



Impact d'une débâcle hâtive des glaces sur le régime alimentaire des jeunes morues arctiques (*Boreogadus saida*)

Mémoire

Pascale Caissy

Maîtrise en biologie - avec mémoire
Maître ès sciences (M. Sc.)

Québec, Canada

Impact d'une débâcle hâtive des glaces sur le régime alimentaire des jeunes morues arctiques (*Boreogadus saida*)

Mémoire de maîtrise en biologie

Pascale Caissy

Sous la direction de :

Frédéric Maps, directeur de recherche
Caroline Bouchard, codirectrice de recherche

Résumé

Le réchauffement accéléré de l'Arctique mène à une débâcle de plus en plus hâtive de la banquise. La morue arctique (*Boreogadus saida*), une espèce pivot du réseau trophique, semble déjà répondre au rallongement de la période libre de glaces. Particulièrement, la plus forte productivité de l'écosystème, l'abondance de proies et les températures optimales associées à une débâcle hâtive contribueraient au recrutement automnal des jeunes morues en accélérant leur croissance larvaire et juvénile. Par la dissection de plus de 300 contenus stomachaux de larves et juvéniles de morues arctiques d'une variété d'écorégions, j'ai testé : 1) si les morues arctiques profitent de ces conditions optimales afin d'augmenter leur succès alimentaire lors d'une débâcle hâtive; 2) si les morues arctiques d'âge-0 ont un meilleur succès alimentaire lorsqu'elles consomment des proies plus nutritives d'origine typiquement Arctique. Le succès alimentaire augmentait rapidement avec la taille des poissons et l'abondance de proies. Toutefois, bien que la température était peu prédictive du succès alimentaire, des températures au-delà du seuil de tolérance des jeunes morues arctiques limitaient de manière importante les capacités de capture de proies, et ce même lors d'une abondance élevée de proies. Également, la nature des proies ingérées demeure un facteur déterminant du succès alimentaire. L'ingestion de proies très nutritives, tel que *Calanus glacialis*, favorisait particulièrement le succès alimentaire alors que la consommation de cyclopoïdes aux dépens d'autres espèces plus nutritives avait un effet délétère sur le succès alimentaire, semant un doute sur l'adaptabilité future de la morue arctique aux changements en cours. Bien que les changements de couverts de glace n'aient pour l'instant pas un impact direct sur le succès alimentaire des jeunes poissons, ils impacteront éventuellement la phénologie des espèces clés de zooplancton et leur présence simultanée avec les morues arctiques d'âge-0. Le succès alimentaire de la morue arctique dans ses stades les plus vulnérables pourrait donc être compromis à moyen terme.

Abstract

Due to climate change, the whole Arctic Ocean could become free of ice during the summer as early as the 2030s. For now, sea-ice breakup already happens earlier almost year after year. Arctic cod (*Boreogadus saida*), a pivotal species of Arctic marine trophic networks, must cope with this lengthening of the ice-free season. Earlier studies suggest that age-0 Arctic cod recruitment is enhanced with an early sea-ice breakup. This could be explained by warmer temperatures promoting survival and by higher zooplankton biomass in areas of early sea-ice breakup. For this study, over 300 guts of larval and juvenile polar cod from various ecoregions of the Arctic were analyzed. I tested the hypothesis that young polar cods benefit from the lengthening of the ice-free season, optimal temperatures and higher abundance of nutritious preys by increasing their feeding success in those areas, which could in turn result in higher recruitment. Despite high inter-individual variability, feeding success increased with fish length and zooplankton abundance. Even though time since ice breakup and temperatures were not good predictors of feeding success, extreme temperatures as high as 10 °C led to a state close to starvation. Additionally, feeding success increased in fish feeding extensively on *Calanus* spp., while the consumption of cyclopoids such as *Oithona similis* decreased feeding success, raising concerns on the future adaptability of Arctic cod. Changes in sea ice regimes may not have a direct impact on age-0 Arctic cod feeding success on a short timescale, but they will eventually have important impacts on the phenology of key zooplankton species and their co-occurrence with age-0 Arctic cod. The feeding success of the vulnerable early life stages of Arctic cod could thus be jeopardized.

Table des matières

Résumé	ii
Abstract.....	iii
Table des matières	iv
Liste des figures.....	vi
Liste des tableaux	viii
Remerciements	ix
Avant-propos	xi
Introduction	1
L'océan Arctique: un bassin unique au monde	1
Particularités géographiques et océanographiques	1
Région d'étude: L'Arctique canadien et la mer du Groenland.....	2
Un écosystème marqué par le rythme des saisons.....	7
Production primaire	7
Production secondaire	7
La morue arctique (<i>Boreogadus saida</i>)	10
Rôle écologique	10
Distribution et habitat	10
Cycle de vie	11
Régime alimentaire.....	12
Impact du réchauffement climatique sur la morue arctique	13
L'importance du stade larvaire pour le recrutement des poissons.....	14
Objectifs de recherche	15
Chapitre 1 Impact of early sea-ice breakup on age-0 Arctic cod (<i>Boreogadus saida</i>) diet in the Canadian Arctic and the Greenland Sea.....	17
1.1 Résumé	17
1.2 Abstract.....	18
1.3 Introduction	19
1.4 Methods	21
1.4.1 Study areas.....	21
1.4.2 Sea-ice breakup date and open water days	22
1.4.3 Regional zooplankton abundance	23
1.4.4 Mixed layer temperature and salinity	23

1.4.5 Ichthyoplankton sampling and larval biomass	23
1.4.6 Stomach content, feeding success & diet diversity	24
1.4.7 Statistical analyses	31
1.5 Results	33
1.5.1. Environmental conditions and feeding success.....	33
1.5.2. Feeding success and prey characteristics.....	38
1.6 Discussion.....	41
The importance of both physiological and biological parameters in determining feeding success	41
Prey composition as a determinant of fish feeding success.....	43
1.7 Acknowledgements	45
Conclusion générale	46
Bibliographie	49
Annexe 1. Tableaux d'AIC.....	63

Liste des figures

Figure 1. Bathymétrie de l'océan Arctique et ses mers constituantes et circulation générale des eaux d'origine Pacifique (jaune) et Atlantique (rouge) (adapté de Beszczynska-Möller et al., 2011).

Figure 2. Bathymétrie du sud de la mer de Beaufort (adaptée de Hornby et al., 2017)

Figure 3. Voies navigables du passage du Nord-Ouest. Dans le cadre de ce mémoire, je considère que les segments 6-7-8-9-14-15-16 font partie du Kitikmeot (adaptée de Liu et al., 2017).

Figure 4. Bathymétrie et circulation générale des masses d'eau d'origine Arctique et Atlantique dans la baie de Baffin (adapté de Curry et al., 2011).

Figure 5. Distribution circumpolaire de la morue arctique (*Boreogadus saida*) (Mecklenburg et al., 2011).

Figure 1.1. Study regions across the Canadian Arctic and the Greenland Sea. Crosses indicate sampling stations.

Figure 1.2. Principal component analysis of at-station environmental and biological variables. A) Principal component analysis with all stations sampled. Stations from Mackenzie Shelf region sampled in 2010 are circled in grey. B) Principal component analysis with all stations sampled, except those sampled in the Mackenzie Shelf region in 2010. Colored points discriminate regions: MS = Mackenzie Shelf, AGM = Amundsen Gulf Mouth, CM = Coronation and Maud Gulfs, LV = Larsen and Victoria Straits, PS = Peel Sound, LS = Lancaster Sound, NW = North Water, WBB = West Baffin Bay and NEG = Greenland Sea.

Figure 1.3. Total ingested carbon (mg) relationship with fish length (mm). Grey parallel lines show the 10th and 90th percentiles estimated with a quantile regression. Blue-colored dots represent fish sampled in the Mackenzie Shelf in 2010. Vertical line at 25 mm is used to visually discriminate fish larval and juvenile stages. Both x and y-axes are displayed on a log scale.

Figure 1.4. Feeding success relationship with fish size and zooplankton abundance. A) Feeding success (mg C mg W⁻¹) increased with standard length (mm). B) Feeding success increased with zooplankton abundance (NASC; m² nnmi⁻²). In both panels, slope and shaded 95% confidence intervals were derived from the linear mixed model. Both x and y axes are displayed on a log-scale.

Figure 1.5. Diet of age-0 Arctic cod larvae (< 25 mm standard length) and juveniles (> 25 mm standard length) sampled in nine regions of the circumpolar Arctic between 2009 and 2018. Per cent diet composition by (A-B) number and (C-D) carbon of different prey identified in the guts of Arctic cod (a, c) larvae and (b, d) juveniles. Regions initials as in Fig 1.2.. No juveniles from LV and WBB were caught between 2009 and 2018. Numbers on top of bars refer to number of analyzed guts. Unless stated as nauplii, copepod taxa are referred to as copepodites.

Figure 1.6. Feeding success of age-0 Arctic cod relation with the counts of different prey taxa ingested included in the final regression model. Each panel represents a different taxon of prey which was included in the final linear model. In all panels, slope and shaded 95% confidence

intervals were derived from the prey regression model. Both x and y axes are displayed on a log-scale.

Liste des tableaux

Table 1.1. Linear regressions used to estimate missing fresh measures from preserved measures.
Table 1.2. Number of fish dissected per region-year.

Table 1.3. Empirical equations used to estimate carbon content (C) in µg from each prey item.
Prosome length (PL), length (L) and diameter (D) were measured in µm.

Table 1.4. Mixed linear model of feeding success and environmental variables.

Table 1.5. Linear model of feeding success and prey composition in the diet. Unless stated as nauplii, copepod taxa are referred to as copepodites.

Table A1. Results of AIC stepwise approach for model selection of feeding success relationship with individual's characteristics and environmental variables.

Table A2. Results of AIC stepwise approach for model selection of feeding success relationship with prey type counts in diet. Unless stated as nauplii, copepod taxa are referred to as copepodites.

*Pour Yolande Boudreau et Madeleine
Fournier, deux pionnières à une époque où
les études supérieures n'étaient pas
accessibles à toutes les femmes*

Remerciements

Dans les deux dernières années, j'ai eu la chance d'être accompagnée de plusieurs personnes qui ont contribué grandement à ma réussite. Ainsi, je tiens à d'abord remercier mes trois mentors pour ce projet:

Frédéric Maps, pour avoir accepté de prendre un rôle de superviseur dans ce projet et de m'avoir intégrée dans le NEOLab. Je me considère choyée d'avoir été épaulée avec autant d'ouverture. Ton implication a grandement enrichi ce projet.

Caroline Bouchard, pour ton implication sans faille et ce, avant même le début de ma maîtrise alors que je n'étais qu'une petite nouvelle au labo Fortier. Merci d'avoir accepté de poursuivre l'aventure comme co-directrice. Ta présence permanente, même à distance, ton dynamisme et tes conseils ont été de grands moteurs de motivation.

Louis Fortier, qui m'a accueillie à l'Université Laval et a mis en branle ce projet. Je garde en mémoire ton énergie et ton esprit visionnaire.

Je ne saurais assez remercier Cyril Aubry, Thibaud Dezutter et Tommy Pontbriand pour leur contribution substantielle à la dissection de contenus stomacaux. Leur travail a grandement enrichi le projet et m'a permis de développer une nouvelle expertise en taxonomie du zooplancton. Merci à Mathieu LeBlanc, Jennifer L. Herbig et Maxime Geoffroy pour leur participation au jeu de données acoustique. Je tiens également à souligner le soutien des membres du NEOLab, soit Maxime Benoit-Gagné, Inge Deschépper, Alexandra Mercier, Sara Pedro, Blanche Saint-Béat, Sarah Schembri et Laure Vilgrain. Merci de m'avoir accueillie dans votre groupe de recherche. Les sessions Zoom ont été essentielles pour me reconnecter avec le monde de la recherche.

Ces travaux de maîtrise n'auraient pu être possibles sans les membres de l'équipage du *NGCC Amundsen* ainsi que les techniciens du labo Fortier qui ont participé activement aux échantillonnages lors des missions scientifiques du navire entre 2009 et 2018. J'aimerais aussi souligner l'apport du Département de biologie de l'Université Laval, de Québec-Océan, d'ArcticNet, d'Amundsen Science et des organismes subventionnaires (CRSNG et FRQNT) à ma réussite.

Finalement, ma famille et mes amis méritent toute ma reconnaissance : sans leur support, je ne me serais tout simplement jamais rendue aux études supérieures. Je suis choyée de pouvoir leur partager mes découvertes et être accueillie avec ouverture, intérêt et amour. Une mention spéciale à Jean-Philippe : son écoute, son humour et son optimisme me permettent d'affirmer que j'ai eu le meilleur partenaire de confinement. Merci mille fois de croire en moi, de t'intéresser à mon travail et de m'encourager dans mes folies (comme adopter un chiot en pleine pandémie). Célébrer chacune de mes petites avancées avec toi, et Lulu, est un privilège.

Avant-propos

Ce mémoire de maîtrise en biologie est composé de trois sections : une introduction générale, une conclusion générale ainsi qu'un chapitre au corps du mémoire rédigé sous forme d'article révisé par les pairs :

Caissy P., Bouchard C., Herbig J.L., Geoffroy M., Maps F. 2021, Impact of early sea-ice breakup on age-0 Arctic cod feeding success in the Canadian Arctic and Greenland Sea. (en cours de préparation pour une soumission initiale à *Elementa: Science of the Anthropocene*).

Une partie des données de ce mémoire a également été présentée par présentations par affiches lors de deux colloques et ont reçu chacune le premier prix de leur catégorie:

Caissy P., Bouchard C., Maps F., Fortier L. 2020. Impact of early sea-ice breakup on age-0 Arctic cod feeding success in the Canadian Arctic. *Arctic Change online conference*. Premier prix catégorie Marine Science.

Caissy P., Bouchard C., Maps F., Fortier L. 2021. Impact d'une débâcle hâtive des glaces sur le régime alimentaire des jeunes morues arctiques (*Boreogadus saida*). *RSA Québec-Océan*. Premier prix du jury et premier prix du public.

Une partie des résultats de cette étude a été présentée lors du colloque de biologie de l'Université Laval dans le contexte d'une présentation orale :

Caissy P., Bouchard C., Maps F., Fortier L. 2021. Impact d'une débâcle hâtive des glaces sur le régime alimentaire des jeunes morues arctiques (*Boreogadus saida*). *Colloque de biologie de l'Université Laval*.

Dans le cadre des travaux de ce mémoire, j'ai participé à la conception du projet, en étroite collaboration avec Frédéric Maps et Caroline Bouchard, mes deux codirecteurs, ainsi que Louis Fortier, mon directeur initial. L'échantillonnage a été effectué par les présents et anciens membres du labo Fortier entre 2009 et 2018 à bord du *NGCC Amundsen* ainsi que l'équipe de Caroline Bouchard

à bord du *RV Dana* en 2017. J'ai réalisé la majorité des dissections de contenus stomacaux et ai assemblé la majorité des données environnementales, excepté les données acoustiques de zooplancton qui m'ont gracieusement été fournies par Mathieu LeBlanc (labo Fortier, données publiées de 2009 à 2017), Jennifer L. Herbig et Maxime Geoffroy (données non publiées de 2018). J'ai effectué l'ensemble des analyses statistiques et ai analysé l'ensemble des résultats. J'ai finalement rédigé l'intégralité de ce mémoire avec la contribution de Frédéric Maps et Caroline Bouchard pour l'œuvre entière en plus de Jennifer L. Herbig et Maxime Geoffroy pour le chapitre 1.

