006GL026219, 2006.
- Cai, W.-J., Chen, L., Chen, B., Gao, Z., Lee, S.H., Chen, J., Pierrot, D., Sullivan, K., Wang, Y., Hu, X., and others: *Decrease in the CO₂ uptake capacity in an ice-free Arctic Ocean basin. Science* 329:556, <http://dx.doi.org/10.1126/science.1189338>, 2010.
- Carmack, E.C.: *The Arctic Ocean's freshwater budget: sources, storage and export. In E.L. Lewis, E.P. Jones, P. Lemke, T.D. Prowse and P. Wadhams (eds.), The Freshwater Budget of the Arctic Ocean*, pp. 91–126. Kluwer Academic Press, 2000.
- Carmack E.C. and Chapman D.C.: *Wind-driven shelf/basin exchange on an Arctic shelf: The joint roles of ice cover extent and shelf-break bathymetry. Geophys. Res. Lett.* 30(14): 1778, doi:10.1029/2003GL017526, 2003.

¹ Les références incluses dans les chapitres sont citées en fin de chaque chapitre. Les références citées en dehors de ces 3 chapitres sont indiquées ici.

- Carmack E. and Wassmann P.: Food webs and physical-biological coupling on pan-Arctic shelves: Comprehensive perspectives, unifying concepts and future research. *Prog. Oceanogr.* 71: 446-477, <http://dx.doi.org/10.1016/j.pocean.2006.10.004>, 2006.
- Chapman, W.L., and Walsh, J.E.: Observed climate change in the Arctic, updated from Chapman and Walsh, 1993: Recent variations of sea ice and air temperatures in high latitudes. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 74(1):33-47, 2003.
- Chen, C. T. A., and Borges, A. V.: Reconciling opposing views on carbon cycling in the coastal ocean: Continental shelves as sinks and near-shore ecosystems as sources of atmospheric CO₂, *Deep-Sea Res. II*, 56(8–10), 578–581, doi:10.1016/j.dsr2.2009.01.001, 2009.
- Chen, C.T.A.: New vs. export production on the continental shelf, *Deep-Sea Research II* 50, 1327–1333, 2003.
- Coachman, L.K., Aagaard, K., Tripp, R.B.: *Bering Strait: The Regional Physical Oceanography*, University of Washington Press, Seattle, 1975.
- Comiso, J.C., Parkinson, C.L., Gersten, R., Stock, L.: Accelerated decline in the Arctic sea ice cover, *Geophys. Res. Lett.* 35, L01703, doi:10.1029/2007GL031972, 2008.
- Cooper, L. W., McClelland, J. W., Holmes, R. M., Raymond, P. A., Gibson, J. J., Guay, C. K., and Peterson, B. J.: Flowweighted values of runoff tracers ($\delta^{18}O$, DOC, Ba, alkalinity) from the six largest Arctic rivers. *Geophys. Res. Lett.*, 35, L18606, doi:10.1029/2008GL035007, 2008.
- Cota, G.F., Pomeroy, L.R., Harrison, W.G., Jones, E.P., Peters, F., Sheldon, W.M., Weingartner, T.R.: Nutrients, primary production and microbial heterotrophy in the southeastern Chukchi Sea: Arctic summer nutrient depletion and heterotrophy. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 135: 247-258, 1996.
- Cubasch, U., Meehl, G. A., Boer, G. J., Stouffer, R. J., Dix, M. Noda, A. Senior, C. A. B. Raper, S. C. and Yap, K. S.: Climate change 2001: The scientific basis, in *Climate Change 2001: The Scientific Basis*, edited by J. T. H. et al., Cambridge Univ. Press, New York, 2001.
- Curry, J.A., Schramm, J.L., Ebert, E.: Sea ice-albedo climate feedback mechanism. *Journal of Climate* 8, 240–247, 1995.
- Delille, B., Jourdain, B., Borges, A.V., Tison, J.-L., and Delille, D.: Biogas (CO₂, O₂, dimethylsulfide) dynamics in spring Antarctic fast ice. *Limnology and Oceanography* 52:1,367–1,379, <http://dx.doi.org/10.4319/lo.2007.52.4.1367>, 2007.
- Dittmar, T., and Kattner, G.: The biogeochemistry of the river and shelf ecosystem of the Arctic Ocean: a review, *Mar. Chem.*, 83, 103–120, doi:10.1016/S0304-4203(03)00105-1, 2003.
- Eicken H.: The role of Arctic sea ice in transporting and cycling terrigenous organic matter. R. Stein, R.W. Macdonald (Eds.), *The Organic Carbon Cycle in the Arctic Ocean*, Springer, Berlin pp. 45–53, 2003.
- Fransson, A., Chierici, M., Nojiri, Y.: New insights into the spatial variability of the surface water carbon dioxide in the varying sea ice condition in the Arctic Ocean., *Cont. Shelf Res.* 29, 1317–1328, 2009.
- Gosink, T.A., Pearson, J.G., Kelley, J.J.: Gas movement through sea ice. *Nature* 263:41–42, [HYPERLINK "http://dx.doi.org/10.1038/263041a0"](http://dx.doi.org/10.1038/263041a0) [μhttp://dx.doi.org/10.1038/263041a0](http://dx.doi.org/10.1038/263041a0), 1976.
- Gosselin, M., Levasseur, M., Wheeler, P.A., Horner, R.A., Booth, B.C.: New measurements of phytoplankton and ice algal production in the Arctic Ocean. *Deep-Sea Res. II*, 44: 1623-1644, 1997.
- Gradinger, R.: Sea ice algae: major contributors to primary production and algal biomass in the Chukchi and Beaufort Sea during May/June 2002 . *Deep - Sea Research II* 56 , 1201 – 1212, 2009.
- Gradinger, R.R., Baumann, M.E.M.: Distribution of phytoplankton communities in relation to large-scale hydrographical regime in the Fram Strait., *Mar. Biol.* 11 1:311, 1991.
- Grebmeier, JM, Overland, JE, Moore, SE, Farley, EV, Carmack, EC, Cooper, LW, Frey, KE, Helle, JH, McLaughlin, FA, McNutt, SL.: A major ecosystem shift in the northern Bering Sea. *Science* 311:1461–1464, 2006.

- Hamre, J.: *Biodiversity and exploitation of the main fish stocks in the Norwegian-Barents Sea ecosystem. Biodiversity and Conservation*, 3:473–492, 1994.
- Hegseth, E.N.: *Phytoplankton of the Barents Sea—The end of a growth season. Polar Biology* 17, 235–241, 1997.
- Hegseth, E.N., Sundfford, A.: *Intrusion and blooming of Atlantic phytoplankton species in the high Arctic, Journal of Marine Systems*, doi:10.1016/j.jmarsys.2007.11.011, 2008.
- Henri, J.: *Le cycle du carbone*, Edition Hachette, 1993.
- Hill, V., Cota, G.F.: *Spatial patterns of primary production on the shelf, slope and basin of the western Arctic in 2002. Deep-Sea Res. II*, 52: 3344–3354, 2005.
- Horner, R., Schrader, G.C.: *Relative contributions of ice algae, phytoplankton, and benthic microalgae to primary production in nearshore regions of the Beaufort Sea, Arctic* 35:485–503, 1982.
- IPCC Climate Change 2001: The Scientific Basis. Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, Cambridge University Press, 881pp, 2001.
- IPCC Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Working Group I, Contribution to the Fourth Assessment Report of the IPCC Intergovernmental Panel on Climate Change*, Cambridge University Press, Cambridge, 2007
- Jones, E.P., Anderson, L.G., Jutterstrom, S., Mintrop, L., Swift, J.H.: *Pacific freshwater, river water and sea ice meltwater across Arctic Ocean basins: Results from the 2005 Beringia Expedition. J. Geophys. Res.* 113, C08012, doi:10.1029/2007JC004124, 2008.
- Jin, M., Deal, C., Wang, J., Alexander, V., Gradinger, R., Saitoh, S., Iida, T., Wan, Z. and Stabeno, P.: *Ice-associated phytoplankton blooms in the southeastern Bering Sea, Geophys. Res. Lett.*, 34, L06612, doi:10.1029/2006GL028849, 2007.
- Jutterström, S., Anderson, L.G.: *The saturation of calcite and aragonite in the Arctic Ocean, Mar. Chem.*, 94, 101–110, 2005.
- Jutterström, S., and Anderson, L. G.: *Uptake of CO₂ by the Arctic Ocean in a changing climate, Mar. Chem.*, 122, 96–104, 2010.
- Kinnard, C., Zdanowicz, C. M., Fisher, D. A., Isaksson, E., De Vernal, A., and Thompson, L. G.: *Reconstructed changes in Arctic sea ice over the past 1,450 years, Nature*, 479, 509–512, doi: 10.1038/nature10581, 2011.
- Krembs, C., Eicken, H., Junge, K., and Deming, J.W.: *High concentrations of exopolymeric substances in Arctic winter sea ice: implications for the polar ocean carbon cycle and cryoprotection of diatoms, Deep Sea Res. I*. 49, 2163–2181, 2002.
- Krembs C., Eicken H., Deming J.W.: *Exopolymer alteration of physical properties of sea ice and implications for ice habitability and biogeochemistry in a warmer Arctic. Proc Natl Acad Sci USA*, doi:10.1073/pnas.1100701108, 2011.
- Kwok, R., and Untersteiner, N.: *The thinning of arctic sea ice, Phys.Today*, 64(4), 36–41, 2011.
- Lee, S.H., and Whitley, T.E.: *Primary production in the deep Canada Basin during summer 2002, Polar Biol.* 28, 190–197, 2005.
- Li, W. K., McLaughlin, F. A., Lovejoy, C., and Carmack, E. C.: *Smallest algae thrive as the Arctic Ocean freshens, Science*, 326, 539, doi:10.1126/science.1179798, 2009.
- Lovejoy, C., Vincent, W.F., Bonilla, S., Roy S., Martineau, M.J., Terrado, R., Potvin, M., Massana, R., and Pedrós-Alió, C.: *Distribution, phylogeny, and growth of cold-adapted picoprasinophytes in arctic seas, J Phycol* 43:78–89, 2007.
- Luchetta, A., Lipizer, M., and Socal, G.: *Temporal evolution of primary production in the central Barents Sea, J. Mar. Syst.*, 27, 177–193, 2000.

- Macdonald, R. W., Anderson, L. G., Christensen, J. P., Miller, L. A., Semiletov, I. P., and Stein, R.: *The Arctic Ocean*, in: *Carbon and Nutrient Fluxes in Continental Margins: A Global Synthesis*, edited by: Liu, K. K., Atkinson, L., Quinones, R., and Talue-McManus, L., *Global Change – The IGBP Series*, Springer, New York, USA, 291–303, 2009.
- Martin, J., Tremblay, J.E., Gagnon, J., Tremblay, G., Lapoussière, A., Jose, C., Poulin, M., Gosselin, M., Gratton, Y., Michel, C.: *Prevalence structure and properties of subsurface chlorophyll maxima in Canadian Arctic waters*. *Marine Ecology Progress Series* 42, 69–84. doi:10.3354/meps08666, 2010.
- May, R.M.: *Thresholds and breakpoints in ecosystems with a multiplicity of stable states*. *Nature* 269: 471–477, 1977.
- McPhee, M.G., Proshutinsky, A., Morison, L.H., Steele M., Alkire, M.B.: *Rapid change in freshwater content of the Arctic Ocean*. *Geophys. Res. Lett.* 36, L10602, doi: 10.1029/2009GL037525, 2009.
- Melnikov, I.A., Kolosova, E.G., Welch, H.A., Zhitina, L.: *Sea ice biological communities and nutrient dynamics in the Canada Basin of the Arctic Ocean*. *Deep-Sea Res. I* 49: 1623–1649, 2002.
- Morison, J., Kwok, R., Peralta-Ferriz, C., Alkire, M., Rigor, I., Andersen, R., Steele, M.: *Changing Arctic Ocean freshwater pathways*, *Nature*, 481, 66–70, 2012.
- Murata, A., and Takizawa, T.: *Summertime CO₂ sinks in shelf and slope waters of the western Arctic Ocean*, *Cont. Shelf Res.*, 23(8), 753–776, doi:10.1016/S0278-4343(03)00046-3, 2003.
- Nitishinsky, M., Anderson, L. G., and Hölemann, J. A.: *Inorganic carbon and nutrient fluxes on the Arctic Shelf*, *Cont. Shelf Res.*, 27(10–11), 1584–1599, doi:10.1016/j.csr.2007.01.019, 2007
- Opsahl, S., Benner, R., and Amon, R. W.: *Major flux of terrigenous dissolved organic matter through the Arctic Ocean*, *Limnol. Oceanogr.*, 44(8), 2017–2023, 1999.
- Orr, J. C., Fabry, V. J., Aumont, O., Bopp, L., Doney, S. C., Feely, R. A., Gnanadesikan, A., Gruber, N., Ishida, A., Joos, F., Key, R. M., Lindsay, K., Maier-Reimer, E., Matear, R., Monfray, P., Mouchet, A., Najjar, R. G., Plattner, G.-K., Rodgers, K. B., Sabine, C. L., Sarmiento, J. L., Schlitzer, R., Slater, R. D., Totterdell, I. J., Weirig, M. F., Yamanaka, Y., and Yool, A.: *Anthropogenic ocean acidification over the twenty-first century and its impact on calcifying organisms*, *Nature*, 437, 681–686, 2005.
- Overland, J. E., and Wang, M.: *The Arctic climate paradox: The recent decrease of the Arctic Oscillation*, *Geophys. Res. Lett.*, 32(6), L06701, doi:10.1029/2004GL021752, 2005.
- Pabi S, van Dijken, G.L., Arrigo K.R.: *Primary production in the Arctic Ocean, 1998–2006*. *J. Geophys. Res.* 113, C08005, doi: 10.1029/2007JC004578, 2008.
- Parkinson, C.L., Cavalieri, D.J., Gloersen, P., Zwally, H.J., and Comiso, J.C.: *Arctic sea ice extents, areas, and trends, 1978–1996*, *Journal of Geophysical Research*, 104(C9):20837–20856, 1999.
- Pedersen, S.A., and Smidt, E.L.B.: *Zooplankton distribution and abundance in West Greenland waters, 1950–1984*. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 26:45–102, 2000.
- Perovich, D.K., Roesler, D. K. C. S., and Pegau, W. S.: *Variability in Arctic sea ice optical properties*. *J. Geophys. Res.* 103: 1193–1208, 1998.
- Perovich, D.K.: *The changing Arctic sea ice cover*. *Oceanography* 24(3):162–173, <http://dx.doi.org/10.5670/oceanog.2011.68>, 2011.
- Peterson, B. J., Holmes, R. M., McClelland, J. W., Vorosmarty, C. J., Lammers, R. B., Shiklomanov, A. I., Shiklomanov, I. A., and Rahmstorf, S.: *Increasing river discharge to the Arctic Ocean*, *Science*, 298, 2171–2173, doi:10.1126/science.1077445, 2002.
- Piepenburg P.: *Recent research on Arctic benthos: common notions need to be revised*. *Polar Biol.* 28: 733–755, doi: 10.1007/s00300-005-0013-5, 2005.
- Polyakov, I. V., and Johnson, M. A.: *Arctic decadal and interdecadal variability*, *Geophys. Res. Lett.*, 27, 4097–4100, 2000.