Introduction

L'océan Arctique: un bassin unique au monde

Particularités géographiques et océanographiques

L'océan Arctique se distingue des autres océans par son isolement relatif de l'Océan global et la présence d'une banquise saisonnière et multiannuelle. Situé au nord du 66e parallèle, ce bassin connecte les plateaux continentaux de six états: les États-Unis (Alaska), le Canada, le Groenland, l'Islande, la Norvège et la Russie. L'océan Arctique est le plus petit et moins profond océan du globe. Il couvre une surface de 14 millions de km², représentant moins de 1% de la surface océanique mondiale. Avec une profondeur moyenne de 1038 m, il inclut des plateaux continentaux peu profonds avec, en son centre, des bassins plus creux pouvant atteindre plus de 5000 m de profondeur (fig. 1).

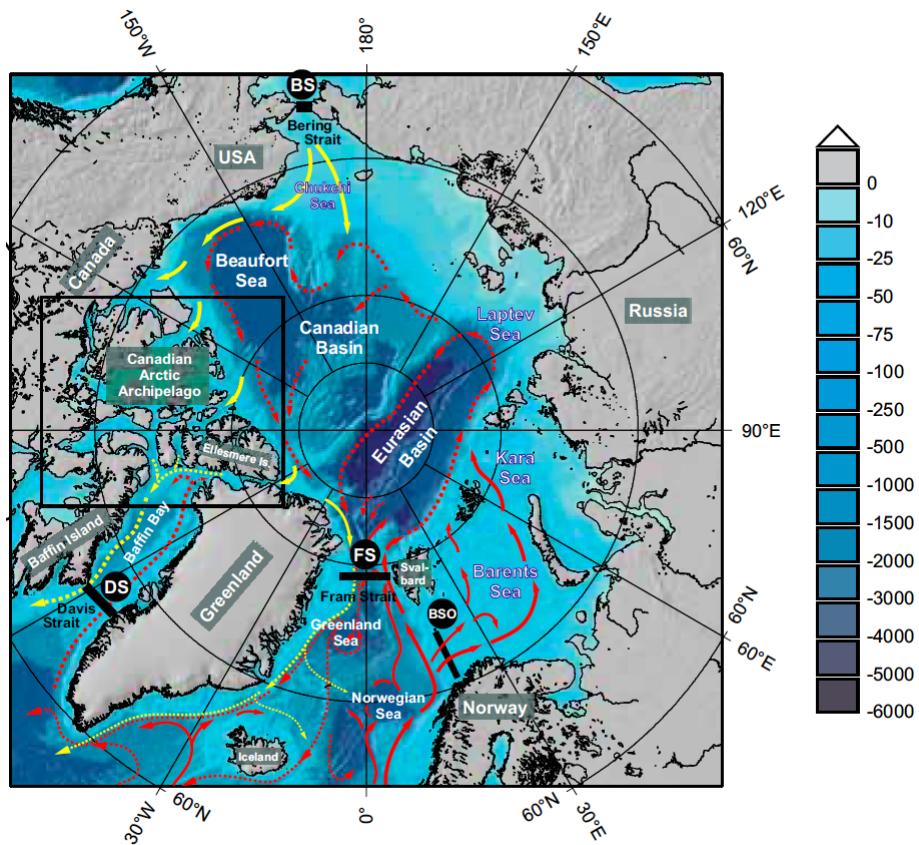


Figure 1. Bathymétrie de l'océan Arctique et ses mers constitutantes et circulation générale des eaux d'origine Pacifique (jaune) et Atlantique (rouge) (adapté de Beszczynska-Möller et al., 2011).

Relativement isolé des autres océans, l'océan Arctique permet l'acheminement d'eaux Pacifique vers l'Atlantique Nord. Ces eaux chaudes et peu salées pénètrent en surface par le détroit de Béring (~50 m de profondeur, 85 km de largeur), et s'infiltrent dans la portion ouest du bassin jusque dans l'Arctique Canadien. Représentant un flux d'environ 0.8 Sv (Roach et al., 1995), ces eaux d'origine Pacifique sont ensuite expulsées de l'Archipel Canadien vers l'Atlantique Nord par le détroit de Davis. Des masses d'eau de l'Atlantique Nord pénètrent également en Arctique par le détroit de Fram (~1.8 Sv; Beszczynska-Möller et al., 2011) et par l'ouverture de la mer de Barents (~ 8.5Sv; Østerhus et al., 2005). Ces masses d'eau sont beaucoup plus chaudes et salées que les eaux en surface et sont généralement retrouvées en profondeur (Rudels et al., 2004). Bien que les eaux Atlantiques circulent dans presque tout l'océan Arctique, elles ne pénètrent pas dans l'océan Pacifique: elles sont plutôt expulsées vers leur lieu d'origine via les détroits de Fram et de Davis. En plus des apports des océans auxquels il est connecté, l'océan Arctique reçoit à sa surface près de 10% des apports fluviaux globaux (Aagaard and Carmack, 1989), majoritairement en provenance des grands fleuves sibériens et canadiens. Ces apports représentent au final très peu de l'apport total comparativement aux entrées Pacifique et Atlantique (~ 0.1 Sv; Jones, 2001).

Contrairement aux autres océans, qui sont couverts de glace de manière saisonnière pour certains, une banquise couvre partiellement l'océan Arctique à l'année. Ces glaces pluriannuelles, généralement retrouvées au centre du bassin, peuvent s'être formées il y a plus de 5 ans et atteindre plus de 4 m d'épaisseur (Belchansky et al. 2003, Maslanik et al. 2007). La présence et la fonte partielle annuelle de la banquise dicte une part importante des processus physiques, chimiques et biologiques de l'océan Arctique (Aagaard et Carmack, 1989; Lannuzel et al., 2020). Toutefois, l'augmentation rapide des températures des mers associée au réchauffement climatique mène à une fonte marquée des glaces (Stroeve et al., 2012). Cette fonte est telle que d'ici 2030, l'océan Arctique pourrait perdre l'intégralité de ses glaces pluriannuelles et serait entièrement libre de glace en période estivale (AMAP 2017). Ce changement s'observe actuellement par un accroissement de presque 40 jours de la durée de la saison libre de glace depuis 1979 toutes régions de l'océan Arctique confondues (NSIDC, 2020). La débâcle des glaces se produit en moyenne presque 9 jours plus tôt au printemps et la glace se reforme en moyenne jusqu'à 29 jours plus tard (Markus et al., 2009; Stroeve et al., 2014; NSIDC, 2020).

Région d'étude: L'Arctique canadien et la mer du Groenland

L'Arctique canadien

Les eaux canadiennes du bassin arctique incluent près de 36 500 îles et îlots séparés par de nombreux détroits, canaux et baies formant le passage du Nord-Ouest. L'archipel est bordé par la mer de Beaufort à l'ouest et la baie de Baffin à son extrémité est. Ces eaux sont délimitées sous trois provinces, soit, d'ouest en est, le sud de la mer de Beaufort, le Kitikmeot et le nord-ouest de la baie de Baffin.

La portion canadienne du sud de la mer de Beaufort inclut les régions du plateau Mackenzie et l'embouchure du golfe d'Amundsen. Formant un plateau rectangulaire bordé du canyon Mackenzie et du Golfe Amundsen (fig. 2), la zone reçoit à la fois d'importants apports fluviaux de la rivière Mackenzie (Macdonald et al., 1995), mais également des apports d'eaux riches en nutriments d'origine Pacifique (Roach et al., 1995). L'intensité de ces apports est dictée par les extrêmes saisonniers en Arctique, l'apport fluvial augmentant largement en été (Carmack et Macdonald, 2002). Lorsque le plateau est libre de glace, il se produit une remontée d'eaux riches en nutriments le long du canyon Mackenzie sous l'action des forts vents à la surface (Carmack et Kulikov, 1998). Cette remontée d'eaux riches en nutriments permettrait de soutenir la productivité de la région (Machuca, 2019). Une autre zone productive de cette province est la polynie intermittente du Cap Bathurst située à l'embouchure du Golfe Amundsen (Dalman et al., 2019). Cette polynie et ses alentours abritent de larges populations d'oiseaux marins et de phoques annelés (Harwood et Stirling, 1992; Dickson et Gilchrist, 2002).

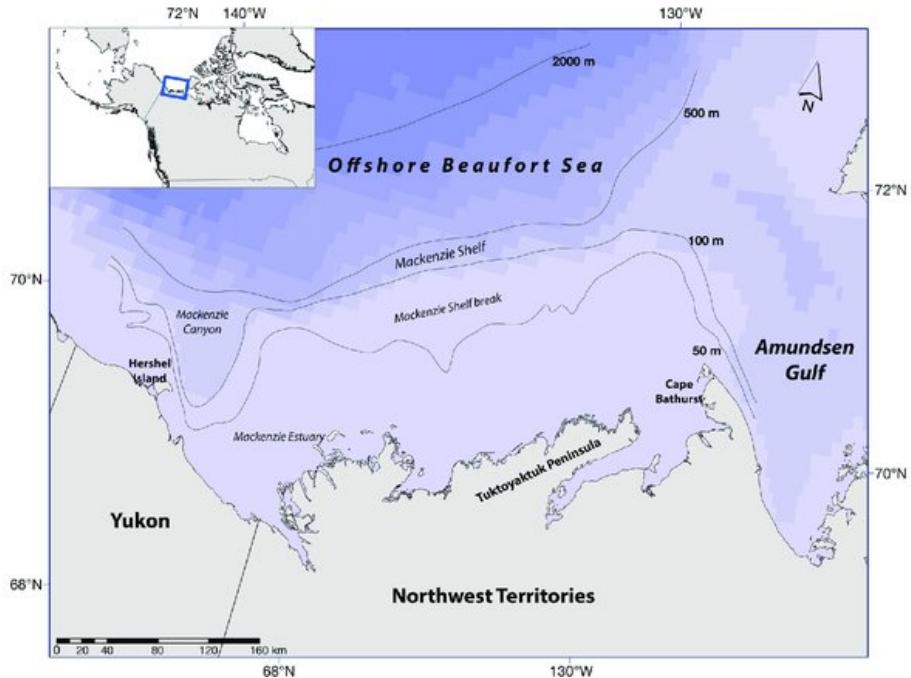


Figure 2. Bathymétrie du sud de la mer de Beaufort (adaptée de Hornby et al., 2017)

La province du Kitikmeot englobe des golfes, détroits, fjords et canaux faisant partie du passage du Nord-Ouest (fig. 3). Ces voies navigables sont peu profondes: le golfe Reine Maud est moins de 100 m de profondeur alors que les détroits Larsen et Peel atteignent pour leur part des profondeurs maximales de 350 m. Des seuils peu profonds (~30 m) isolent la province des masses d'eau océaniques. Comme le seul autre apport est d'origine fluviale, la salinité y est relativement faible (Bouchard et al., 2018). De plus, les rivières se jetant dans le Kitikmeot sont relativement pauvres en nutriments. Conséquemment, la province est pauvre en azote à sa surface et la productivité primaire est faible en comparaison d'autres régions arctiques (Ahmed et al., 2019).

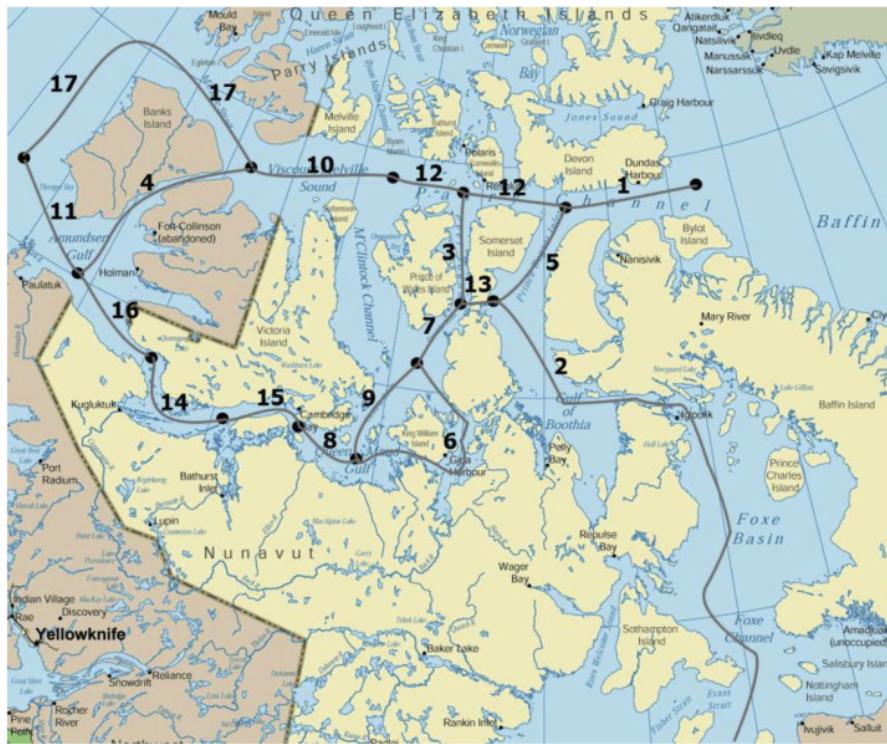


Figure 3. Voies navigables du passage du Nord-Ouest. Dans le cadre de ce mémoire, je considère que les segments 6-7-8-9-14-15-16 font partie du Kitikmeot (adaptée de Liu et al., 2017).

Le nord de la baie de Baffin inclut les régions du détroit Lancaster, des eaux du Nord et de l'ouest de la baie de Baffin. Cette province connecte l'océan Arctique à l'océan Atlantique: des masses d'eau peu salées sont expulsées de l'Arctique par les détroits Jones, Nares et Lancaster alors que des masses d'eau salées d'origine Atlantique pénètrent la baie de Baffin par le large détroit de Davis (Tang et al., 2004; fig. 4). Ce contraste entre les masses d'eau en fait un environnement hétérogène avec des écosystèmes aux structures distinctes entre ses extrémités ouest et est (Saint-Béat et al., 2020). Dans son extrémité nord, on retrouve également un complexe de polynies récurrentes très productives, la polynie des eaux du Nord (Stirling, 1980), alors qu'à l'ouest, le détroit Lancaster héberge la polynie thermique intermittente de l'île Bylot (Hannah et al., 2009).