- Poulin, M., Daughjerg, N., Gradinger, R., Ilyash, L., Ratkova, T., and von Quillfeldt, C.: *The pan-Arctic biodiversity of marine pelagic and sea-ice unicellular eukaryotes: A first-attempt assessment*, *Marine Biodiversity* 41:13–28, <http://dx.doi.org/10.1007/s12526-010-0058-8>, 2011.
- Proshutinsky, A., Bourke, H., and McLaughlin, F. A.: *The role of the Beaufort Gyre in Arctic climate variability: Seasonal to decadal climate scales*. *Geophysical Research Letters*, 29, 2100, doi:10.1029/2002GL015847, 2002.
- Rabe, B., Karcher, M., Schauer, U., Toole, J., Krishfield, R., Pisarev, S., Kauker, F., Gerdes, R., Kikuchi, T.: *An assessment of pan-Arctic Ocean freshwater content changes from the 1990s to the IPY period*, *Deep-Sea Res. I.*, 58: 173–185, 2011.
- Ras, J., Claustre, H., Uitz, J.: *Spatial variability of phytoplankton pigment distributions in the subtropical South Pacific Ocean: Comparison between in situ and modelled data*, *Biogeosciences*, 5, 353–369, doi:10.5194/bg-5-353-2008, 2008.
- Reid, P., Johns, D.G., Edwards, M., Starr, M., Poulin, M., and Snoeijs, P.: *A biological consequence of reducing Arctic ice cover: arrival of the Pacific diatom Neodenticula seminae in the North Atlantic for the first time in 800 000 years*, *Global Change Biology* 13: 1910–1921, 2007.
- Rigor, I. G., Wallace, J. M., and Colony, R. L.: *On the response of sea ice to the Arctic Oscillation*, *J. Clim.*, 15(18), 2648–2663, doi:10.1175/1520-0442(2002)015<2648:ROSITT>2.0.CO;2, 2002.
- Rudels, B.: *High latitude ocean convection*. In: D.B. Stone and S.K. Runcorn (eds.). *Flow and Creep in the Solar System: Observations, Modeling and Theory*, pp. 323–356, Kluwer Academic Press, 1993.
- Rudels, B., Anderson, L. G. and Jones, E. P.: *Formation and evolution of the surface mixed layer and the halocline of the Arctic Ocean*. *J. Geophys. Res.* 101(C4), 8807–8821, 1996.
- Rudels, B., Jones, E.P., Schauer, U., Eriksson, P.: *Atlantic sources of the Arctic Ocean surface and halocline waters*. *Polar Res.* 23, 181–208, 2004.
- Rysgaard, S., Fossing, H., Mark-Jensen, M.: *Organic matter degradation through oxygen respiration, denitrification, manganese-, iron-, and sulfate reduction in marine sediments (the Kattegat and the Skagerrak)*, *Ophelia* 55: 77–91, 2001.
- Sakshaug, E.: *Biomass and productivity distributions and their variability in the Barents Sea*, *ICES J. Mar. Sci.* 54:341–350, 1997.
- Sakshaug, E.: *Primary and secondary production in Arctic Seas*. In: Stein, R. and Macdonald, R. W. (Ed.) (2004), *The Organic Carbon Cycle in the Arctic Ocean*, Springer, Berlin, 57–81, 2004.
- Sakshaug, E., Bjørge, A., Gulliksen, B., Loeng, H., Mehlum, F.: *Structure, biomass distribution, and energetics of the pelagic ecosystem in the Barents Sea: a synopsis*. *Polar Biol.* 14: 405–411, 1994.
- Sakshaug, E., and Skjoldal, H.R.: *Life at the Ice Edge*. *Ambio* 18:60–67, 1989.
- Schopka, S.A.: *Fluctuations in the cod stock off Iceland during the twentieth century in relation to changes in the fisheries and environment*. *ICES Marine Science Symposium*, 198:175–193, 1994.
- Semiletov, I., Makshatas, A. I., Akasofu, S.-I., and Andreas, E. L.: *Atmospheric CO₂ balance: The role of arctic sea ice*, *Geophys. Res. Lett.*, 31(5), L05121, doi:10.1029/2003GL017996, 2004.
- Semiletov, I.P., Pipko, I.I., Repina, I., Shakhova, N.E.: *Carbonate chemistry dynamics and carbon dioxide fluxes across the atmosphere–ice–water interfaces in the Arctic Ocean: pacific sector of the Arctic*. *J. Mar. Sys.* 66, 204–226, 2007.
- Serreze, M. C., Barrett, A. P., Slater, A. G., Woodgate, R. A., Aagaard, K., Lammers, R. B., Steele, M., Moritz, R., Meredith, M., and Lee, C. M.: *The large-scale freshwater cycle of the Arctic*. *Journal of Geophysical Research*, 111, C11010, doi:10.1029/2005JC003424, 2006.
- Shimada, K., Kamoshida, T., Itoh, M., Nishino, S., Carmack, E., McLaughlin, F., Zimmermann, S., Proshutinsky, A.: *Pacific Ocean inflow: Influence on catastrophic reduction of sea ice cover in the Arctic Ocean*. *J. Geophys. Res.* 33, L08605, doi:10.1029/2005GL025624, 2006.

- Smith, D.J., Graham, J., Underwood, C.: Exopolymer production by intertidal epipelagic diatoms, *Limnology and Oceanography* 43 (7), 1578–1591, 1998.
- Sukhanova, I.N., Flint, M.V., Pautova, L.A., Stockwell, D.A., Grebmeier, J.M., and Sergeeva, V.M.: Phytoplankton of the western arctic in the spring and summer of 2002: structure and seasonal changes, *Deep-Sea Res. II*, 56, 1223–1236, doi:10.1016/j.dsr2.2008.12.030, 2009.
- Sigman, D. and Boyle, E.: Glacial/interglacial variations in atmospheric carbon dioxide, *Nature*, 407, 859–869, 2000.
- Springer, A.M., and McRoy, C.P.: The paradox of pelagic food webs in the northern Bering Sea – III. Patterns of primary production, *Cont. Shelf Res.* 13: 575-599, 1993.
- Sturluson, M., Nielsen, T.G., Wassmann, P.: Bacterial abundance, biomass and production during spring blooms in the northern Barents Sea. *Deep-Sea Res. II* 55: 2186-2198, 2008.
- Takahashi, T., Sutherland, S.C., Wanninkhof, R., Sweeney, C., Feely, R.A., Chipman, D., Hales, B., Friederich, G., Chavez, F., Watson, A., Bakker, D., Schuster, U., Metzl, N., Inoue, H.Y., Ishii, M., Midorikawa, T., Sabine, C., Hoppema, M., Olafsson, J., Amarasson, T., Tilbrook, B., Johannessen, T., Olsen, A., Bellerby, R., DeBaar, H., Nojiri, Y., Wong, C.S., Delille B., Bates, N.: Climatological mean and decadal change in surface ocean pCO₂, and net sea-air CO₂ flux over the global oceans, *Deep-Sea Res. II* 56, 554–577, 2009.
- Tremblay, J.E. and Gagnon, J.: The effects of irradiance and nutrient supply on the productivity of Arctic waters: A perspective on climate change. In: Nihoul C.J. and Kostianoy A.G. (eds.) *Influence of Climate Change on the Changing Arctic and Subarctic Conditions*. Springer Science, Berlin. pp. 73–92. <http://dx.doi.org/10.1007/978-1-4020-9460-6-7>, 2009.
- Tremblay, J.E., Michel, C., Hobson, K.A., Gosselin, M.G., Price, N.M.: Bloom dynamics in early-opening waters of the Arctic Ocean. *Limnol. Oceanogr.* 51: 900-912, 2006.
- Tremblay J.E., Belanger S., Barber D.G., Asplin M., Martin J., Darnis G., Fortier L., Gratton Y., Link H., Archambault P., Sallon A., Michel C., Williams W.J., Philippe B., Gosselin M.: Climate forcing multiplies biological productivity in the coastal Arctic Ocean, *Geophys Res Lett*, 38, 2011
- Van Heukelem, L., and Thomas, C.S.: Computer-assisted high-performance liquid chromatography method development with applications to the isolation and analysis of phytoplankton pigments, *J. Chromatogr. A* 910: 31-49, 2001.
- Walsh, J.J., McRoy C.P., Coachman, L.K., Goering, J.J., Nihoul, J.C.J., Whitedge, T.E., Blackburn, T.H., Parker, P.L., Wirick, C.D., Shuert, P.G., Grebmeier, J.M., Springer, A.M., Tripp, R.D., Hansell, D.A., Djenidi, S., Deleersnijder, E., Henriksen, K., Lund, B., Andersen, P., Müller-Karger, F.E., Dean, K.: Carbon and nitrogen cycling within the Bering/Chukchi Seas: source regions for organic matter affecting AOU demands of the Arctic Ocean, *Prog. Oceanogr.* 22: 277-359, 1989.
- Wang, J., Cota, G.F., Comiso, J.C.: Phytoplankton in the Beaufort and Chukchi Seas: distribution, dynamics, and environmental forcing. *Deep-Sea Res. Part II* 52, 3355–3368, 2005.
- Wang, M.Y., and Overland, J.E.: A sea ice free summer Arctic within 30 years? *Geophys. Res. Lett.*, 36: L07502, doi:10.1029/2009GL037820, 2009.
- Wassmann, P., and Reigstad, M.: Future Arctic Ocean seasonal ice zones and implications for pelagic-benthic coupling, *Oceanography* 24(3):220–231, <http://dx.doi.org/10.5670/oceanog.2011.74>, 2011.
- Wassmann, P., Slagstad, D., Riser, C.W., Reigstad, M.: Modelling the ecosystem dynamics of the Barents Sea including the marginal ice zone: II. Carbon flux and interannual variability, *Journal of Marine Systems* 59, 1–24, 2006.
- Wassmann, P., Carroll J., Bellerby, R. G. J.: Carbon flux and ecosystem feedback in the northern Barents Sea in an era of climate change: An introduction, *Deep-Sea Res. II* 55: 2143–2153, 2008.
- Wassmann, P., Duarte, C.M., Agusti, S., Sejr, M.K.: Footprints of climate change in the Arctic marine ecosystem, *Global Change Biol.* 17: 1235-1249, doi: 10.1111/j.1365-2486.2010.02311, 2010.
- Weissenberger, J., Dieckmann, G., Gradinger, R., Spindler, M.: Sea ice: a cast technique to examine and analyze brine pockets and channel structure, *Limnology and Oceanography* 37, 179–183, 1992.

- Weller, G.: *Regional impacts of climate change in the Arctic and Antarctic, Annals of Glaciology*, 27:543-552, 1998.
- Weller, G., and Lange, M.: *Impacts of Global Climate Change in the Arctic Regions. Workshop on the Impacts of Global Change, 25-26 April 1999, Tromsø, Norway. Published for International Arctic Science Committee by Center for Global Change and Arctic System Research, University of Alaska Fairbanks, 59pp, 1999.*
- Wheeler, P. A., Gosselin, M., Sherr, E., Thibault, D., Kirchman, D. L., Benner, R. and Whitedge, T. E.: *Active cycling of organic carbon in the central Arctic Ocean, Nature*, 380, 697-699, 1996.
- Woodgate, R.A., Aagaard, K., Weingartner, T.J.: *Monthly temperature, salinity, and transport variability of the Bering Strait throughflow, Geophys. Res. Lett.* 32: L04601, doi:10.1029/2004GL021880, 2005.
- Woodgate, R.A., Weingartner, T., Lindsay, R.: *The 2007 Bering Strait oceanic heat flux and anomalous Arctic sea-ice retreat, Geophysical Research Letters* 37.doi:10.1029/2009gl041621, 2010.
- Yamamoto-Kawai, M., McLaughlin, F.A., Carmack, E.C., Nishino, S., Shimada, K., Kurita, N.: *Surface freshening of the Canada Basin, 2003–2007: River runoff versus sea ice meltwater, J. Geophys. Res.* 114: C00A05, <http://dx.doi.org/10.1029/2008JC005000>, 2009.
- Zhang, I., Spitz, Y.H., Steele, M., Ashjian, C., Campbell, R., Berline, L., and Matrai, P.: *Modeling the impact of declining sea ice on the Arctic marine planktonic ecosystem, J. Geophys. Res.*, 115: C10015, <http://dx.doi.org/10.1029/2009JC005387>, 2010.

Annexes

Annexe A : Processus affectant le CO₂ de l'Arctique	181
Annexe B : Méthodes d'analyses et collaborations de la thèse	182
Annexe C :	
<i>Article 4: Beaufort et al.: Sensitivity of coccolithophores to carbonates chemistry and ocean acidification, 476, 80-83, Nature, 2011</i>	183

Annexe A : Processus affectant le CO₂ de l'Arctique

Table 1 : Sommaire des processus physique et biologique qui peuvent influencer le cycle du carbone inorganique et augmenter/réduire la prise de CO₂ par l'Arctique (D'après Bates et Mathis, 2009).

Process	Process ID (Refer to Fig. 2 and 3)	Increase/ decrease CO ₂ sink	Confidence	Time-scale and Impact Decade	Century
<i>Sea-ice changes and ocean-atmosphere interaction</i>					
Sea-ice loss	7	Increase	Medium	+ 2 Tg C yr ⁻¹	?
Air-sea gas exchange	3	Uncertain	Low	?	?
Sea-ice gas exchange	14	Uncertain	Low	?	?
Polynya/lead gas exchange	13	Decrease	Low	?	?
Brine rejection	15	Increase	Low	?	?
Sea-ice melt gas exchange	8	Decrease	Low	?	?
River-water gas exchange	17	Decrease	Low	?	?
<i>Warming, circulation and other physical changes</i>					
Northward transport	1	n/a	Medium	?	?
Less cooling during northward transport of surface water	2	Decrease	Medium	?	?
Shelf-basin transport	9	Uncertain	Low	?	?
Vertical mixing and diffusion	5	Decrease	Low	?	?
River input and coastal erosion	16	Decrease	Medium	?	?
<i>Biological processes</i>					
Primary production (new)	4	Increase	Medium	?	?
Export production	6	Increase	Low	?	?
Subsurface OM remineralization	10	Uncertain	Low	?	?
Sediment respiration of CO ₂	11	Uncertain	Low	?	?
Sediment release of TA	12	Uncertain	Low	?	?

Les niveaux de confiance sont fournies ainsi que les échelles de temps (pour la prochaine décennie ou siècle) et l'impact (lorsqu'il est quantifié). Les processus incluent : 1. Transport du carbone inorganique vers le nord; 2. Echange de gaz air-mer ; 3. Apport de carbone organique et inorganique des fleuves ; 4. Exposition des eaux de surface au forçage atmosphérique à cause du recul de la glace de mer ; 5. Echange de gaz air-mer des eaux de surface fortement affectée par la fonte de la glace de mer ; 6. Rejet de CO₂ des eaux de surface dominée par les eaux de rivières ; 7. échanges gazeux air-mer à travers la glace de mer ; 8. Echange de gaz air-mer en hiver dans les chenaux de fonte et les polynies ; 9. flux de carbone inorganique en raison du rejet de saumure pendant la formation d'eau profonde à l'automne et l'hiver ; 10. Refroidissement des eaux de surface atlantiques ou pacifiques au cours de leur transport dans l'océan Arctique + réchauffement des eaux de surface libérée de la glace de mer par le soleil ou le transport latéral des eaux réchauffées du plateau ; 11. Transport d'eau et de carbone à travers le plateau ; 12. Redistribution du carbone inorganique entre la couche de mélange et la sub-surface en raison de la diffusion et du mélange vertical ; 13. Echange plateau-bassin de carbone inorganique (CT) et organique en raison de la circulation générale et du transport tourbillonnaire ; 14. Consommation nette de CO₂ lors de la photosynthèse et de la production du phytoplancton ; 15. Export de matière organique (MO) ou de production ; 16. Reminéralisation en sub-surface et dans les sédiments de la matière organique en CO₂ ; 17. Rejet de CO₂ par les sédiments.

Annexe B : Méthodes d'analyses et collaborations de la thèse

Table 2 : Liste des méthodes, des lieux et des opérateurs pour l'acquisition et le traitement des données utilisées pendant la thèse. Les coopérations nationales et internationales ayant permis l'acquisition de ces données sont indiquées.

Technique utilisée	Paramètres mesurés	Nature des données	Période (j)	Lieu de l'analyse	Opérateur	Collaboration
HPLC	Pigments	<i>in situ</i> (CH08)	2	LOV ⁽¹⁾ (apprentissage)	P. Coupel	Joséphine Ras
			60	SIO-SOA ⁽²⁾ (installation du protocole ⁽³⁾ et utilisation)	P. Coupel	Jin Haiyan, Chen Jianfang
		<i>in situ</i> (CH10)	60	SIO-SOA (utilisation)	R. Bodichon	Jin Haiyan, Chen Jianfang
Technique potentiométrique	CT, alcalinité, pH, pCO ₂	<i>in situ</i> (CH08)	15	SNAPO-LOCEAN	P. Coupel, A. Crete	Doris Thullier
		<i>in situ</i> (CH10)	15		A. Bouvet, (Master 2, Marseille)	Doris Thullier
Microscopie optique	Taxonomie manuelle	<i>in situ</i> (CH08)	5	LEMAR-IUEM ⁽⁴⁾ (apprentissage)	P. Coupel	Beatriz Beker
		<i>in situ</i> (CH08)	15	MNHN ⁽⁵⁾	P. Coupel	Alain Couté
		<i>in situ</i> (CH08)	20	MNHN	A. Bouvet	Alain Couté
Colocalisation des données de glace satellite SSMI	Couverture de glace colocalisée	Satellite	-	LOCEAN	P. Coupel	Mehrad Rafizadeh
SYRACO (Système de reconnaissance automatisé des coccolithophoridés)	Concentration et morphométrie des coccolithophoridés	<i>in situ</i> (CH08, MA09)	15	CEREGE ⁽⁶⁾	P. Coupel	Luc Beaufort
MATLAB et SeaDAS (SeaWiFS Data Analysis System)	Concentration en calcite et chlorophylle	Satellite	-	LOCEAN	P. Coupel	Mehrad Rafizadeh
PHYSAT (identification satellite du phytoplancton)	Dominance du phytoplancton	Satellite	-	LOCEAN	P. Coupel	Mehrad Rafizadeh, C. Brown

(1) Laboratoire d'océanographie de Villefranche-sur-Mer, France

(2) Second Institute of Oceanography (SIO) sous la direction du State Oceanic Administration, Hangzhou, Chine

(3) Le protocole de mesure HPLC utilisé pour les analyses des pigments est basée sur la méthode développée par Van Heukelem et Thomas (2001) et modifiée par l'équipe du LOV (Ras et al., 2008). Des modifications ont dues être apportées à cette méthode pour s'adapter à l'instrumentation du SOA.

(4) Laboratoire des sciences de l'environnement marin - Institut Universitaire Européen de la Mer, Brest, France

(5) Muséum national d'histoire naturelle, Paris, France

(6) Centre de Recherche en Gestion, Aix-en-Provence, France

Annexe C: Article 4

Sensitivity of coccolithophores to carbonate chemistry and ocean acidification

L. Beaufort, I. Probert, T. de Garidel-Thoron, E.M. Bendif, D. Ruiz-Pino, N. Metzl, C. Goyet, N. Buchet, P. Coupel, M. Grelaud, B. Rost, R.E.M. Rickaby, C. de Vargas

Nature, 476, pp. 80–83, 2011.