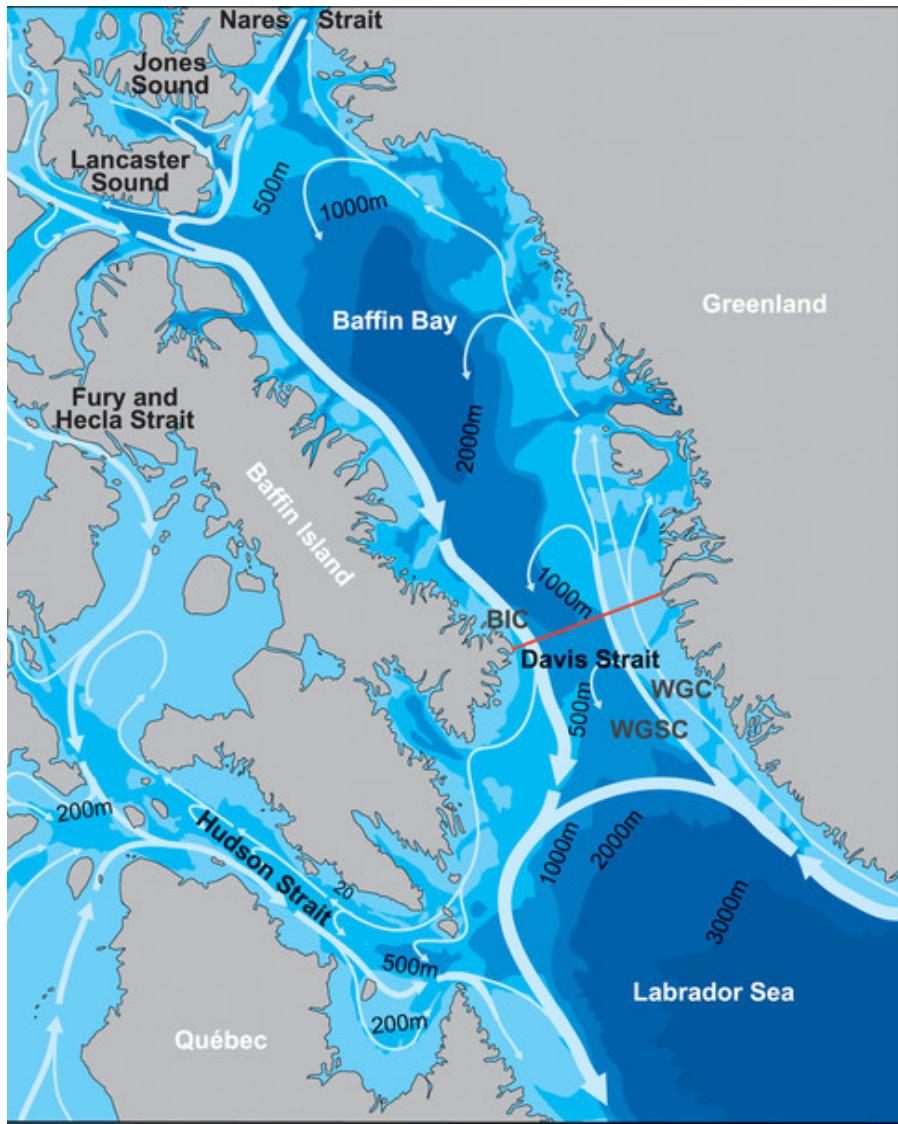


Figure 4. Bathymétrie et circulation générale des masses d'eau d'origine Arctique et Atlantique dans la baie de Baffin (adapté de Curry et al., 2011).

La mer du Groenland

La mer du Groenland est séparée de la baie de Baffin par le continent du Groenland. La région est caractérisée par sa bathymétrie irrégulière, avec des plateaux situés à moins de 40 m de profondeur et d'autres situés à plus de 500 m de profondeur (Piepenburg et al., 1997). La polynie des eaux du nord-est, une polynie désormais considérée intermittente (Barber et Massom, 2007), est retrouvée à l'extrême nord de la région (Schneider et Budéus, 1994).

Un écosystème marqué par le rythme des saisons

Production primaire

Limitée par sa courte saison d'éclairement, la majorité de la production primaire en Arctique se produit en été. Celle-ci débute à l'arrivée du printemps, où la banquise sert de substrat de base. Lorsque l'éclairement augmente, accompagné d'une hausse des températures, la neige couvrant la banquise fond, permettant à la lumière de diffuser dans la glace. Les algues de glace commencent alors leur développement (Horner and Schrader, 1982). Une fois que des mares de fonte commencent à se former sur la banquise, une quantité suffisante de lumière pénètre dans la colonne d'eau afin de soutenir la productivité primaire du phytoplancton (Wassmann et al., 1991). La production nette de carbone en eau libre en Arctique avoisine 300 Tg C par année, mais a atteint un pic de 391 Tg C en 2018 (Ardyna and Arrigo, 2020).

Avec le réchauffement climatique, la période libre de glace s'est allongée de près de 40 jours depuis 1979. Cela s'accompagne d'une augmentation nette de la productivité primaire de plus de 30% depuis 1998 (Arrigo and Dijken, 2011; Arrigo and van Dijken, 2015; Lewis et al., 2020). Toutefois, l'Arctique demeure limité par les nutriments, dont les apports futurs ne permettront pas nécessairement de soutenir une production accrue malgré une saison d'éclairement allongée (Tremblay et al., 2015). De plus, au lieu de connaître une période de production continue tout au long de l'été, l'Arctique pourrait plutôt se caractériser par deux périodes de floraison, conséquence de sa boréalisation, c'est-à-dire du glissement vers des conditions environnementales prévalant dans les écosystèmes à sa marge sud, et de l'augmentation de la stratification (Wassmann and Reigstad, 2011; Ardyna et al., 2014; Ardyna and Arrigo, 2020).

Production secondaire

Les assemblages de zooplancton en Arctique sont dominés par les copépodes. Les taxons les plus couramment retrouvés sont les calanoïdes, incluant *Calanus* spp., *Pseudocalanus* spp., *Microcalanus* spp. et *Metridia longa*, et les cyclopoïdes, soit *Oithona similis*, *Triconia borealis* et *Oncaeа* spp.. Dans un contexte de réchauffement climatique, une débâcle hâtive des glaces semble être associée avec une productivité secondaire accrue (Tremblay et al., 2011).

Calanus spp.

La distribution des *Calanus* spp. dans la région circum-arctique est contentieuse puisque de nombreux défis demeurent quant à leur identification (Choquet et al., 2018). *Calanus glacialis* et *Calanus hyperboreus* dominent présentement les assemblages de copépodes en Arctique, tous groupes confondus, en termes de biomasse (Conover et Huntley, 1991; Ringuette et al., 2002). Ces deux espèces sont très riches en lipides et bien adaptées aux extrêmes saisonniers de l'Arctique (Lee et al., 2006; Falk-Petersen et al., 2009). D'autres *Calanus* spp., d'origine boréale, sont également retrouvés en Arctique: *C. finmarchicus* (mer du Groenland, mer de Barents, baie de Baffin, mer de Kara; Jaschnov, 1970) et *C. marshallae* (mer de Bering, mer de Chukchi; Ji et al., 2012). Généralement moins riches en lipides, leur abondance relative en comparaison de *C. glacialis* et *C. hyperboreus* est marginale (Choquet et al. 2017). Toutefois, avec le réchauffement des mers Arctiques, ces deux espèces, avec un risque reconnu pour *C. finmarchicus*, pourraient migrer au nord de leur distribution et établir des populations viables en Arctique (Chust et al., 2014; Feng et al., 2016), au détriment de *C. glacialis* et *C. hyperboreus* (Møller et Nielsen, 2020).

Calanus glacialis et *C. hyperboreus* ont un cycle de vie distinct, mais rythmé par la saisonnalité de la floraison printanière. Pour *C. glacialis*, l'arrivée des algues de glace marque le début de son cycle reproductif et la dispersion de ses œufs dans la colonne d'eau (Tremblay et al., 2006; Darnis et Fortier, 2014). Les nauplii éclosent par la suite durant le pic de la floraison du phytoplancton. Son cycle de vie s'étale sur deux ans (Conover et Huntley, 1991), où les individus migrent de manière saisonnière à 200-300 m de profondeur pour leur diapause hivernale (Darnis and Fortier, 2014). *C. hyperboreus*, une espèce d'eaux profondes, se reproduit dans les profondeurs (500-1000 m) en hiver, entre octobre et mars (Hirche, 1997), et ses nauplii, ainsi que les stades avancés de copépodites, sont retrouvés dans la couche de surface entre mai et octobre (Falk-Petersen et al., 2009). Son cycle de vie s'étend sur 2 à 3 ans (Falk-Petersen et al. 2009) et est ponctué de migrations verticales saisonnières à partir des stades C3-CV à 800-1500 m de profondeur (Vinogradov, 1997). La migration saisonnière vers la surface des deux espèces concorde généralement avec la floraison printanière (Darnis and Fortier, 2014), bien que *C. glacialis* migre légèrement plus tôt afin de s'alimenter d'algues de glace et entamer son cycle reproductif.

Autres calanoïdes

Avec *Calanus* spp., *Pseudocalanus* spp., *Microcalanus* spp. et *Metridia longa* représentent la majorité des taxons de calanoïdes retrouvés dans les mers arctiques (Hirche et Mumm, 1992; Mumm et al., 1998; Michel et al., 2006; Darnis et al., 2008). Ces omnivores opportunistes sont actifs généralement à l'année (Ringuette et al., 2002; Darnis et Fortier, 2014). *Pseudocalanus* spp. et *Microcalanus* spp. sont retrouvés dans les couches de surface, où *Pseudocalanus* spp. domine autour de mai et septembre dans certaines régions, alors que l'importance relative de *Microcalanus* spp. augmente en hiver (Madsen et al., 2008). *Metridia longa*, dont la taille est plus imposante que *Microcalanus* spp. et *Pseudocalanus* spp., est principalement retrouvé à plus de 100 m de profondeur, mais peut effectuer des migrations verticales vers la surface à l'occasion (Darnis and Fortier, 2014).

Cyclopoida

Les cyclopoïdes sont très abondants numériquement, mais représentent une faible portion de la biomasse (Darnis et Fortier, 2014). *Oithona similis*, *Oncaea* spp. et *Triconia borealis* sont actifs tout au long de l'année (Ashjian et al., 2003). Comme ces trois espèces portent leurs œufs, leur cycle reproductif s'étend sur une relativement longue période (Lischka et Hagen, 2005). Néanmoins, elles connaissent des pics reproductifs en janvier, à l'arrivée du printemps et en septembre, alors qu'une plus grande abondance de nauplii est observée (Lischka et Hagen, 2005; Darnis et al., 2012).

La morue arctique (*Boreogadus saida*)

Rôle écologique

La morue arctique (*Boreogadus saida*; Lepechin, 1774), unique représentante de son genre, est un poisson de la famille des gadidés. De par sa biomasse importante en Arctique (Benoit et al., 2008: 201; Hop and Gjøsæter, 2013; Mueter et al., 2016: 201; Mecklenburg et al., 2018), elle occupe une place prépondérante dans le réseau trophique. Grande consommatrice de zooplancton, elle est elle-même une proie de prédilection pour les narvals, les phoques annelés, les bélugas et certains oiseaux de mer. Elle permet ainsi un transfert de plus de 75% de l'énergie vers les niveaux trophiques supérieurs (Welch et al., 1992). Elle occupe donc un rôle central dans le transfert d'énergie entre les niveaux trophiques inférieurs et supérieurs du système (Hop and Gjøsæter, 2013; Kohlbach et al., 2017).

Distribution et habitat

La morue arctique est retrouvée dans l'ensemble des mers arctiques (fig. 5; Mecklenburg et al., 2011). Elle est surtout associée à la présence de glaces de mer (Gradinger and Bluhm, 2004; David et al., 2016), qu'elle utilise comme refuge contre ses prédateurs en se faufilant dans ses interstices (Lønne and Gulliksen, 1989; Søreide et al., 2006). Soupçonnée d'être retrouvée jusqu'au pôle Nord, sa présence a été confirmée jusqu'à au moins 88°N (Andriyashev, 1964), ce qui en fait le poisson retrouvé le plus au Nord du monde. Elle habite une multitude d'environnements, que ce soit dans des fjords peu profonds, en eaux libres ou sous la glace (Hop and Gjøsæter, 2013). On retrouve d'ailleurs plusieurs populations dispersées: à la fois en Eurasie, notamment dans la mer de Barents (Aune et al., 2021), la mer de Kara (Ponomarenko, 1968), les fjords du Svalbard (Falk-Petersen et al., 1986; Renaud et al., 2012) et le long des côtes du Groenland (Christiansen et al., 2012), ainsi qu'en Amérique du Nord, où elle semble dominer les assemblages ichtyologiques dans l'Arctique canadien (Welch et al., 1992; Bouchard and Fortier, 2011) ainsi que dans la mer de Chukchi (Crawford et al., 2012). Plus au sud de son aire de distribution, on retrouve également des populations dans la Baie d'Hudson and dans le fjord de Nuuk (Nuup Kangerlua) au Groenland (Drolet et al., 1991; Bouchard et al., 2020). Des individus ont même été retrouvés dans l'Estuaire du St-Laurent jusque dans le Fjord du Saguenay (Lesage et al., 2001). Toutes ces populations semblent se discriminer génétiquement surtout en fonction des conditions environnementales rencontrées, plutôt que par leur éloignement géographique relatif (Nelson et al., 2020).

La morue arctique effectue à la fois des migrations verticales et des migrations horizontales. Les larves et juvéniles occupent la couche épipélagique, soit les 30 premiers mètres à partir de la surface, alors que les adultes sont retrouvés dans les couches plus profondes (Geoffroy, Majewski, et al., 2016), voire même au niveau du benthos. Ce comportement suggère une migration verticale avec l'âge (Geoffroy et al., 2011; Bouchard et al., 2015). À l'opposé, bien que ses migrations horizontales soient peu connues, et l'information parfois contradictoire (Pettitt-Wade et al., 2021), les premières évidences d'importants mouvements horizontaux de morues arctiques adultes dans l'Arctique ont été publiées en 2017 (0.89 à 2.87 km/jour; (Kessel et al., 2017). De plus, selon des évidences génétiques, otolithiques et des modélisations, les larves de morue arctique semblent être transportées sur de relativement longues distances (Bouchard et al., 2015; Eriksen et al., 2020; Nelson et al., 2020). Cependant, l'étendue de ce transport horizontal est peu comprise (Pettitt-Wade et al., 2021).

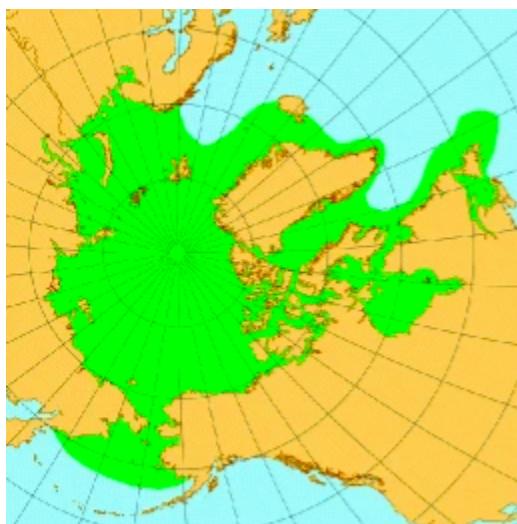


Figure 5. Distribution circumpolaire de la morue arctique (*Boreogadus saida*) (Mecklenburg et al., 2011).