Une partie de ce travail de thèse a consisté à s'intéresser à la rétroaction de la chimie du CO₂ sur le phytoplancton calcaire (coccolithophoridés). L'analyse taxonomique des populations de coccolithophoridés dans des échantillons d'eau de la mer de Patagonie a contribué à l'écriture d'un article publié au cours de la thèse dans la revue scientifique *Nature* (*Beaufort et al., 2011*).

Sensitivity of coccolithophores to carbonate chemistry and ocean acidification

L. Beaufort¹, I. Probert², T. de Garidel-Thoron¹, E. M. Bendif², D. Ruiz-Pino³, N. Metzler³, C. Goyet⁴, N. Buchet¹, P. Coupel³, M. Grelaud^{1,†}, B. Rost⁵, R. E. M. Rickaby⁶ & C. de Vargas²

About one-third of the carbon dioxide (CO₂) released into the atmosphere as a result of human activity has been absorbed by the oceans¹, where it partitions into the constituent ions of carbonic acid. This leads to ocean acidification, one of the major threats to marine ecosystems² and particularly to calcifying organisms such as corals^{3,4}, foraminifera^{5–7} and coccolithophores⁸. Coccolithophores are abundant phytoplankton that are responsible for a large part of modern oceanic carbonate production. Culture experiments investigating the physiological response of coccolithophore calcification to increased CO₂ have yielded contradictory results between and even within species^{9–11}. Here we quantified the calcite mass of dominant coccolithophores in the present ocean and over the past forty thousand years, and found a marked pattern of decreasing calcification with increasing partial pressure of CO₂ and concomitant decreasing concentrations of CO₃^{2–}. Our analyses revealed that differentially calcified species and morphotypes are distributed in the ocean according to carbonate chemistry. A substantial impact on the marine carbon cycle might be expected upon extrapolation of this correlation to predicted ocean acidification in the future. However, our discovery of a heavily calcified *Emiliana huxleyi* morphotype in modern waters with low pH highlights the complexity of assemblage-level responses to environmental forcing factors.

To assess the influence of the environment on coccolithophore calcification, we investigated 180 surface-water and 555 sediment-core samples encompassing a wide spectrum of present and past oceanic conditions (Fig. 1). The family Noëlaerhabdaceae (including the extant genera *Emiliana*, *Gephyrocapsa* and *Reticulofenestra*) has dominated coccolithophore communities numerically for more than 20 million years. Although they are closely related genetically¹², noëlaerhabdaceans vary both between and within species in the morphology of the calcite scales (coccoliths) that form their composite skeletons (coccospheres)¹³. An optical method for automatic analysis of the size and mass of individual noëlaerhabdacean coccospheres and detached coccoliths was applied, with an average of 700 coccoliths measured per sample. The mass of isolated coccoliths was strongly correlated with the mass of coccospheres in modern samples ($R^2 = 0.88$), demonstrating the validity of coccolith mass as a proxy for the calcification state of noëlaerhabdaceans.

Temperature, salinity, alkalinity and dissolved inorganic carbon were recorded directly from modern water samples, allowing the derivation of all carbonate-chemistry parameters¹⁴. To reconstruct the carbonate chemistry of surface waters in the past, published palaeo-proxy records for sea surface temperature and salinity from each core site were combined with records of CO₂ partial pressure (p_{CO_2}) from Antarctic ice. Uncertainties due to the propagation of errors from temperature and salinity estimates, and from our assumption of stability over the past 40,000 years (kyr) in relationships linking

alkalinity and salinity, the ratio of stable oxygen isotopes ($\delta^{18}\text{O}$) in water and salinity, and p_{CO_2} in water and in the atmosphere, had only a limited effect on the general trend (Supplementary Information). The resulting glacial–interglacial ranges of carbonate-chemistry parameters are similar to those published elsewhere^{5,15}.

Temperature, salinity and nutrients have all been reported to affect coccolithophore calcification or coccolith size^{13,16–20}. Analysis of our large data set reveals that temperature and salinity are not strongly correlated with coccolith mass. The contrasting correlations between coccolith mass and temperature in modern samples ($R = 0.59$) and in sediment samples (R between -0.12 and -0.71) reflect the differing relationship between temperature and carbonate concentration ($[\text{CO}_3^{2-}]$) in modern and past oceans (Table 1). No significant correlations were found between coccolith mass and productivity-related parameters (chlorophyll or cell abundance), where these were available.

Coccolith mass was related to carbonate chemistry. Significant overall correlations of coccolith mass with pH and p_{CO_2} were recorded, but with notable regional variations (Fig. 1c), indicating that these parameters are not solely responsible for the observed trend. The only correlations that were highly significant in all subsets of the data were those linking coccolith mass to $[\text{CO}_3^{2-}]$, $[\text{HCO}_3^-]$ and calcite saturation state (Ω_{Ca}) ($R^2 > 0.74$, Fig. 1b and Table 1). The influence of carbonate chemistry was particularly notable in sediment records: during the Last Glacial Maximum, p_{CO_2} was low ($[\text{CO}_3^{2-}]$ was high) and coccolith mass was high (Fig. 2). During deglaciation and the Holocene epoch, coccolith mass decreased with increasing p_{CO_2} at all latitudes in different ocean basins. This trend cannot have resulted from post-depositional corrosion because glacial–interglacial dissolution conditions evolved in opposite directions in the Atlantic and Pacific oceans²¹. A significant correlation was also found between $[\text{CO}_3^{2-}]$ and amount of calcite per unit cell volume ($R^2 = 0.76$), indicating that the degree of calcification was not dependent on cell size. There was a negative correlation between calcite mass and $[\text{HCO}_3^-]$, despite this anion being the primary carbon source for intracellular calcification in *E. huxleyi*^{16,22,23}. $[\text{HCO}_3^-]$ varied by about 20% in our data set, but it is the most abundant carbon species in sea water and is therefore unlikely to limit biomineralization. In contrast, $[\text{CO}_3^{2-}]$ varied by 77%. Several physico-chemical parameters could synergistically affect calcification, but multiple regression did not markedly increase the significance of the correlation of coccolith mass with $[\text{CO}_3^{2-}]$. Although various parameters clearly exert a localized influence on coccolith mass, our data point to $[\text{CO}_3^{2-}]$ and Ω_{Ca} being key parameters in the global assemblage-scale response of noëlaerhabdacean calcification to ocean acidification.

We next explored what drives the trend linking calcification and carbonate chemistry. The results of monoclonal culture experiments, showing a decrease in noëlaerhabdacean calcification (degree and rate) with ocean acidification (for example, refs 8 and 11) have focused

¹CEREGE, CNRS/Université Aix-Marseille, Avenue L. Philibert BP80, 13545 Aix-en-Provence, Cedex 4, France. ²Station Biologique de Roscoff, CNRS/Université P. & M. Curie, Place G. Teissier, 29680 Roscoff, France. ³LOCEAN-IPSL, CNRS/Université P. & M. Curie, BP 100, 4 Place Jussieu, 75252 Paris, Cedex 5, France. ⁴Université de Perpignan, 52 Avenue P. Alduy, 66860 Perpignan, Cedex 9, France. ⁵Alfred Wegener Institute, Am Handelshafen 12, 27570 Bremerhaven, Germany. ⁶Oxford University, Department of Earth Sciences, Parks Road, Oxford OX1 3OR, UK. [†]Present address: ICTA, Universitat Autònoma de Barcelona, 08193 Bellaterra, Spain.