Cycle de vie

La période de reproduction se produit généralement entre novembre et mars, sous le couvert de la banquise. La majorité des œufs sont pondus entre janvier et février. Ces œufs translucides et peu denses (Rass, 1968; Spencer et al., 2020) flottent jusqu'à la couche de surface où le couvert de glace sert de refuge contre les prédateurs (Craig et al., 1982). Les larves éclosent ensuite généralement autour de la période de débâcle des glaces entre mai et septembre (Fortier et al., 2006). Néanmoins, l'éclosion peut se produire aussi tôt qu'en janvier, sous la glace, alors que l'abondance de ressources est moindre. Ces individus éclosent dans des plumes d'eau douce, plus chaude que dans les régions

de pleine salinité, et profitent de la présence du couvert de glace pour se protéger des prédateurs (Bouchard and Fortier, 2008; Bouchard and Fortier, 2011). Les individus arrivant à survivre jusqu'au relancement printanier de la productivité primaire et secondaire seront généralement garantis d'avoir atteint une taille suffisante à l'arrivée de l'hiver suivant. Ce phénotype d'éclosion hâtive leur procure un avantage compétitif sur leurs congénères puisque ceux-ci pourront survivre en plus grand nombre aux conditions extrêmes de l'hiver, en particulier au cannibalisme de leurs géniteurs (Benoit et al., 2010; Bouchard et al., 2016).

Les morues arctiques atteignent leur maturité sexuelle entre 2 et 3 ans (Graham and Hop, 1995; Nahrgang et al., 2016), autres) et vivent généralement autour de 5 ans, voire 7 ans dans des cas exceptionnels (Bradstreet et al., 1986; Hop et al., 1995). L'atteinte de la maturité sexuelle dépend des réserves d'énergie accumulées par les individus (Nahrgang et al., 2014), car la reproduction chez la morue arctique nécessite un apport énergétique important. Cet apport peut atteindre plus de 85% des réserves lipidiques du foie et plus de 15% des réserves lipidiques musculaires (Graham and Hop, 1995). Leur reproduction de prime abord coûteuse laissait présager la semelparité (un seul évènement de reproduction dans le cycle de vie des femelles), mais comme certains individus élevés en captivité se sont reproduits à plus d'une reprise dans leur cycle de vie, ce poisson est maintenant considéré itéropare (Hop and Gjøsæter, 2013). De plus, les évidences présentées par Nahrgang et al. (2014) suggèrent l'itéroparité en milieu sauvage. Néanmoins, certains individus pourraient passer une année de reproduction lorsque les conditions n'y sont pas favorables, comme c'est déjà le cas pour la morue Atlantique (*Gadus morhua*; Rideout and Tomkiewicz, 2011).

Régime alimentaire

La morue arctique consomme principalement des taxons de copépodes typiquement arctiques. Dans ses jeunes stades, ses larves et juvéniles sont largement dépendants des nutritifs nauplii et copépodites de *C. glacialis* (Bouchard and Fortier, 2020). À mesure que sa taille augmente, sa diète se compose d'une part croissante de copépodites, bien qu'elle continue de consommer des proies de petite taille (Falardeau et al., 2014; Bouchard and Fortier, 2020). À l'âge adulte, elle consomme majoritairement des copépodites et des amphipodes (Matley et al., 2013; Majewski et al., 2016), ainsi que des appendiculaires, et parfois d'autres petits poissons, voire même ses propres congénères (Lønne and Gulliksen, 1989; Benoit et al., 2010; Nakano et al., 2016). La dominance de certains assemblages zooplanctoniques dans la diète tend à varier de manière saisonnière et spatiale (Buckley

and Whitehouse, 2017; Cusa et al., 2019), avec une propension au cannibalisme qui augmente durant la saison hivernale (Benoit et al., 2010).

Impact du réchauffement climatique sur la morue arctique

Dans le Haut-Arctique canadien, on observe présentement un recrutement accru des jeunes morues arctiques lors d'une débâcle hâtive, indicateur de conditions thermiques optimales (Bouchard et al., 2017; LeBlanc et al., 2019). Similairement, en mer de Barents, les adultes semblent atteindre une taille plus importante que leurs congénères lorsqu'ils évoluent dans un milieu de débâcle hâtive (Dupont et al., 2020). Cependant, cet effet risque d'être temporaire puisque des conditions plus hospitalières dans le cercle arctique apportent de nouvelles contraintes. Le réchauffement des masses d'eau permet entre autres l'invasion de nouvelles espèces de poissons généralistes d'origine boréale. Le capelan (*Mallotus villosus*), le lançon du Pacifique (*Ammodytes hexapterus*), et les jeunes stades d'aiglefin (*Melanogrammus aeglefinus*) et de hareng (*Clupea harengus*) pourraient potentiellement entrer en compétition avec la morue arctique (Orlova et al., 2009; Renaud et al., 2012; Falardeau et al., 2014; Falardeau et al., 2017; Marsh and Mueter, 2020; Pedro et al., 2020). Aussi, de nouveaux prédateurs, comme la morue atlantique (*G. morhua*) et le colin d'Alaska (*G. chalcogrammus*), pourraient faire pression sur les stocks de morue arctique, voire même altérer la structure du réseau trophique (Fosseim et al., 2015; Marsh and Mueter, 2020).

De plus, comparativement à d'autres espèces boréales, la morue arctique a une tolérance thermale plus limitée, la rendant particulièrement sensible au réchauffement accéléré des mers polaires (Laurel et al., 2017; Dahlke et al., 2018; Koenker et al., 2018). Bien que des températures plus élevées soient associées à un développement embryonnaire et une croissance subséquente accélérés (Bouchard and Fortier, 2011; Sakurai et al., 1998; Laurel et al., 2018), cet effet risque d'être temporaire. Chez les larves élevées en captivité, leur activité métabolique devient trop importante à partir de 3.5 °C (Drost et al., 2016), et ce seuil est atteint à partir de 5.5°C pour les adultes (Drost et al., 2014). Une mortalité importante est observée au-delà de 10°C chez les jeunes poissons, et 15 °C chez les poissons d'âge-1 élevés en captivité (Laurel et al., 2017).

L'importance du stade larvaire pour le recrutement des poissons

Hjort (1914) a identifié le stade larvaire comme une période critique au recrutement des poissons en zones tempérées. Cushing (1969) pousse l'idée plus loin en identifiant les deux principales causes de mortalité larvaire comme étant la prédation et la famine, dans l'optique que la survie larvaire est intimement liée aux conditions environnementales et biologiques. Ces deux idées ont largement permis de définir les facteurs de recrutement chez les poissons, avec une application axée sur les pêcheries (Leggett and Frank, 2008).

Alors que l'intensité de la prédation est surtout liée à la taille des jeunes poissons, à la nature des prédateurs, et à la capacité des larves à échapper aux prédateurs (Nilsson and Brönmark, 2000; Urban, 2007), la capacité d'alimentation exogène des jeunes poissons est dépendante de plusieurs facteurs biotiques et abiotiques (Nunn et al., 2012). Une croissance rapide, généralement associée à des températures plus élevées (Laurel et al., 2016; Laurel et al., 2017; Dupont et al., 2020), devrait augmenter les capacités de capture de proies grâce à une motilité accrue (China and Holzman, 2014). De plus, la taille des poissons devrait influencer la nature des proies possibles à ingérer (Devries et al., 1998), ainsi que le degré de tolérance à une famine prolongée (Pepin et al., 2015). Par ailleurs, la sélection des proies consommées maximise généralement l'apport nutritif (Pyke, 1984). Ainsi, les larves peuvent se spécialiser sur certains taxons, comme c'est déjà le cas pour la morue arctique (Bouchard and Fortier, 2020). D'un autre côté, une plus forte densité de larves et juvéniles, particulièrement lorsque combinée à une faible densité de proies, tendra à réduire le succès alimentaire individuel dû à une plus forte compétition pour les ressources (Ward et al., 2006).

Objectifs de recherche

Dans le contexte du réchauffement climatique actuel, la plus forte productivité de l'écosystème, l'abondance de proies et les températures optimales associées à une débâcle hâtive de la banquise contribueraient au recrutement automnal des juvéniles de morue arctique en accélérant leur croissance larvaire et juvénile (Bouchard et al., 2017; LeBlanc et al., 2019). Cela suggérerait un plus faible taux de mortalité larvaire dans ces régions. Dans ce mémoire, je poursuis les travaux de Bouchard et al. (2017) et Leblanc et al. (2019) afin d'expliquer le meilleur recrutement de la morue arctique lors d'une débâcle hâtive en comparant son succès alimentaire (quantité de carbone ingérée/masse) dans 9 régions de l'Arctique échantillonnées entre 2009 et 2018. Par l'analyse de contenus stomachaux, j'ai comparé le nombre, la nature et la taille des proies ingérées par des larves et juvéniles de morue arctique. J'ai ensuite calculé la quantité de carbone consommée par chaque individu à l'aide de relations empiriques longueur-masse et l'ai divisé par la masse des poissons pour estimer leur succès alimentaire. Dans ce contexte, je souhaite déterminer:

- 1) Si la morue arctique bénéficie d'un meilleur succès alimentaire lors d'une débâcle hâtive en raison des conditions qui y sont associées;
- 2) L'impact d'une modification de la diète sur le succès alimentaire (quantité de carbone ingérée par rapport à la masse) advenant une modification majeure du couvert de glace pendant la saison de croissance.

Tout d'abord, les différences de succès alimentaire des poissons seront comparées entre différentes données environnementales, soit le nombre de jours depuis la débâcle, les températures et salinités de surface, l'abondance du zooplancton et d'ichtyoplancton, ainsi qu'aux facteurs indicateurs de croissance tel que la longueur des poissons. Je prédis que le succès alimentaire des jeunes morues augmentera significativement lors d'une débâcle hâtive en raison de leur plus longue saison de croissance, les températures et salinités optimales et l'abondance de proies (Michaud et al., 1996). D'un autre côté, il est possible qu'une débâcle hâtive ait un effet délétère sur le succès alimentaire, surtout s'il y a une non-concordance entre la présence des morues arctiques et leurs proies de prédilection (match-mismatch hypothesis; Cushing, 1969; Cushing, 1990), et lorsque la densité de larves est trop importante, augmentant la compétition pour les ressources.

Ensuite, j'établirai le lien entre succès alimentaire et taxonomie de la diète à l'aide de relations linéaires. J'estime que la consommation de proies nutritives, telles que des copépodes retrouvés typiquement en Arctique (*C. glacialis* et *C. hyperboreus*), devrait favoriser le succès alimentaire des jeunes morues arctiques. D'un autre côté, la consommation d'autres assemblages, comme des espèces de petite taille typiques des assemblages boréaux (Møller and Nielsen, 2020), pourrait réduire le succès alimentaire individuel.

Chapitre 1 Impact of early sea-ice breakup on age-0 Arctic cod (*Boreogadus saida*) diet in the Canadian Arctic and the Greenland Sea

1.1 Résumé

Sous l'action du réchauffement climatique, l'océan Arctique pourrait devenir entièrement libre de glace aussi tôt qu'en 2030. Pour l'instant, la débâcle des glaces se produit de plus en plus tôt en saison année après année. La morue arctique (*Boreogadus saida*), une espèce pivot du réseau trophique arctique, semble déjà répondre au rallongement de la période libre de glaces. Particulièrement, la plus forte productivité de l'écosystème, l'abondance de proies et les températures optimales associées à une débâcle hâtive contribueraient au recrutement automnal des jeunes morues en accélérant leur croissance larvaire et juvénile. Dans cette étude, nous avons disséqué plus de 300 contenus stomacaux de larves et juvéniles de morue arctique. Nous avons d'abord testé si les jeunes morues arctiques profitent des conditions optimales associées à une débâcle hâtive afin d'augmenter leur succès alimentaire. De plus, nous avons déterminé quels assemblages de proies semblent le plus bénéficier au succès alimentaire des jeunes morues arctiques afin de prédire l'impact que pourraient avoir des changements d'espèces dominantes. Malgré une variabilité interindividuelle très importante, le succès alimentaire augmente avec la taille des poissons et l'abondance de proies. Même si la date de débâcle et la température étaient peu prédictives du succès alimentaire, des extrêmes de température atteignant plus de 10 °C ont mené à un état près de la famine. De plus, le succès alimentaire était particulièrement élevé chez les individus se nourrissant extensivement de *Calanus* spp. alors que la consommation de cyclopoïdes avait un effet délétère sur le succès alimentaire, soulevant des doutes sur l'adaptabilité future de la morue arctique. Bien que l'impact d'un changement de couverture de glace sur le succès alimentaire ne puisse être détecté sur une courte période, cela risque toutefois de modifier les assemblages zooplanctoniques sur lesquels les stades les plus vulnérables de la morue arctique dépendent pour leur survie. À long terme, le succès alimentaire des jeunes morues arctiques pourrait donc être compromis.

1.2 Abstract

Due to climate change, the entire Arctic Ocean could become free of ice during the summer as early as the 2030s. For now, sea-ice breakup already happens earlier almost year after year. Arctic cod (*Boreogadus saida*), a pivotal species of Arctic marine trophic networks, must cope with this lengthening of the ice-free season. Earlier studies suggest that age-0 Arctic cod recruitment is enhanced with an early sea-ice breakup, which could be explained by warmer temperatures increasing survival and by the greater zooplankton biomass in areas of early sea-ice breakup. Here, we examined the gut contents of over 300 larval and juvenile polar cod from various ecoregions of the Arctic. We tested the hypothesis that young polar cod benefit from the lengthening of the ice-free season, optimal temperatures, and higher abundance of nutritious prey by increasing their feeding success in areas of early sea-ice breakup, which could in turn explain higher recruitment. Despite high inter-individual variability, feeding success increased with fish length and zooplankton abundance. Even though time since sea-ice breakup and mixed layer temperatures were not good predictors of feeding success, extreme temperatures as high as 10 °C led to drastically lower feeding success. Additionally, feeding success increased in fish feeding extensively on *Calanus* spp., whereas the consumption of cyclopoids such as *Oithona similis* decreased feeding success, raising concerns on the future adaptability of Arctic cod as this latter prey group is expected to increase in abundance under warming scenarios. Changes in sea-ice regimes may not have a direct impact on age-0 Arctic cod feeding success on a short timescale, but they may eventually have important impacts on the phenology of key zooplankton species and their co-occurrence with age-0 Arctic cod. The feeding success and survival of the vulnerable earliest development stages of Arctic cod could thus be jeopardized.

1.3 Introduction

The Arctic is warming about three times faster than the rest of the globe (Holland & Bitz 2003), and the first ice-free summer is predicted by 2030 (AMAP, 2017). On average, sea-ice breakup now occurs 10 days earlier than in the 1980's (Markus et al., 2009; Stroeve et al., 2014; NSIDC, 2020), affecting the phenology and the intensity of ice algae and phytoplankton blooms (Arrigo and van Dijken, 2015; Ardyna and Arrigo, 2020). Early sea-ice breakup is also often associated with increased secondary productivity (Tremblay et al., 2006; Tremblay et al., 2011) since major zooplankton grazers in Arctic marine ecosystems such as the copepods *Calanus glacialis* and *Calanus hyperboreus* time their reproduction with the blooms (Lee et al., 2006; Falk-Petersen et al., 2009; Søreide et al., 2010). This seasonal increase in secondary production then sustains all higher trophic levels, including Arctic cod (*Boreogadus saida*) throughout its different life stages.

Arctic cod overwhelmingly dominates pelagic fish assemblages in most Canadian Arctic seas (> 90% of pelagic fish biomass) and occupies a central role in the food web, funneling substantial energy between lower and higher trophic levels (Welch et al., 1992; Benoit et al., 2008; Hop and Gjøsæter, 2013; Mueter et al., 2016; Kohlbach et al., 2017; Mecklenburg et al., 2018). As a result, climate-induced modifications to Arctic cod population dynamics will have important implications for entire Arctic marine ecosystems. In particular, survival within the first year appears as a strong determinant of fish population sizes (Cushing, 1990; Drolet et al., 1991).