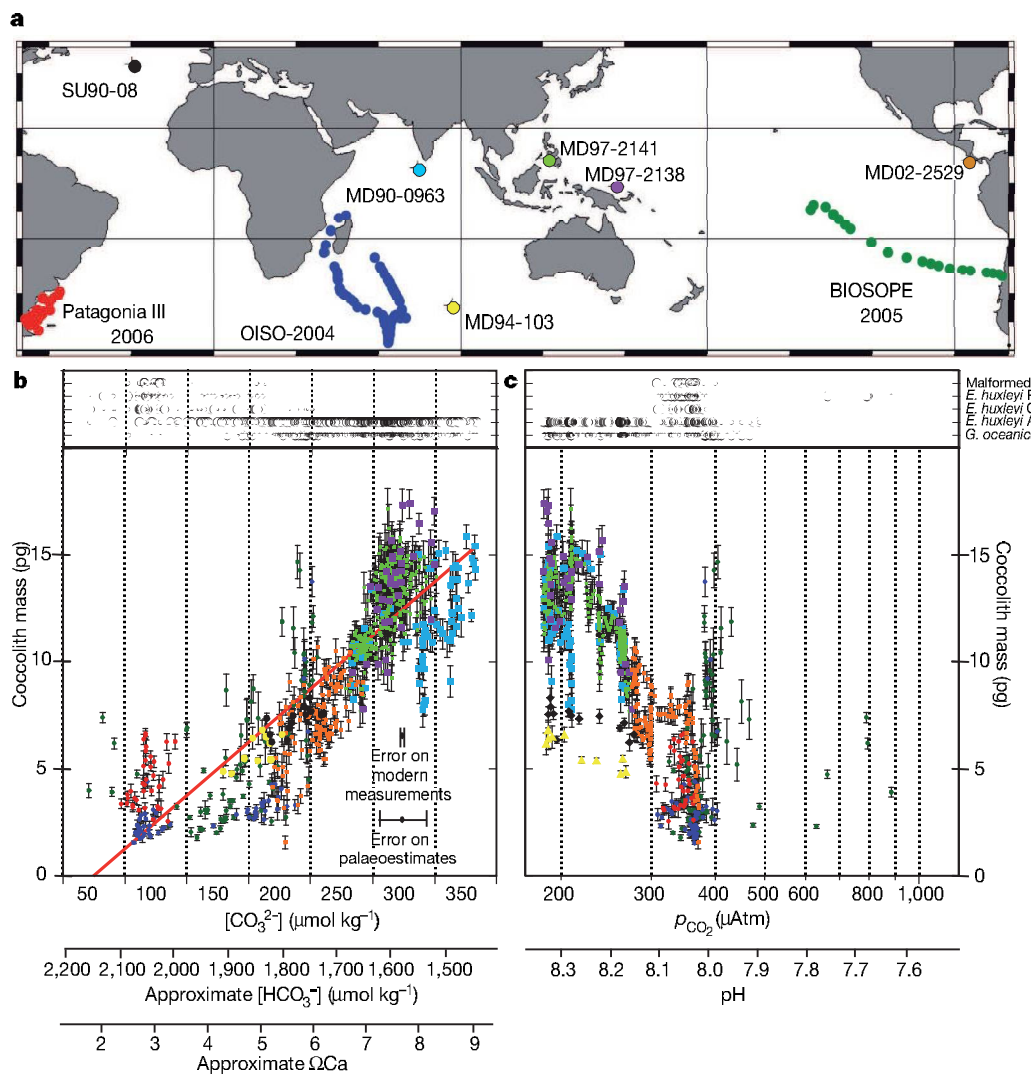


Figure 1 | Relationships between coccolith mass and carbonate chemistry. **a**, Map of sample locations. **b**, Relationship between $[CO_3^{2-}]$ and coccolith mass (colours correspond to those on the map in **a**). Vertical bars are standard error on the mass distribution. For comparison, the corresponding scales for Ω_{Ca} and $[HCO_3^-]$ are shown. Error bars for $[CO_3^{2-}]$ are estimated from modern and past data. **c**, Relationship between coccolith mass and pCO_2 in water. The corresponding pH scale is given. Upper panels in **b** and **c** show qualitative distribution of noëlarhabdacean taxa: large circles for dominant taxa (>50%), medium circles for abundant taxa (30–50%) and small circles for less abundant taxa (10–30%).

attention on the existence of a direct, environmentally mediated physiological constraint on calcification. Coccoliths are secreted intracellularly in coccolith-producing vesicles in which pH and Ω_{Ca} are maintained at levels that stimulate calcite precipitation. Several explanations have been proposed to explain decreased calcification rates with ocean acidification²⁴, for example, that the necessary outward transport of protons may become more costly in low-pH and/or low- $[CO_3^{2-}]$ waters²⁵. The environmental relevance of such a physiological mechanism cannot be resolved directly from our data, but in culture experiments, the maximum decrease in mass of a clone over carbonate-chemistry ranges comparable to those of our data set is about 20%: only a fraction of the total response in our data set. In addition, some cultured strains of noëlarhabdaceans and other coccolithophores are capable of maintaining calcification (degree and/or

rate) over certain carbonate-chemistry ranges, a phenomenon that could contribute to localized within-sample deviations from the broad trend linking coccolith mass to carbonate chemistry.

A general physiological mechanism is evidently insufficient to explain the overall decline in coccolith mass in our data set. The three noëlarhabdacean genera include several species, each with a number of morphological variants (morphotypes)²⁶. In our global sample set, the lightest *E. huxleyi* (morphotype C) was present in waters with $[CO_3^{2-}] < 200 \mu mol kg^{-1}$, whereas the heavy *Gephyrocapsa oceanica* (which includes several morphotypes¹³) only occurred in waters above this concentration (Fig. 1b). *Emiliania huxleyi* with intermediate mass (morphotypes A and B) occupied wider and intermediate $[CO_3^{2-}]$ ranges. Significant coccolith malformation occurred at low $[CO_3^{2-}]$ in *E. huxleyi* morphotype C from the Patagonian shelf and Antarctic

Table 1 | Correlation between coccolith mass and physicochemistry

Sample set	Temperature	Salinity	Alkalinity	DIC	pH	pCO_2	HCO_3^-	CO_3^{2-}	Ω_{Ca}	<i>n</i>
All data	0.68	0.27	0.13	-0.82	0.75	-0.69	-0.87	0.86	0.86	712
BIOSOPE	0.77	0.58	0.63	-0.02	-0.52	0.53	-0.57	0.71	0.72	84
PATAGONIA	0.31	0.18	0.14	0.03	0.04	0.01	-0.11	0.26	0.26	39
OISO-11	0.65	0.32	0.19	-0.68	-0.31	0.29	-0.65	0.60	0.61	57
MD90-0963	-0.12	0.62	0.63	0.60	0.37	-0.33	-0.07	0.53	0.52	68
MD97-2141	-0.71	-0.15	-0.12	-0.68	0.79	-0.80	-0.75	0.67	0.67	305
MD97-2138	-0.34	0.11	0.13	-0.41	0.59	-0.60	-0.60	0.65	0.65	35
MD02-2529	-0.48	0.45	0.48	0.23	0.62	-0.62	-0.23	0.61	0.61	124
MD94-103	-0.80	0.00	0.12	-0.50	0.88	-0.87	-0.75	0.64	0.67	9
SU90-08	-0.40	0.60	0.59	0.02	0.64	-0.65	-0.41	0.68	0.68	18

Significant correlation coefficient values are set in bold. *n*, number of samples in a given set.

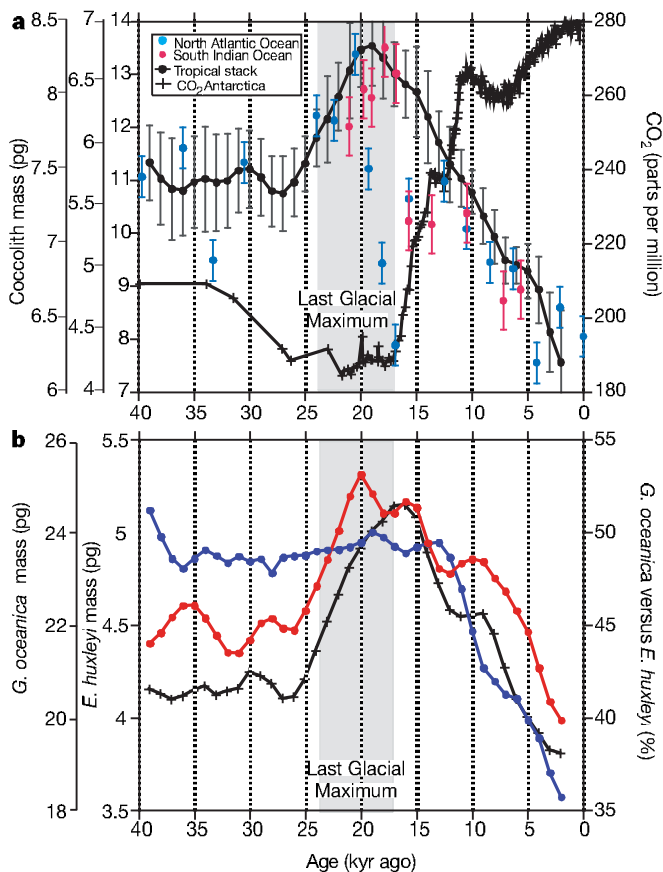


Figure 2 | Variation of coccolith mass, species composition and CO_2 concentration over the last 40 kyr. **a**, Coccolith mass (filled circles) in the low-latitude (tropical) stack is shown in black (average of the four records, error bars are standard error between records). Coccolith mass at sample site MD94-103 (South Indian Ocean) is shown in red and at site SU90-08 (North Atlantic Ocean), in blue (error bars show standard error in each sample). The CO_2 concentration in ice cores at EPICA²⁹ (0–22 kyr) and Vostok³⁰ (22–40 kyr) is represented by crosses. **b**, Measurements of coccolith mass in the low-latitude stack, showing *G. oceanica* in blue, *E. huxleyi* in red and the relative abundance of the two taxa in black. Grey shading marks the period of the Last Glacial Maximum.

ocean. Changes in the relative abundance of taxa were therefore predominantly responsible for the decrease in coccolith mass with ocean acidification that was seen in modern samples. Both *Gephyrocapsa* and *Emiliania* showed a decrease in coccolith mass of about 25% from the Last Glacial Maximum to the near-present, paralleling an increase in CO_2 of about 100 parts per million by volume (Fig. 2). In addition to a physiological response of individual morphotypes, this could have resulted from changes in the abundance of different morphotypes within the genera. Superimposed on this intra-generic response, a decrease in relative abundance of *Gephyrocapsa* versus *Emiliania* was the main factor underlying the overall mass variation over the last 40 kyr (Fig. 2b). Although the function of coccoliths is unknown, our data indicate that variability in calcite mass (or the associated energy expenditure) is subject to ecological selective pressure.