Arctic cod embryos and larvae are highly buoyant, have limited mobility, and have a narrow thermal tolerance range (Laurel et al., 2018; Spencer et al., 2020). Rising temperatures notably increase sensitivity to food deprivation and decrease lipid storage in larval stages (Copeman et al., 2017; Koenker et al., 2018). The direct effect of increasing sea surface temperature on these life stages is a very important stressor for the species, and population recruitment failures have already been linked with extreme summer sea surface temperatures at the southern edge of the species distribution in West Greenland (Bouchard et al., 2020). Arctic cod early life stages form a bottleneck in the populations' ability to cope with climate change, since older stages are more mobile, more tolerant to an increase in temperature, and often inhabit deeper water layers less affected by warming (Geoffroy et al., 2016; Bouchard et al., 2020).

Beyond the direct effects of Arctic waters warming described above, climate change also affects zooplankton dynamics and hence Arctic cod larvae and juveniles' prey field. During its first year, Arctic cod diet is specialized on the various life stages of the large, lipid-rich Arctic calanoid copepods such as *Calanus glacialis* (Falardeau et al., 2014; Bouchard and Fortier, 2020; Copeman et al., 2020). Arctic cod hatching season generally coincides with sea-ice breakup, with most of the larvae hatching between April and August, although some individuals hatch as early as January (Fortier et al., 2006; Bouchard and Fortier, 2011). This extended hatching season seems to be an adaptation to the long reproductive season of its preferred prey *C. glacialis* (Bouchard and Fortier, 2020), which is itself adapted to the high interannual variability in phytoplankton bloom timing characteristic of the Arctic ocean ecosystem (Søreide et al., 2008; Falk-Petersen et al., 2009). Changes in sea-ice dynamics may impact the abundance of this preferred prey and the timing at which age-0 Arctic cod co-occurs with prey of adequate size and energetic content (Søreide et al., 2010; Bouchard and Fortier, 2020; Dezutter et al., 2020).

Age-0 Arctic cod recruitment seems to be enhanced by an early sea-ice breakup, suggesting lower larval mortality (Bouchard et al., 2017; LeBlanc et al., 2019). Possible mechanisms would be that the longer growing season, higher zooplanktonic prey availability and optimal temperatures resulting from an early sea-ice breakup allow young Arctic cod to increase their feeding success, i.e. the amount of carbon ingested relative to their individual mass. In this study, we investigated how climate change could impact the feeding success of Arctic cod during its first year of life. Using gut contents of more than 300 age-0 Arctic cod sampled at 28 stations between 2009 and 2018 over a vast area of the Canadian Arctic and the Greenland Sea, we tested the two hypotheses that: 1) feeding success is higher when early sea-ice breakup coincides with higher prey density and optimal temperatures; 2) the feeding success is dependent on the consumption of lipid-rich prey such as *C. glacialis* and *C. hyperboreus* as opposed to the consumption of less nutritious taxa.

1.4 Methods

1.4.1 Study areas

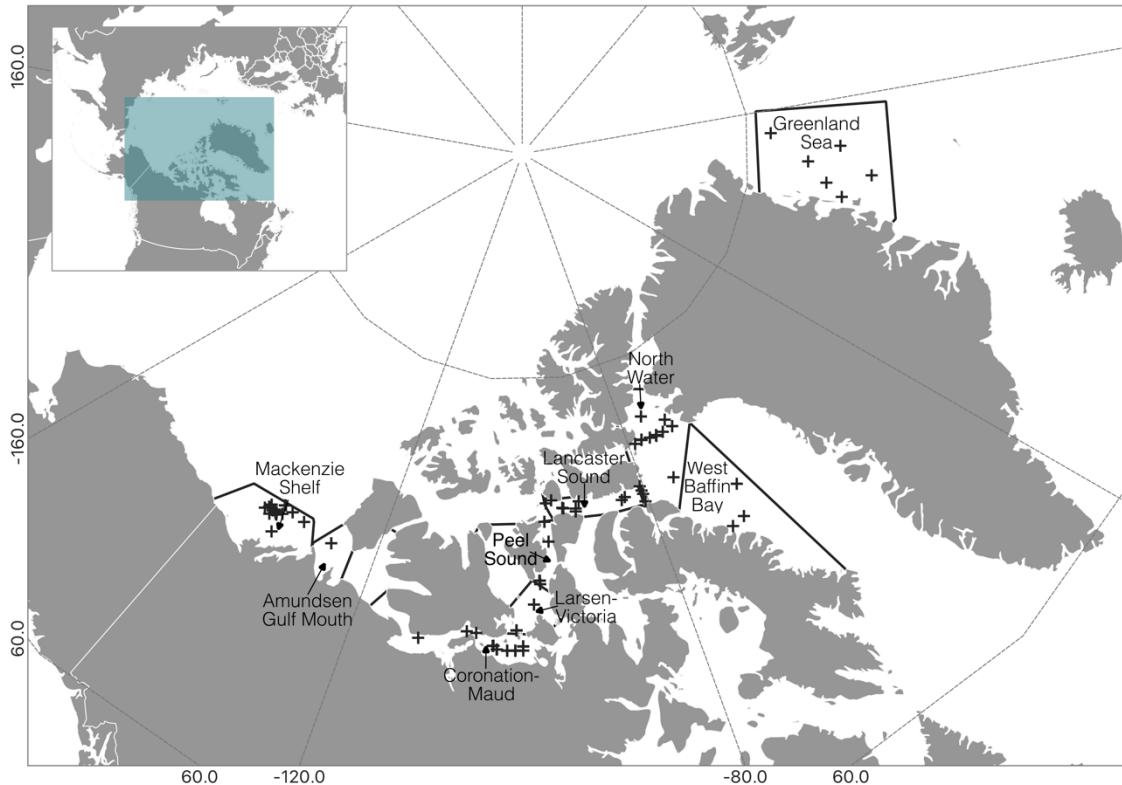


Figure 1.1. Study regions across the Canadian Arctic and the Greenland Sea. Crosses indicate sampling stations.

We sampled eight regions from the Canadian Arctic and one from the Greenland Sea whose boundaries we defined based on both oceanographic characteristics and past observations (fig. 1.1). We sampled in (west to east): the Mackenzie Shelf and Amundsen Gulf Mouth regions (Southern Beaufort Sea province), the combined Coronation and Queen Maud Gulf region, the combined Larsen Sound and Victoria Strait region, the Peel sound region (Kitikmeot province), and the Lancaster Sound, North Water and West Baffin Bay regions (North-western Baffin Bay province). In the Greenland Sea, we included the Greenland Sea region in our study, whose boundaries were defined according to the area sampled during the research vessel *Dana* 2017 expedition. Because different regions were sampled in different years, the samples collected within each region at different stations

were separated by sampling year to form distinct sampling units named hereafter “region-years”. In total, 80 stations were sampled between 2009 and 2018 and were included within 28 regions-years.

The Canadian Arctic and the Greenland Sea show diverse environmental and oceanographic characteristics. In the Canadian Arctic, the southern Beaufort Sea is characterized by a strong seasonality due to the high freshwater input from the Mackenzie River (Macdonald et al., 1995). The Mackenzie Shelf region includes important upwelling zones sustaining its regional productivity (Carmack and Kulikov, 1998; Machuca, 2019). The Amundsen Gulf Mouth is home to the Cape Bathurst polynya, which hosts important marine bird and ringed seals populations (Harwood and Stirling, 1992; Dickson and Gilchrist, 2002; Barber and Massom, 2007). Further east, the Kitikmeot province, characterized by shallow gulfs and straits (< 400 m deep) with estuarine currents and a strong stratification (Bouchard et al., 2018), has a low overall biological production (Ahmed et al., 2019). The North-western Baffin Bay connects the Arctic Ocean to the Atlantic Ocean with contrasting water masses that define distinct ecosystem structures between its eastern and western portion (Saint-Béat et al., 2020). Its northern portion also includes the North Water recurring polynyas complex (Stirling, 1980). Finally, the Greenland Sea area sampled, with its irregular bathymetry (Piepenburg et al., 1997), includes several coastal polynyas (Schneider and Budéus, 1994).

1.4.2 Sea-ice breakup date and open water days

We estimated sea ice breakup date from remote sensing data provided by the Centre de Recherche et d'Exploitation Satellitaire (CERSAT), at IFREMER, Plouzané (France). We used the SSM/I sea-ice concentration Arctic daily maps projected on a 12.5 km polar grid. We averaged daily sea-ice concentrations for each region-year and defined breakup date as the week when average sea-ice concentration fell below 50% for the first time in the year. The variability in ice break-up dates is high among regions, with ice breakup occurring anytime between April and September (Bouchard et al., 2017; LeBlanc et al., 2019). Since the timing of the sampling in each region-year was also very variable relative to the ice breakup, we calculated the “open water days” metrics (OWD) at the station-level as the number of days between ice breakup date and date we sampled at a given station within a region. OWD values could be negative if sea ice breakup had not occurred yet at the moment of sampling.

1.4.3 Regional zooplankton abundance

In the absence of pan-Arctic taxonomic analysis across regions sampled, we chose to estimate zooplankton abundance from hydroacoustic data collected during the CCGS *Amundsen* annual scientific expeditions in August between 2009 and 2018 (LeBlanc et al. 2019) and the research vessel *Dana* during its 2017 scientific expedition between August 23rd and September 11th (Bouchard et al. 2021). Hydroacoustic signal along both ships tracks was recorded continuously with a Simrad EK60 split-beam echosounder at 38 and 120 kHz. Beam angles were 7° at 38 and 120 kHz. The ping rate varied between 1 and 2 seconds depending on depth. We used zooplankton backscatter as a proxy for Arctic cod prey abundance and processed hydroacoustic data as in LeBlanc et al. (2019). In summary, both sound speed and sound absorption coefficient were estimated from Conductivity–Temperature–Depth (CTD) profiles from the ships (SBE-911 plus®). Analysis of echograms were completed in Echoview where we corrected seafloor detection, removed signals of other equipment, impulse noise (Ryan et al., 2015) and background noise below a signal-to-noise ratio <10 dB (De Robertis and Higginbottom, 2007). The difference in mean volume backscattering strength ΔMVBS (dB re: 1 m⁻¹) between 38 and 120 kHz was used to discriminate ichthyoplankton from the zooplankton signals ($\Delta\text{MVBS}_{120-38}$ in the range –10 dB to 5 dB, Benoit et al., 2014; Geoffroy et al., 2016). We thereafter integrated the zooplankton backscatter over the epipelagic layer (13.5–100 m from 2009–2017 and 18–100 m in 2018). We used the mean nautical area scattering coefficient (NASC; nm⁻²) of the zooplankton signal for each region-year as a proxy for zooplankton abundance.

1.4.4 Mixed layer temperature and salinity

Using the CTD profiles described above, we determined surface temperature and salinity for the mixed layer, whose depth was defined as the depth from the surface where temperature remained constant (difference $<\pm 0.5$ °C per meter depth). We determined the depth of the surface mixed layer at each individual station and averaged the temperature and salinity over the estimated mixed layer depth.

1.4.5 Ichthyoplankton sampling and larval biomass

Age-0 Arctic cod were captured using oblique tows: a Double Square Net (DSN) in the Canadian Arctic deployed from the CCGS *Amundsen* and a Methot Isaac Kidd net (MIK net) in the Greenland Sea deployed from the RV *Dana*. The DSN consisted of two nets (750-µm and 500-µm mesh) attached on a double-aperture squared frame of 1 m² each. The MIK net was a 9 meters-long circular

net (1500- μm mesh) attached to a 2 meters-wide frame (c.a. 3.15 m²). In the Canadian Arctic, the DSN was deployed at depths between 60 and 120 m (mode across all stations: 90 m) with a cable angle maintained at 60° over the horizon, and a ship speed of ca. 3 kt (1.54 m/s). In the Greenland Sea, the MIK net was deployed at depths between 95 and 110 m. In the Canadian Arctic, an additional 11 fish were collected fortuitously from a plankton net deployed vertically over the entire water column. Each collected fish standard length (SL) and height to the anus (HA) were measured fresh and individual fish were preserved in a 95% ethanol and 1% glycerol solution. The fresh length and height of 27 fish not measured onboard were estimated from their preserved length using three linear regressions calculated from fresh and preserved lengths of the age-0 339 Arctic cod selected for later gut content analysis (table 1.1.).

Age-0 Arctic cod density per m³ was estimated for each station from DSN and MIK nets data by dividing the total number of fish collected per net by the volume filtered. We estimated filtered volume from flowmeters mounted on the net frames (TSK, KC Denmark and General Oceanics flowmeters). We corrected for different sampling depths by multiplying the ratio of fish per m³ by maximum depth sampled and divided by the usual target depth, here 90 m. For the Canadian Arctic, since we had two nets per tow, we used the average corrected density calculated from both nets.

1.4.6 Stomach content, feeding success & diet diversity

The guts of 339 age-0 Arctic cod were dissected under stereomicroscope while immersed in glycerol. We dissected at least nine individuals from each region-year (table 1.2). We identified each prey to the lowest taxonomic level and measured discernable prosome length and height of each copepod and their fragments, while we measured full length and height of non-copepod prey items. To reduce uncertainty in our estimates and the size of the “unknown copepodites” category, we used a probabilistic procedure in R to reassign some of these prey items by comparing their size to the size distribution of the other copepodites classes already identified. For the gut contents of each fish, we used species-specific empirical relationships from literature (prey length to dry carbon; Table 1.3) to estimate the ingested carbon (mg) from each prey, and then summed estimates from all prey items to obtain the total ingested carbon per individual (C). We used another empirical equation to estimate each individual Arctic cod wet weight (W) in milligrams ($W = 0.0055 \times SL^{3.19}$; Geoffroy et al., 2016). Finally, we calculated the feeding success as the total ingested carbon divided by the individual age-0 Arctic cod wet weight (C/W).

Table 1.1. Linear regressions used to estimate missing fresh measures from preserved measures.

Missing fresh measurement	Preserved measurement	n	Regression	adj. R ²	p- value	Equation to estimate fresh measurement
Standard length (SL)	Y	11	SL _{pres} ~ SL _{fresh}	0.97	< 0.001	SL _{fresh} = (SL _{pres} + 0.75) / 0.98
Height to the anus (HA)	Y	26	HA _{pres} ~ HA _{fresh}	0.92	< 0.001	HA _{fresh} = (HA _{pres} + 0.04) / 0.89
	N	1	HA _{fresh} ~ SL _{fresh}	0.94	< 0.001	HA _{fresh} = 0.15 × SL _{fresh} - 0.33

Table 1.2. Number of fish dissected per region-year.

Year	Mackenzie Shelf	Amundsen Gulf Mouth	Coronation Maud	Larsen-Victoria	Peel Sound	Lancaster Sound	North Water	West Baffin Bay	Greenland Sea
2009	10								
2010	16			12	13	13			
2011			10		9	12			
2014	10				11		23		
2015	10	10			9	21		12	
2016			11	13	10	11	16	10	
2017			10			10			15
2018			12	10			11		

Table 1.3. Empirical equations used to estimate carbon content (C) in µg from each prey item. Prosome length (PL), length (L) and diameter (D) were measured in µm.