We observed a key exception to the global correlation between noëlaerhabdacean calcification and $[\text{CO}_3^{2-}]$. In Patagonian-shelf and Chilean upwelling waters with low $[\text{CO}_3^{2-}]$, in which the overall trend would predict low coccolith mass, we detected an unexpectedly highly calcified *E. huxleyi* morphotype (Fig. 1b), reminiscent of morphotype R²⁶. The relative abundance of this morphotype increased with decreasing pH along the Pacific transect towards Chile (Fig. 3). Many environmental gradients exist along this transect, leading to the correlation of several factors with calcite mass, with mutual interactions (see for example ref. 18) that potentially mask the typical

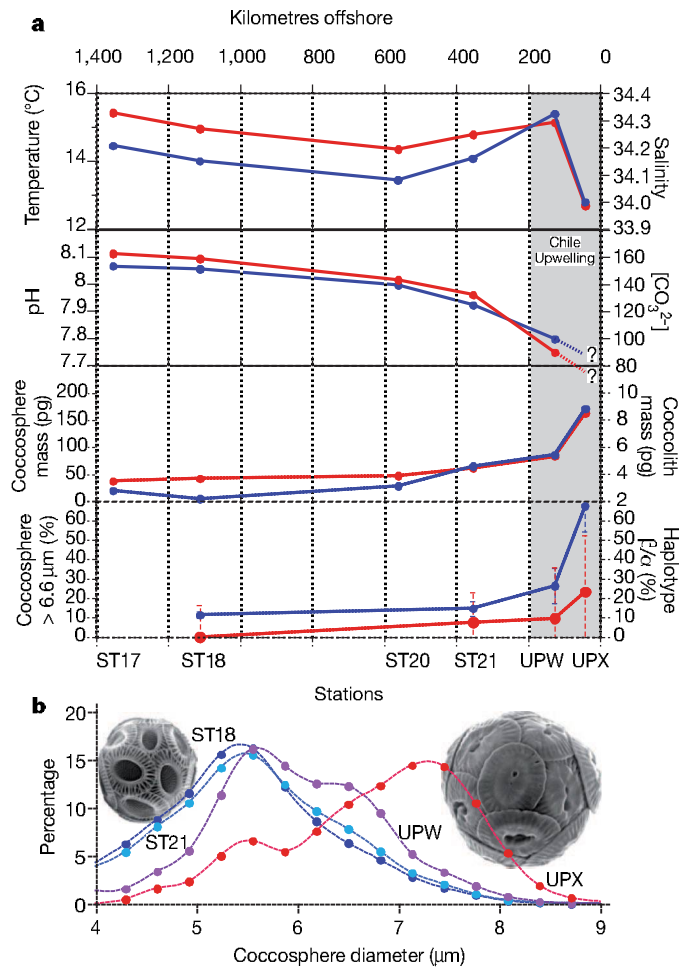


Figure 3 | Physico-chemical and coccolithophore variability along an east-west acidity gradient in the south-east Pacific. Data are from the biogeochemistry and optics South Pacific experiment (BIO-SOPE) (station averages of values are given in Supplementary Table 2). **a**, Plots of temperature and salinity, $[\text{CO}_3^{2-}]$ and pH (water chemistry was not measured at station UPX), mass of coccospheres and coccoliths, and percentages of large coccospheres ($>6.6\ \mu\text{m}$) and of haplotype β versus α . Error bars are confidence intervals at 95%. **b**, Distribution of coccosphere diameters at different stations. ST18 ($n = 1,334$), ST21 ($n = 578$), UPW ($n = 210$), UPX ($n = 203$). Typical coccospheres of *E. huxleyi* type A (left, from ST18) and *E. huxleyi* type R (right, from UPX) are shown.

response of mass to carbonate chemistry. Alternatively, because coccolith morphotype is thought to be subject to genetic regulation¹¹, this highly calcified *E. huxleyi* morphotype may be a genetic entity with an adaptation enabling it to calcify heavily in the relatively acidic upwelling waters. In this context, we note that the only culture study that reported an increase in *E. huxleyi* calcification with ocean acidification was conducted with a morphotype-R strain⁹.

To probe the genetic diversity of *E. huxleyi*, we generated clone libraries from samples collected along the acidity gradient that characterizes offshore Chilean water masses. We detected a shift in the relative abundance of two distinct mitochondrial haplotypes of *E. huxleyi* that coincided with the shift in relative abundance of morphotypes along the transect (Fig. 3). Each haplotype has wide oceanic distribution (Supplementary Information), indicating that the observed distribution is not the result of regional endemism. The relationship between mitochondrial haplotypes and morphotype is not, however, straightforward²⁷, and establishing a strict link between morphotypic and genotypic diversities requires further environmental morphogenetic studies and/or culture-based physio-genomic comparisons. The presence of highly calcified *E. huxleyi* in these samples does not mask

the main pattern of decreasing calcification at low $[\text{CO}_3^{2-}]$, but highlights the fact that coccolithophores can calcify heavily at low pH (7.62) and low $[\text{CO}_3^{2-}]$ ($71 \mu\text{mol kg}^{-1}$).

Coccolithophore calcification may be influenced by several factors, but our environmental data show a spatio-temporally consistent decline of coccolith mass with decreasing $[\text{CO}_3^{2-}]$. Integrating this coccolithophore response with the predicted decrease in calcification of planktonic foraminifera^{6,7} and neritic corals^{3,4} under conditions of increased CO_2 means that entire marine calcifying communities seem likely to be affected in the future. However, the presence of highly calcified *E. huxleyi* in CO_2 -rich modern waters demonstrates that prediction of future responses is unlikely to be straightforward. Such complexity could account for the lack of an obvious overall direction in the response of coccolithophore calcification over a potentially analogous ocean acidification event about 55 million years ago at the Palaeocene–Eocene Thermal Maximum²⁸. Attention should now focus not only on the physiological response of individual strains to changing carbonate chemistry, but also on characterizing responses in complex assemblages.

METHODS SUMMARY

Image analyses were performed on 40 frames ($240 \times 180 \mu\text{m}$ with a pixel area of $0.0225 \mu\text{m}^2$) per microscope slide, selected using an automated microscope (Leica DMRBE). Coccoliths and coccospheres were detected, classified and morphometrically analysed by the SYRACO software, which performs pattern recognition using artificial neural networks. Mass was estimated by measuring brightness in cross-polarized light (birefringence), with brightness being converted into mass after calibration with calcite microspheres of known mass.

Water sampling and measurements of temperature and salinity on three oceanographic cruises were conducted onboard. Total dissolved inorganic carbon (DIC) and total alkalinity (TA) were determined by the potentiometric acid titration method. To infer past changes in surface ocean-carbonate-system values, salinity and TA values in the past were estimated from geochemical proxies of past surface hydrography, using published estimates of past sea surface temperature and measured $\delta^{18}\text{O}$. Surface $p\text{CO}_2$ was estimated using atmospheric $p\text{CO}_2$ values measured in Antarctic ice cores at Vostok and EPICA, which are considered to represent global values throughout the temporal range of our records. Other carbonate-chemistry parameters were calculated using the CO2sys software with temperature, salinity, TA and DIC as inputs.