Gut contents taxa	Equation taxa	Equations	References
<i>Acartia</i> spp.	<i>Acartia longiremis</i>	$C = 1.023 \times 10^{-8} \times PL^{2.906}$	Hansen et al. (1999), Fig. 9
<i>Calanus</i> <i>glacialis</i>	<i>Calanus glacialis</i>	$C = 4.742 \times (PL/1000)^{3.452}$	Forest et al. (2011), Fig. 4b (summer)
<i>Calanus</i> <i>hyperboreus</i>	<i>Calanus hyperboreus</i>	$C = 7.263 \times (PL/1000)^{3.106}$	Forest et al. (2011), Fig. 4a (summer)
<i>Calanus</i> spp. nauplii	<i>Calanus finmarchicus</i> nauplii	$C = 4.29 \times 10^{-6} \times L^{2.05}$	Hygum et al. (2000), Fig. 4 (high food resources)
<i>Eurytemora</i> spp.	<i>Eurytemora herdmani</i>	$C = 10^{2.96 \times \log(PL) - 7.6} \times 0.447$	Middlebrook and Roff (1986), Eq. 8, (1)
<i>Metridia longa</i>	<i>Metridia longa</i>	$C = 7.498 \times (PL/1000)^{3.225}$	Forest et al. (2011), Fig. 4c (summer)
<i>Metridia</i> spp. nauplii	<i>Acartia tonsa</i> nauplii	$C = 3.18 \times 10^{-9} \times L^{3.31}$	Berggreen et al. (1988), Fig. 3
<i>Microcalanus</i> spp.	Copepoda	$C = 10^{3.07 \times \log(PL) - 8.37}$	Uye (1982), Table 1
<i>Microcalanus</i> spp. nauplii	<i>Pseudocalanus newmani</i> nauplii	$C = 10^{2.515 \times \log(L/1000) + 0.975} \times 0.447$	Lee et al. (2003), Fig. 3, (1)

<i>Paraeuchaeta glacialis</i>	<i>Paraeuchaeta</i> spp.	$C = (0.0075 \times (PL/1000)^{3.274} + 0.07 \times 0.0075 \times (PL/1000)^{3.274}) \times 0.447 \times 1,000$	Mumm (1991) Appendix C (1)
<i>Pseudocalanus spp.</i>	<i>Pseudocalanus</i> spp.	$C = 10^{2.85 \times \log(PL) - 7.62} \times 0.447$	Liu and Hopcroft (2008), Fig. 1, (1)
<i>Pseudocalanus spp. nauplii</i>	<i>Pseudocalanus newmani nauplii</i>	$C = 10^{2.515 \times \log(L/1000) + 0.975} \times 0.447$	Lee et al. (2003), Fig. 3, (1)
Cyclopoid nauplii	<i>Oithona similis</i> nauplii	$C = 5.545 \times 10^{-8} \times L^{2.71}$	Sabatini and Kiørboe (1994), Fig. 1
<i>Oithona similis</i>	<i>Oithona similis</i>	$C = 9.4676 \times 10^{-7} \times PL^{2.16}$	Sabatini and Kiørboe (1994), Fig. 1
<i>Oncae parila</i>	<i>Oithona similis</i>	$C = 9.4676 \times 10^{-7} \times PL^{2.16}$	Sabatini and Kiørboe (1994), Fig. 1
<i>Triconia borealis</i>	<i>Oithona similis</i>	$C = 9.4676 \times 10^{-7} \times PL^{2.16}$	Sabatini and Kiørboe (1994), Fig. 1
Unidentified cyclopoid	<i>Oithona similis</i>	$C = 9.4676 \times 10^{-7} \times PL^{2.16}$	Sabatini and Kiørboe (1994), Fig. 1
Harpaticoida	<i>Macrosetella gracilis</i> and <i>Microsetella</i> spp.	$C = e^{1.03 \times \ln(L) - 7.07}$	Satapoomin (1999), Table 2
Unidentified copepod	Copepoda	$C = 10^{3.07 \times \log(PL) - 8.37}$	Uye (1982), Table 1
Unidentified copepod nauplii	<i>Pseudocalanus newmani nauplii</i>	$C = 10^{2.515 \times \log(L/1000) + 0.975} \times 0.447$	Lee et al. (2003), Fig. 3, (1)

Eggs	7 copepod species (<i>Calanus finmarchicus</i> , <i>C. hyperboreus</i> , <i>Temora longicornis</i> , <i>Acartia longiremis</i> , <i>A. tonsa</i> , <i>Centropages hamatus</i> and <i>Pseudocalanus</i> spp.)	$C = 0.14 \times 10^{-6} \times (4/3\pi(D/2)^3)$	Kiørboe et al. (1985)
Amphipoda	<i>Scina crassicornis</i> , <i>Phrosina semilunata</i> , <i>Phronima sedentaria</i>	$C = 10^{\log((L/1000) - 0.063) / 0.277} \times 0.285$	Gorsky et al. (1988), Tables 1 and 2
Appendicularia	<i>Oikopleura rufescens</i> (synonym: <i>Oikopleura vanhoeffeni</i>)	$C = 8.20 \times 10^{-8} \times (L \text{ TR})^{2.70}$ (where L TR = trunk length)	Sato et al. (2003), Eq. 7
Frittilaria	<i>Fritillaria pellucida</i>	$C = 10^{-9.450} \times TL^{3.241}$	López-Urrutia et al. (2003), table 3
Bivalvia	<i>Mytilus edulis</i>	$C = 3.06 \times 10^{-8} \times L^{2.88}$	Fotel et al. (1999), Sect. 3.4
Chaetognatha	<i>Sagitta crassa</i>	$C = 10^{3.16 \times \log(L) - 1.29}$	Uye (1982), Table 1
Cirripeda	<i>Mytilus edulis</i>	$C = 3.06 \times 10^{-8} \times L^{2.88}$	Fotel et al. (1999), Sect. 3.4
Decapoda	<i>Brachyura</i>	$C = 10^{1.08 \times (L/1000) - 0.89} \times 0.4$	Lindley (1998), table 2 (2)
Gastropoda	<i>Spiratella retroversa</i>	$C = 10^{3.102 \times \log(D/1000) + 1.469}$ (where D = diameter)	Conover and Lalli (1974), Eq. 5
Polychaeta	<i>Neanthes succinea</i>	$C = 1.42 \times 10^{-4} \times (L)^{1.47}$	Hansen (1999), Table 1

Ostracoda	<i>Conchoecia pseudodiscophora</i>	$C = 0.346 \times e^{3.868 \times L/1000} \times 0.4$	Ikeda (1990), Table 2. (2)
Algal cells	<i>Diatoms</i>	$C = 10^{-0.541 + 0.811 \log 4/3\pi(D/2)^3} \times 10^{-6}$	Menden-Deuer and Lessard (2000)
Digested material	Digested material	$C = (109.08 \times (\pi \times (W/2)^2 \times L)^{0.9591}) \times 0.4$ (where W = width)	Sirois (1999), (2)
(1)	Copepoda	$C = 44.7 \% \text{ DW}$ (where DW = dry weight)	Mauchline (1998)
(2)	Zooplankton	$C = 40 \% \text{ DW}$ (where DW = dry weight)	Legendre and Michaud (1998)

1.4.7 Statistical analyses

First, we described both the region-year environments and the Arctic cod individual characteristics. We evaluated the region-year similarity using principal component analysis (PCA, function *PCA*, package *FactoMineR* v. 2.3; Lê et al., 2008). We projected all sampled stations in the same space according to the following environmental variables: open water days, mixed layer temperature, mixed layer salinity, zooplankton abundance and age-0 Arctic cod density. We also analyzed the allometric relationship between log-transformed standard length and total ingested carbon of the sampled Arctic cod individuals. We used a quantile linear regression with 10th and 90th percentiles to discriminate poorly feeding individuals from super feeders according to their size.

Feeding success and environmental conditions

We ran several statistical tests to reveal the effects of environmental conditions on individual age-0 Arctic cod feeding success. Since the descriptive statistical analyses revealed that the environmental conditions were closer between samples collected over the years in the same region, than between samples collected in different regions the same year, we used a linear mixed model (function *lmer*, *lmerTest* package v. 3.1; Kuznetsova et al., 2017) where the factor Year nested within the factor Region was a random effect. The response variable was the log-transformed feeding success of individual Arctic cod. We included the following explanatory variables in our initial model: open water days, mixed layer salinity, mixed layer temperature, log-transformed zooplankton abundance and log-transformed age-0 Arctic cod density. We also added log-transformed standard length as a fixed effect to represent the variability in age-0 Arctic cod growth stage. The final model whose results are presented in this article was the model providing the smallest Akaike Information Criterion (AIC) after a stepwise forward selection procedure (table A1).

Feeding success and diet taxonomy

We tested the data for a possible relationship between individual age-0 Arctic cod feeding success and diet composition. Prey were binned into categories according to their relative abundance in the diet and their carbon contribution. Preys which represented less than 5% of both the relative abundance and carbon contribution were binned in higher taxonomic level categories. Final prey categories were the following: eggs, *Pseudocalanus* spp. nauplii, *Pseudocalanus* spp., *Calanus* spp. nauplii, *Calanus glacialis*, other *Calanus* spp., Calanoida, Cyclopoida, “other copepodites and nauplii” and “other prey types”. Unless stated as nauplii, copepod taxa are referred to as copepodites. We tested whether certain taxonomic groups of ingested prey were indicators of poor or enhanced

feeding conditions at the moment of capture by using a multiple linear regression stepwise approach based on AIC values (table A2; function *step*, package *stats*; R Core Team, 2019). A preliminary analysis revealed that the diet did not vary significantly among the regions or the years sampled. Our response variable was the log-transformed feeding success of individual Arctic cod, while the initial explanatory variables included the log-transformed counts of our 11 categories of ingested prey and the log-transformed standard length to take into account potential diet shifts during growth. Since counts of *Pseudocalanus* spp. nauplii and *Calanus* spp. nauplii were significantly correlated ($r = 0.76$), and since log-transformed standard length was significantly correlated with counts of *Calanus glacialis* and other *Calanus* spp. ($r = 0.53$), we added these interaction terms in the initial model.

All statistical analyses were performed on R 3.6.2. (R Core Team, 2019).

1.5 Results

1.5.1. Environmental conditions and feeding success

Stations from the same region generally encountered similar conditions year after year: they clustered together according to their environmental conditions, with only a few exceptions (fig. 1.2A). The most striking exception was the samples forming the region-year Mackenzie Shelf 2010 that were characterized by a warm water plume at the surface and a zooplankton abundance twice larger than what was measured in any other region-years (fig. 1.2A, circled points). Because of this and other anomalies discussed later in this paper, we decided to pursue this analysis without the stations sampled in 2010 over the Mackenzie Shelf.

The analysis of the remaining stations did not produce radically different clusters, but rather allowed for a better discrimination of the samples along the first two axes of the PCA that captured 70% of the variability. The Kitikmeot stations (Coronation & Maud Gulfs - CM, Peel Sound - PS, Larsen & Victoria Straits - LV) were separate from other regions along the first axis as they are characterized by a smaller number of open water days, a lower salinity and lower zooplankton abundance than other regions sampled (fig. 1.2B). In contrast, the Baffin Bay stations (Lancaster Sound - LS, North Water - NW - and West Baffin Bay regions - WBB) were characterized by more open water days, a higher mixed layer salinity and zooplankton abundance shown on the first PCA axis. Finally, the Greenland Sea - GS showed average conditions according to the first axis but a very high density of age-0 Arctic cod that set them apart on the second axis.

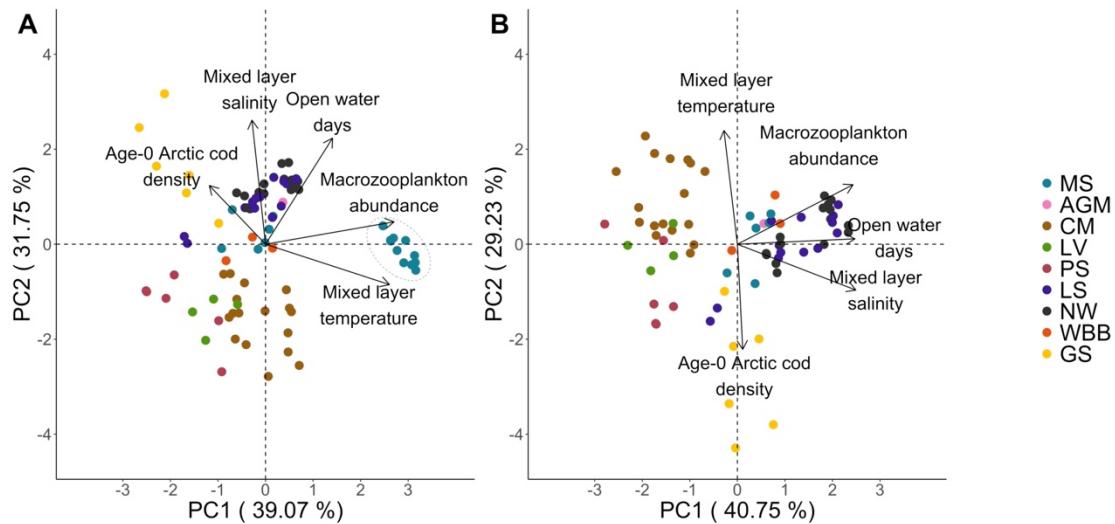


Figure 1.2. Principal component analysis of at-station environmental and biological variables.

A) Principal component analysis with all stations sampled. Stations from Mackenzie Shelf region sampled in 2010 are circled in grey. B) Principal component analysis with all stations sampled, except those sampled in the Mackenzie Shelf region in 2010. Colored points discriminate regions: MS = Mackenzie Shelf, AGM = Amundsen Gulf Mouth, CM = Coronation and Maud Gulfs, LV = Larsen and Victoria Straits, PS = Peel Sound, LS = Lancaster Sound, NW = North Water, WBB = West Baffin Bay and NEG = Greenland Sea.

The standard length of the dissected fishes varied between 7 and 61 mm. Without surprise, the amount of ingested carbon was strongly correlated to standard length (Spearman's $\rho = 0.84$; fig. 1.3). More interestingly, some points located outside the 90th and 10th percentile regression lines indicate very successful individuals in the former case, notably for larger individuals between sizes 15 and 30 mm, or poorly feeding individuals in the latter case, including small fish less than 15 mm and juveniles from the Mackenzie Shelf 2010 region-year (fig. 1.3., blue dots). The lack of feeding success of most individuals from the Mackenzie Shelf 2010 is at odds with the very high prey abundances observed. The Mackenzie Shelf 2010 individuals being outliers, we chose to remove them from further analyses.

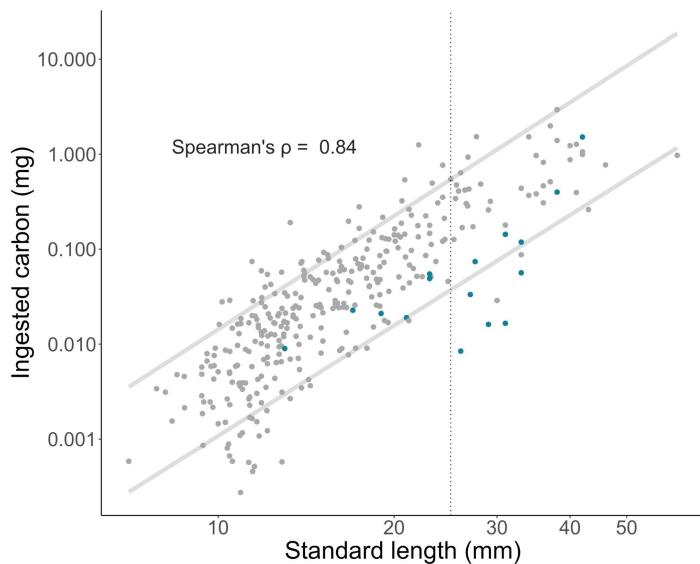


Figure 1.3. Total ingested carbon (mg) relationship with fish length (mm).

Grey parallel lines show the 10th and 90th percentiles estimated with a quantile regression. Blue-colored dots represent fish sampled in the Mackenzie Shelf in 2010. Vertical line at 25 mm is used to visually discriminate fish larval and juvenile stages. Both x and y-axes are displayed on a log scale.

When we tested for the impact of both the environmental factors and individual traits on feeding success, feeding success was best predicted by fish standard length and zooplankton abundance. Larger fish generally had a greater feeding success, but variance was high, especially for larvae < 15 mm (fig. 1.4A). Similarly, higher indices of prey abundances led to a significant increase in feeding success of age-0 Arctic cod (fig. 1.4B). Open water days, mixed layer salinity, mixed layer temperature and age-0 Arctic cod density were not significant predictors of feeding success (table 1.4).

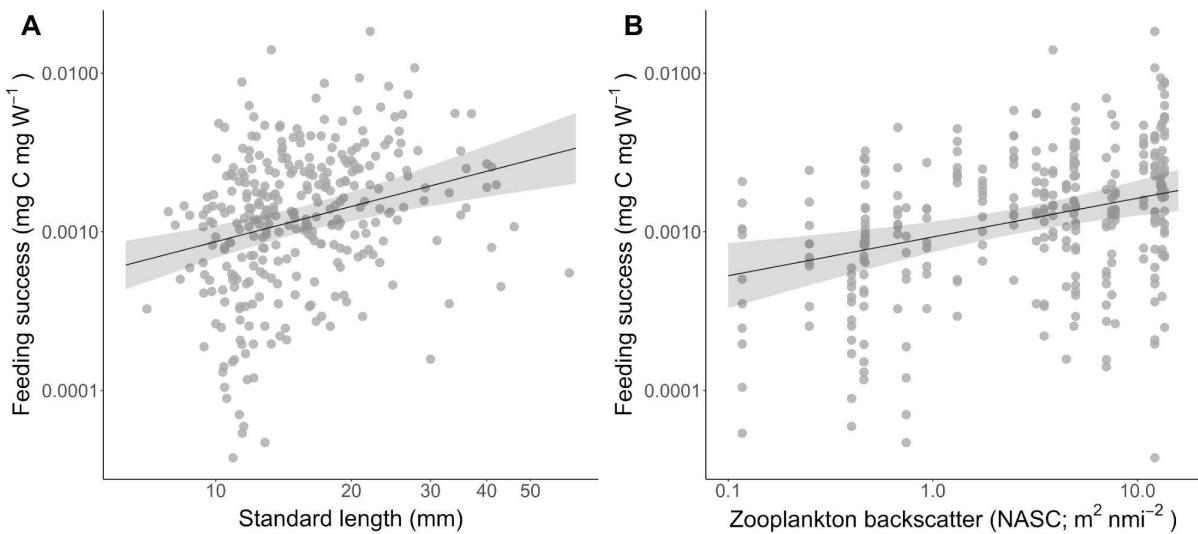


Figure 1.4. Feeding success relationship with size and zooplankton abundance. A) Feeding success (mg C mg W^{-1}) increased with standard length (mm). B) Feeding success increased with zooplankton abundance (NASC; $\text{m}^2 \text{ nm}^{-2}$). In both panels, slope and shaded 95% confidence intervals were derived from the linear mixed model. Both x and y axes are on a log-scale.

Table 1.4. Mixed linear model of feeding success and environmental variables.

Response variable	Random effect	Covariates in final model	Effect at $\alpha < 0.05$ (+, -, none)	Regression coefficients	95% CI	Final model conditional R ²	Final model marginal R ²
$\log_{10}(\text{Feeding success})$	region/year	$\log_{10}(\text{Standard length})$	+	0.74	[0.39, 1.07]	0.35	0.21
		$\log_{10}(\text{Zooplankton abundance})$	+	0.24	[0.11, 0.39]		

Table 1.5. Linear model of feeding success and prey composition in the diet. Unless stated as nauplii, copepod taxa are referred to as copepodites.

Response variable	Covariates in final model	Slope	95% CI	p-value	Final model R ²
log ₁₀ (Feeding success)	log ₁₀ (Egg)	0.11	[0.049, 0.18]	<< 0.001	0.43
	log ₁₀ (<i>Calanus</i> spp. nauplii)	0.37	[0.29, 0.45]	<< 0.001	
	log ₁₀ (<i>Calanus glacialis</i>)	0.17	[0.045, 0.29]	0.0075	
	log ₁₀ (Other <i>Calanus</i> spp.)	0.40	[0.27, 0.52]	<< 0.001	
	log ₁₀ (<i>Pseudocalanus</i> spp.)	0.10	[0.0068, 0.19]	0.035	
	log ₁₀ (Other copepods)	-0.098	[-0.19, 0.0014]	0.053	
	log10(Cyclopoida)	-0.15	[-0.22, 0.071]	<< 0.001	

1.5.2. Feeding success and prey characteristics

Age-0 Arctic cod diet shifted from a mix of nauplii and copepodites to a copepodites-dominated diet as they grew larger (fig. 1.5A & B). Independently of their size class, age-0 Arctic cod showed a strong reliance on *Calanus* spp. (*Calanus glacialis*, other *Calanus* spp. & *Calanus* spp. nauplii) as their main carbon source, (> 60% of the total ingested carbon fraction), even though these items represented < 25% of the total prey counts (fig. 1.5A & B).

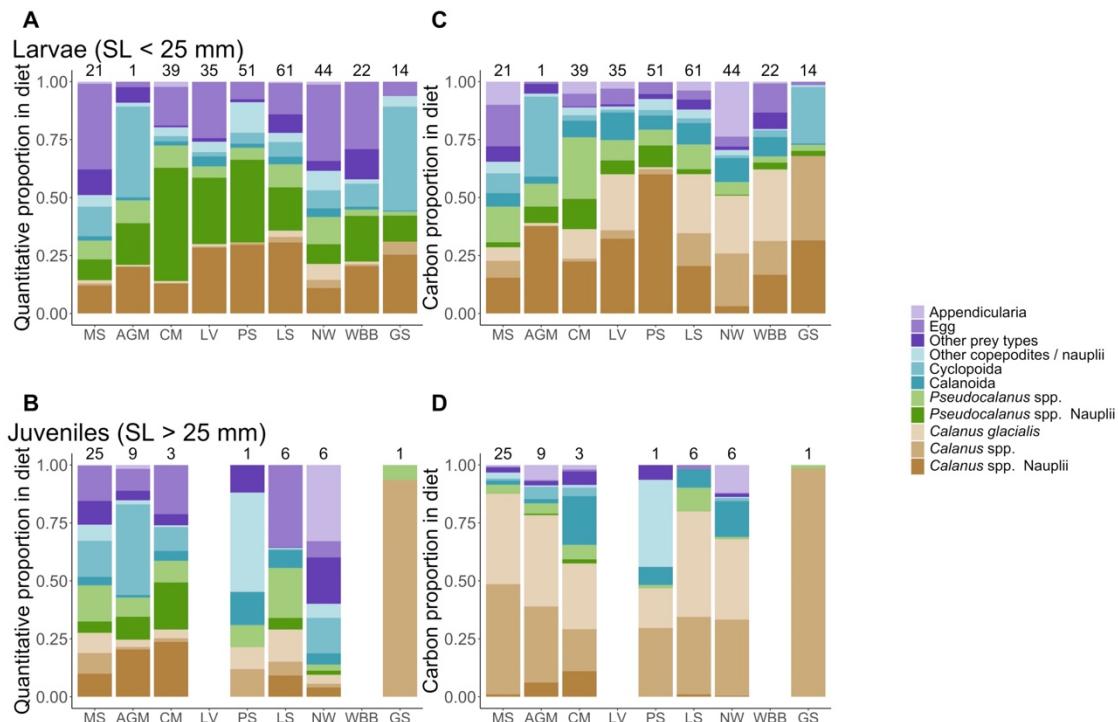


Figure 1.5. Diet of age-0 Arctic cod larvae (< 25 mm standard length) and juveniles (> 25 mm standard length) sampled in nine regions of the circumpolar Arctic between 2009 and 2018.

Per cent diet composition by (A-B) number and (C-D) carbon of different prey identified in the guts of Arctic cod (a, c) larvae and (b, d) juveniles. Regions initials as in Fig 1.2.. No juveniles from LV and WBB were caught between 2009 and 2018. Numbers on top of bars refer to number of analyzed guts. Unless stated as nauplii, copepod taxa are referred to as copepodites.

Seven of the prey categories were required to explain individual feeding success: number of eggs, *C. glacialis*, *Calanus* spp. nauplii, other *Calanus* spp., *Pseudocalanus* spp., other copepod species

(copepodites and nauplii) and Cyclopoida were retained in the final significant multiple regression model (table 1.5). However, while ingesting more eggs, *C. glacialis*, *Calanus* spp. nauplii, other *Calanus* spp. and *Pseudocalanus* spp. improved Arctic cod individual feeding success, ingesting more Cyclopoida and rarer copepod species had a negative effect. (table 1.5). Appendicularian, calanoid, nauplii of *Pseudocalanus* spp. and other prey types, as well as standard length and its interaction with *Calanus* spp. and *Calanus glacialis* copepodites counts were not retained as significant feeding success predictors.

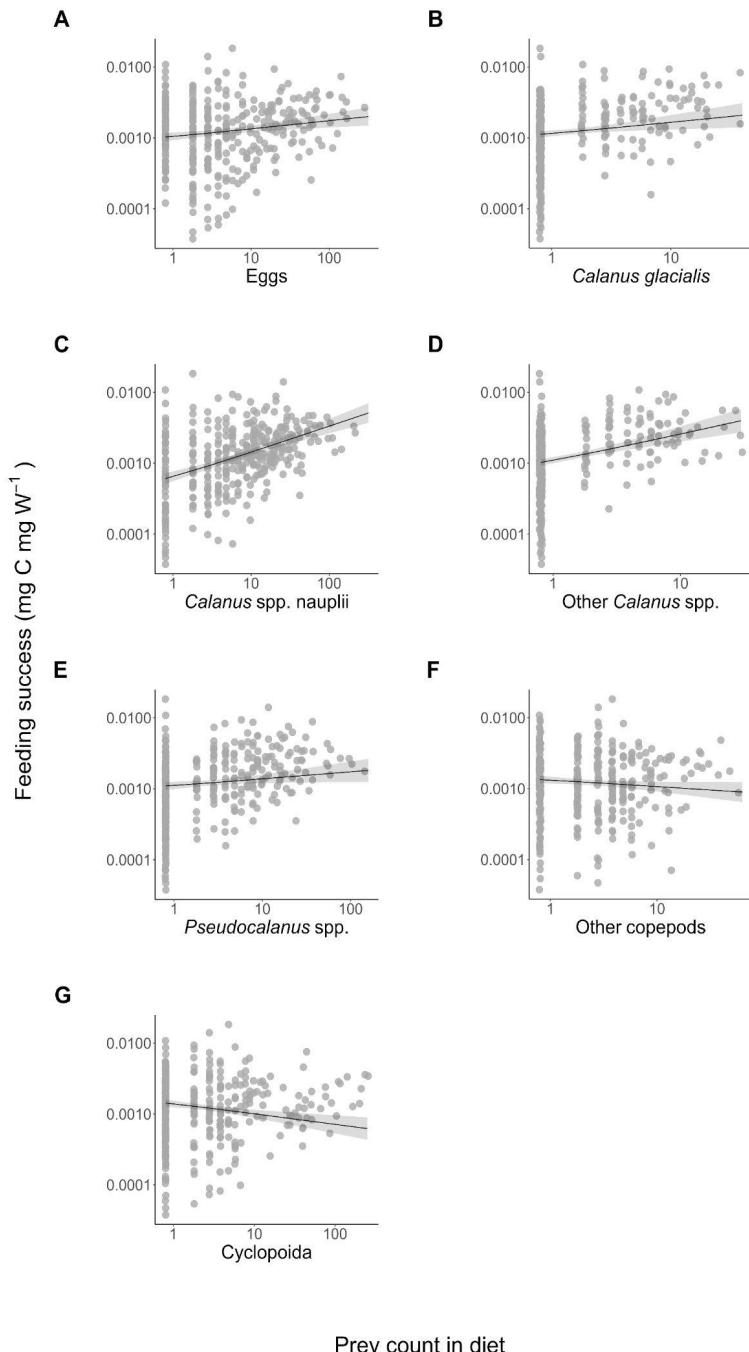


Figure 1.6. Feeding success of age-0 Arctic cod's relationship with the counts of different prey taxa ingested included in the final regression model. Each panel represents a different taxon of prey which was included in the final linear model. In all panels, slope and shaded 95% confidence intervals were derived from the prey regression model. Both x and y axes are displayed on a log-scale.

1.6 Discussion

The importance of both physiological and biological parameters in determining feeding success

This study revealed high inter-individual variability in feeding success across an area covering more than 3.8 million km² of the Arctic Ocean. Age-0 Arctic cod individuals in the same size range and region-year showed feeding success values spanning three orders of magnitude (fig. 3). Nonetheless, we demonstrated a log-linear relationship between the carbon ingested by individual age-0 Arctic cod and their size. Since growth at younger stages is tightly controlled by food intake (Buckley et al., 2004), our results showed that age-0 Arctic cods have to maximize the amount of carbon ingested in relation to their size in order to survive. The fact that individuals were very rarely sampled with empty guts strongly suggests that those individuals that did not manage to feed died off rather rapidly and, as a result, were not sampled. Moreover, carbon content ingested varied the most for larvae 10-15 mm in length. Larvae usually begin exogenous feeding when they reach about 9 mm in size (Michaud et al., 1996), and this moment is one of the critical bottlenecks larvae must go through in order to survive (Houde, 2008; Hjort, 1914). Thus, the few underperforming larvae sampled may represent individuals that were reaching this critical point and that may not have lived to reach larger sizes.

Consistent with the fact that larger fish benefit from a higher motility to increase their capacity to catch preys (China and Holzman, 2014), feeding success increased rapidly with size. As the fish mouth is gape limited (Devries et al., 1998; Urban, 2007), a larger size is also associated with an increase in the size range of their prey. As a result, growing fish steadily increase their prey field by increasing both their capacity to catch prey and the diversity of prey types to choose from. Hence, this creates a virtuous circle for age-0 Arctic cod that manage to access abundant nutritious prey early during their transition to exogenous feeding (Michaud et al., 1996). Even though we lack the observational evidence that fish with high carbon intake actually benefited from increased growth, it has been recognized that feeding success strongly correlates with growth in young fish, including Arctic cod (Pepin et al., 2015). Therefore, in a context of early sea-ice break up when prey availability is higher (LeBlanc et al., 2019), we can assume that age-0 Arctic cod able to maximize their feeding success should benefit from an accelerated growth compared to other individuals developing in waters with similar temperatures but lower food supply.