For genetic analyses, 10-litre seawater samples were filtered onto nucleopore membranes (Millipore). Total DNA was extracted using the DNeasy Plant mini kit (Qiagen) and *cox3* sequences were amplified using the Phusion High-Fidelity PCR mix (New England Biolabs). PCR primers are given in the Supplementary Information. For construction of environmental clone libraries, amplified sequences were inserted into the TOPO-TA PCR 4 vector (Invitrogen) before transformation into competent cells. PCR products were sequenced directly using the ABI PRISM BigDye Terminator Cycle Sequencing Kit on an ABI PRISM 3100 xl auto sequencer (Applied Biosystems). Maximum likelihood analysis was performed in TREEFINDER using manually aligned 812-base-pair *cox3* sequences under the corrected Akaike information criterion model.

Received 20 July 2010; accepted 15 June 2011.

1. Sabine, C. L. *et al.* The oceanic sink for anthropogenic CO_2 . *Science* **305**, 367–371 (2004).
2. Fabry, V. J., Seibel, B. A., Feely, R. A. & Orr, J. C. Impacts of ocean acidification on marine fauna and ecosystem processes. *ICES J. Mar. Sci.* **65**, 414–432 (2008).
3. Gattuso, J.-P., Frankignoulle, M., Bourque, I., Romaine, S. & Buddemeier, R. W. Effect of calcium carbonate saturation of seawater on coral calcification. *Global Planet. Change* **18**, 37–46 (1998).
4. Kleypas, J. A. *et al.* Geochemical consequences of increased atmospheric carbon dioxide on coral reefs. *Science* **284**, 118–120 (1999).
5. Barker, S. & Elderfield, H. Foraminiferal calcification response to glacial–interglacial changes in atmospheric CO_2 . *Science* **297**, 833–836 (2002).
6. Moy, A. D., Howard, W. R., Bray, S. G. & Trull, T. W. Reduced calcification in modern Southern Ocean planktonic foraminifera. *Nature Geosci.* **2**, 276–280 (2009).
7. de Moel, H. *et al.* Planktic foraminiferal shell thinning in the Arabian Sea due to anthropogenic ocean acidification? *Biogeosciences* **6**, 1917–1925 (2009).
8. Riebesell, U. *et al.* Reduced calcification of marine plankton in response to increased atmospheric CO_2 . *Nature* **407**, 364–367 (2000).
9. Iglesias-Rodriguez, M. D. *et al.* Phytoplankton calcification in a high- CO_2 world. *Science* **320**, 336–340 (2008).
10. Langer, G. M. *et al.* Species-specific responses of calcifying algae to changing seawater carbonate chemistry. *Geochem. Geophys. Geosyst.* **7**, Q09006 (2006).

11. Langer, G., Nehrke, G., Probert, I., Ly, J. & Ziveri, P. Strain-specific responses of *Emiliania huxleyi* to changing seawater carbonate chemistry. *Biogeosci. Discuss.* **6**, 4361–4383 (2009).
12. de Vargas, C., Aubry, M. P., Probert, I. & Young, J. in *Evolution of Aquatic Photoautotrophs* (eds Falkowski, P. G. & Knoll, A. H.) 251–285 (Academic, 2007).
13. Bollmann, J., Henderiks, J. & Brabec, B. Global calibration of *Gephyrocapsa* coccolith abundance in Holocene sediments for paleotemperature assessment. *Paleoceanogr.* **17**, doi:10.1029/2001PA000742 (2002).
14. Lewis, E. & Wallace, D. W. R. Program developed for CO_2 system calculations. *Carbon Dioxide Information and Analysis Center Report, ORNL/CDIAC-105* (1998).
15. Hönisch, B. & Hemming, N. G. Surface ocean pH response to variations in $p\text{CO}_2$ through two full glacial cycles. *Earth Planet. Sci. Lett.* **236**, 305–314 (2005).
16. Paasche, E. A review of the coccolithophorid *Emiliania huxleyi* (Prymnesiophyceae), with particular reference to growth, coccolith formation, and calcification–photosynthesis interactions. *Phycologia* **40**, 503–529 (2001).
17. Zondervan, I. The effects of light, macronutrients, trace metals and CO_2 on the production of calcium carbonate and organic carbon in coccolithophores—a review. *Deep Sea Res. II* **54**, 521–537 (2007).
18. Feng, Y. *et al.* Interactive effects of increased $p\text{CO}_2$, temperature and irradiance on the marine coccolithophore *Emiliania huxleyi* (Prymnesiophyceae). *Eur. J. Phycol.* **43**, 87–98 (2008).
19. Bollmann, J. & Herrle, J. O. Morphological variation of *Emiliania huxleyi* and sea surface salinity. *Earth Planet. Sci. Lett.* **255**, 273–288 (2007).
20. Colmenero-Hidalgo, E., Flores, J. A. & Sierro, F. J. Biometry of *Emiliania huxleyi* and its biostratigraphic significance in the Eastern North Atlantic Ocean and Western Mediterranean Sea in the last 20 000 years. *Mar. Micropaleontol.* **46**, 247–263 (2002).
21. Anderson, D. M. & Archer, D. Glacial interglacial stability of ocean pH inferred from foraminifer dissolution rates. *Nature* **416**, 70–73 (2002).
22. Buitenhuis, E. T., de Baar, H. J. W. & Veldhuis, M. J. W. Photosynthesis and calcification by *Emiliania huxleyi* (Prymnesiophyceae) as a function of inorganic carbon species. *J. Phycol.* **35**, 949–959 (1999).
23. Berry, L., Taylor, A. R., Lucken, U., Ryan, K. P. & Brownlee, C. Calcification and inorganic carbon acquisition in coccolithophores. *Funct. Plant Biol.* **29**, 289–299 (2002).
24. Mackinder, L., Wheeler, G., Schroeder, D., Riebesell, U. & Brownlee, C. Molecular mechanisms underlying calcification in coccolithophores. *Geomicrobiol. J.* **27**, 585–595 (2010).
25. Zondervan, I., Rost, B. & Riebesell, U. Effect of CO_2 concentration on the PIC/POC ratio in the coccolithophore *Emiliania huxleyi* grown under light-limiting conditions and different daylengths. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **272**, 55–70 (2002).
26. Young, J. *et al.* A guide to extant coccolithophore taxonomy. *J. Nannoplankton Res.* **1** (Special Issue), 1–132 (2003).
27. Hagino, K. *et al.* New evidence for morphological and genetic variation in the cosmopolitan coccolithophore *Emiliania huxleyi* (Prymnesiophyceae) from the COX1b-ATP4 genes. *J. Phycol.* (in the press).
28. Gibbs, S. J., Bown, P. R., Sessa, J. A., Bralower, T. J. & Wilson, P. A. Nannoplankton extinction and origination across the Paleocene–Eocene Thermal Maximum. *Science* **314**, 1770–1773 (2006).
29. Monnin, E. *et al.* Atmospheric CO_2 concentrations over the last glacial termination. *Science* **291**, 112–114 (2001).
30. Petit, J. R. *et al.* Climate and atmospheric history of the past 420,000 years from the Vostok ice core, Antarctica. *Nature* **399**, 429–436 (1999).

Supplementary Information is linked to the online version of the paper at www.nature.com/nature.

Acknowledgements We thank the crew from Puerto Deseado, Atalante, Suroit and Marion-Dufresne, and D. Vault, L. Garczarek, M.-A. Sicre and H. Claustre for their help in collecting material for this work. The long-term OISO observational programme is supported by INSU (Institut National des Sciences de l'Univers), IPSL (Institut Pierre-Simon Laplace) and IPEV (Institut Paul-Emile Victor). We thank F. C. Bassinot for help in estimating palaeosalinities. The IMAGES programme is acknowledged for collection and curation of the cores. This work was funded by the 'Agence National de la Recherche' project PALEO-CTD (grant ANR-06-JCJC-0142), by the European Research Council under grant agreement 205150, by the European Funding Agencies from the ERA-net program Biodiversa, under the Biomarks project, and by the European Community's Seventh Framework Program EPOCA (European Project on Ocean Acidification) under grant agreement 211384.

Author Contributions On the basis of an original idea from L.B., the concept of this paper was developed in discussion between all authors. L.B., N.B., P.C. and M.G. conducted coccolith measurements, D.R.-P., N.M. and C.G. conducted modern-ocean chemistry measurements, L.B. and T.d.G.-T. computed past ocean chemistry, E.M.B., I.P. and C.d.V. performed genetic analyses, B.R., R.E.M.R. and I.P. conceptualized the physiological interpretation, L.B., I.P., D.R.-P., C.d.V. and R.E.M.R. interpreted the relationships between calcification and environment.

Author Information Reprints and permissions information is available at www.nature.com/reprints. The GenBank accession numbers are JN098138–JN098158, JN098160 and JN098163–JN098174; their correspondence is given in the online Supplementary Information. The authors declare no competing financial interests. Readers are welcome to comment on the online version of this article at www.nature.com/nature. Correspondence and requests for materials should be addressed to L.B. (beaufort@cerege.fr).