However, it is important to notice that, whereas ice breakup date (open water days) has been shown to modulate age-0 Arctic cod recruitment into larger juveniles in autumn (Bouchard et al., 2017; LeBlanc et al., 2019), it did not significantly explain individual fish feeding success in our study. A first explanation simply resides in the difference of focus between these approaches: as explained above, it is likely that starving young fish would not last long in the water column. Consequently, we could not capture this kind of signal (large numbers of larvae with low feeding success), whereas the downstream effect of poor feeding conditions on the number of recruits the next autumn could be easily picked up in a population study. A second explanation could be that the effect of ice breakup date mostly manifests on the phenology of ice algae and phytoplankton blooms at the scale of the ecosystem. In the highly variable Arctic systems, the zooplankton species that channel these short-lived pulses of productivity to the higher levels of the trophic networks have evolved to buffer some of the primary production variability via flexible life cycles, rapid growth and the accumulation of large lipid reserves (Falk-Petersen et al., 2009). Thus, energy acquisition by secondary consumers, such as Arctic cod, should remain relatively unaffected by the variability in the timing of sea ice breakup, as long as their zooplankton prey remain capable of buffering this variability.

Another environmental variable that was expected to control individual feeding success but failed to do so according to our results is mixed layer temperature. Increasing temperatures accelerate embryonic development (Fortier et al., 2006; Sakurai et al., 1998; Laurel et al., 2018) and increase the metabolism of Arctic cod larvae and juveniles (Kunz et al., 2018; Spencer et al., 2020). This is especially true for a small increase from the cold temperatures Arctic cod has adapted to (about -1 °C to 0 °C): Hop & Graham (1995) measured a Q_{10} close to 7 when increasing ambient temperature from 0.4 °C to 2.7 °C in long term acclimation experiments. As long as temperatures remain within the fish thermal tolerance (upper limit around 5°C; Drost et al., 2016; Bouchard et al. 2020), even a slight increase should enable individual young fish to grow faster and reach a larger length at age to enhance their feeding success via the virtuous circle described above.

However, as soon as temperature exceeds the relatively narrow thermal tolerance of developing age-0 Arctic cod, detrimental effects rapidly occur and can even lead to a rapid death of the larvae (Laurel et al., 2017; Bouchard et al., 2020; Laurel et al., 2018). The Mackenzie Shelf 2010 region-year was exemplary of such an exceptional situation, as it was characterized by the highest mixed layer temperatures: we recorded temperatures as high as 10 °C at certain stations. Moreover, despite having

the highest indices of prey availability, the feeding success of relatively large Arctic cod juveniles was among the lowest estimated. A first explanation could be then that the high temperatures have had a direct, strongly detrimental effect on the feeding and overall condition of the individuals sampled. We know that age-0 Arctic cod survival rate usually declines fast past 5 °C (Laurel et al., 2018). A second and non-mutually exclusive explanation could be that despite being abundant, zooplanktonic prey could have been inaccessible for age-0 Arctic cod at this point in time and space. The important seasonal discharge of fresher and warmer water from the Mackenzie River in the region led to a strongly stratified surface layer. However, even though the density difference at the pycnocline was higher in the Mackenzie Shelf in 2010 (MS-2010) (median_{MS-2010} = 3.865 vs. median_{Other region-years} = 1.220), this difference was irrelevant considering the swimming capacity of juvenile Arctic cods larger than 25 mm. Hence a last possibility would be that the prey field was composed of larger zooplankton species, such as large gelatinous preys (large appendicularians, cnidarians), krill and large amphipods, which could make up most of the acoustic signal while being unsuitable for age-0 Arctic cod. However, dominant zooplankton communities during sampling included great abundances of *C. glacialis* and *Pseudocalanus* spp. copepodites (Cyril Aubry, pers. comm.). High temperatures remain the most likely explanation for this striking event of environmental mismatch for age-0 Arctic cod individuals. By 2050, average mixed layer temperatures could rise by more than 5 °C (AMAP, 2017). Hereby, what happened in the Mackenzie Shelf in 2010 is an example of a rare event, yet likely to occur more and more often in the coming years, putting Arctic cod survival in its most temperature-sensitive developmental stages at serious jeopardy (Dahlke et al., 2018; Dahlke et al., 2020).

Prey composition as a determinant of fish feeding success

Across the Arctic, the individuals relied heavily on the consumption of *Calanus* spp., in both their naupliar and copepodite stages. *Calanus* congeners are large lipid-rich copepods that act as dominant grazers in Arctic seas, particularly *C. glacialis* and *C. hyperboreus*. Similarly as what was already reported in Bouchard & Fortier (2020), *C. glacialis* prey items were disproportionately responsible for most of the carbon ingested in the young fish studied.

On the contrary, cyclopoid consumption had a significantly negative impact on feeding success when consumed in large quantities. When found in the diet in large numbers, these preys may be indicative of a system where preferred preys are hard to come by. Some fish, particularly in the Amundsen Gulf

Mouth and the Greenland Sea, consumed several hundreds of cyclopoids, mostly *Oithona similis*. Those regions receive water masses from the Pacific and Atlantic oceans, respectively. The stations sampled were deeper, and sea-ice breakup had already occurred when both regions were sampled (fig. 1.2), which makes it a favourable environment for *O. similis* (Darnis et al., 2008). Yet, not all the individuals collected at the same station were feeding as extensively on cyclopoids (figure 1.5). It is possible that if large calanoids were scarce, age-0 Arctic cod from these locations may have to catch large quantities of small cyclopoids and only some *Calanus* spp. stages by chance encounters only. Unfortunately, we cannot be more precise since we are lacking a complete description of the zooplankton community taxonomy.

The detrimental impact of an important consumption of smaller boreal species such as *O. similis* on individual feeding success raises concerns about the future adaptability of Arctic cod in a rapidly changing Arctic Ocean. Modelling studies of Arctic cod development showed that the replacement of large *Calanus* spp. by smaller copepod species could negatively impact juveniles Arctic cod body condition (Copeman et al., 2020). Zooplankton assemblages are expected to favour boreo-arctic taxa, such as *O. similis*, which is ubiquitous and particularly resilient to current changes in climate regimes (Cornwell et al., 2020). The current pace of climate warming is rapidly reshaping Arctic Ocean dynamics. Changes in sea ice regimes may not have a direct impact on age-0 Arctic cod feeding success on a short timescale, but they will eventually have important impacts on the phenology of key zooplankton species and their co-occurrence with age-0 Arctic cod (Falk-Petersen et al., 2007; Søreide et al., 2010). If, as forecasted by numerical modelling studies, zooplankton assemblages shift from a lipid-rich Arctic copepod dominated ecosystem to a boreal system dominated by smaller zooplankton species (Chust et al., 2014), the feeding success of the vulnerable earliest development stages of Arctic cod could be jeopardized. Due to the importance of young stages in determining recruitment, continuous monitoring of Arctic cod, especially at its younger stages, is required to determine when such a tipping point might be reached.

1.7 Acknowledgements

We first want to acknowledge Louis Fortier's invaluable contribution. We also thank Fortier's lab taxonomists Cyril Aubry, Thibaud Dezutter and Tommy Pontbriand for their involvement with gut content dissection. We are grateful to the numerous field technicians and crew members of *CCGS Amundsen* and *RV Dana* who actively participated in field sampling across the years. Sandra Hamel provided guidance with linear mixed models. Mathieu LeBlanc also contributed to the zooplankton acoustic dataset. This work was funded by the Natural Science Engineering Research Council and Fonds de Recherche Québecois Nature et Technologies.

Conclusion générale

Afin de mieux comprendre les causes du recrutement accru des jeunes morues arctiques lors d'une débâcle hâtive, au-delà de 300 contenus stomachaux de morues arctiques d'âge-0 provenant d'une variété de régions ont été analysés afin de quantifier son succès alimentaire. Dans un contexte de débâcle hâtive, une croissance rapide et une bonne abondance de proies semblent être les deux facteurs pouvant le mieux expliquer le meilleur recrutement des jeunes morues arctiques puisqu'ils augmentent le succès alimentaire. Les larves et juvéniles sont toutefois limités par les extrêmes de température : des températures au-delà de leur seuil de tolérance restreignent de manière importante les capacités de capture de proies. L'effet positif d'un allongement de la saison libre de glace pourrait n'être que temporaire puisqu'à long terme, les températures pourraient augmenter de 5°C dans certaines régions (AMAP, 2017). À cela s'ajoute l'augmentation de la stratification (Tremblay et al., 2015), qui viendrait limiter l'augmentation actuelle de productivité primaire et secondaire dans le système (Tremblay et al., 2011; Arrigo and van Dijken, 2015). Ainsi, l'accumulation de ces nouvelles contraintes pourrait compromettre à moyen long terme le succès alimentaire déjà fragile de la morue arctique, et ce, dans ses stades les plus vulnérables.

Bien que la date de débâcle soit peu prédictive du succès alimentaire, les changements de couvert de glace pourraient en eux-mêmes entraîner une modification des assemblages de zooplancton, avec un impact potentiellement négatif sur la morue arctique. Une débâcle trop hâtive pourrait entre autres mener à une désynchronisation entre la présence des morues arctiques d'âge-0 et leurs proies de prédilection, ici *C. glacialis* (Bouchard and Fortier, 2020). Comme la consommation de *Calanus* sp. est primordiale au succès alimentaire, un décalage trop important entre la reproduction de *C. glacialis* et l'éclosion subséquente des larves de morue arctique et leur transition vers une alimentation exogène pourrait avoir des conséquences néfastes sur le succès alimentaire. Cependant, la saison d'éclosion de la morue arctique s'échelonne sur près de 6 mois, avec des individus éclosant bien avant la débâcle des glaces (Bouchard and Fortier, 2011). Le risque plus probable qu'imposerait une fonte trop hâtive des glaces est l'invasion des écosystèmes arctiques par des espèces d'origine boréale. Les assemblages zooplanctoniques actuels en Arctique sont dominés par de larges calanoïdes, mais certaines prévisions indiquent que ces taxons pourraient être remplacés par des espèces plus petites et moins nutritives (Møller and Nielsen, 2020) comme *Oithona similis* (Cornwell et al., 2020) et *Calanus finmarchicus* (Chust et al., 2014).

La morue arctique ne sera également pas épargnée par l'arrivée de nouvelles espèces de poissons en Arctique. En effet, le risque de compétition est élevé entre la morue arctique et d'autres poissons de fourrage retrouvés dans l'Atlantique et le Pacifique Nord comme le capelan (*Mallotus villosus*) et le lançon du Pacifique (*Ammodytes hexapterus*) (Orlova et al., 2009; Falardeau et al., 2014). On pourrait supposer que ces migrateurs occuperont une niche plus spécialisée sur les taxons de zooplancton d'origine boréale, permettant une coexistence entre ces poissons. Cependant, le capelan et le lançon sont des espèces généralistes (Pedro et al., 2020), au contraire de la morue arctique qui se spécialise sur des taxons arctiques (Bouchard and Fortier, 2020; Pedro et al., 2020). Compte tenu de la sensibilité de la morue arctique à une consommation de taxons boréaux-artiques, le capelan et le lançon, s'ils s'établissaient en Arctique, pourraient graduellement remplacer la morue arctique dans le cercle polaire. Une telle modification des assemblages ichtyologiques aurait ensuite des conséquences sur les comportements alimentaires des oiseaux marins et phoques, où leur diète a graduellement changé en faveur d'espèces atlantiques à la fois dans la baie d'Hudson (Provencher et al., 2012; Chambellant et al., 2013) et dans la mer de Barents (Vihtakari et al., 2018), ce qui a affecté leur conditions physique (Harwood et al., 2015).

Des mesures d'anneaux journaliers d'otolithes, des analyses taxonomiques du zooplancton ainsi que des analyses de condition lipidique seraient des méthodes à envisager afin de répondre de manière plus complète aux perspectives discutées dans ce mémoire. Avec les mesures d'anneaux journaliers d'otolithes de chacun des jeunes poissons disséqués, le succès alimentaire des jeunes poissons pourrait être estimé jusqu'au moment où la débâcle des glaces s'est produite, permettant d'identifier un lien concret entre date de débâcle, succès alimentaire et croissance. D'autre part, faute de données taxonomiques complètes, il a été impossible d'associer le contenu stomacal à ce qui était retrouvé dans l'environnement. Une telle information serait primordiale afin de répondre à certaines questions qui demeurent en suspens, à savoir pourquoi dans le golfe Amundsen et la mer du Groenland, les jeunes morues arctiques consommaient de si grandes quantités de cyclopoides pour un bénéfice moindre. Cela permettrait également par la suite de mieux prédire quels assemblages risquent le plus d'être consommés sous différents régimes climatiques, avec une estimation de l'impact que cela pourrait avoir sur le succès alimentaire. Finalement, des analyses de composition lipidique caractériseraient la condition physique globale des jeunes morues arctiques et seraient un marqueur

approprié de l'impact d'une débâcle hâtive des glaces sur le développement des larves et juvéniles de morue arctique.

Bien que la morue arctique semble pour l'instant bien « tirer son épingle du jeu », les prédictions quant à son avenir ne sont pas aussi optimistes. Il est ainsi crucial de mieux comprendre les facteurs entourant sa survie, en particulier au moment critique que représente le stade larvaire. Des programmes tels que ceux développés par ArcticNet, où des campagnes d'échantillonnages en Arctique sont entreprises chaque saison à bord du *NGCC Amundsen*, permettent d'évaluer les conséquences des changements abrupts en cours dans l'Arctique sur les assemblages zooplanctoniques et ichtyoplanctoniques sur une base saisonnière. Néanmoins, dans le cas de la morue arctique, il serait essentiel de pouvoir effectuer des échantillonnages printaniers afin de mieux étudier les différents phénotypes d'éclosion et son taux de mortalité lors de sa transition vers une alimentation exogène afin de réellement quantifier son potentiel d'adaptation aux bouleversements en cours et qui se poursuivront dans les prochaines décennies.

Bibliographie

- Aagaard K, Carmack EC. 1989. The role of sea ice and other fresh water in the Arctic circulation. *Journal of Geophysical Research: Oceans* **94**(C10): 14485–14498. doi: <https://doi.org/10.1029/JC094iC10p14485>
- Ahmed M, Else BGT, Burgers TM, Papakyriakou T. 2019. Variability of Surface Water pCO₂ in the Canadian Arctic Archipelago From 2010 to 2016. *Journal of Geophysical Research: Oceans* **124**(3): 1876–1896. John Wiley & Sons, Ltd. doi: 10.1029/2018JC014639
- AMAP. 2017. *Snow, Water, Ice and Permafrost in the Arctic (SWIPA) 2017*. Symon C, editor. Oslo, Norway: Arctic Monitoring and Assessment Programme (AMAP). doi: 10.1029/2002WR001512
- Andriyashev AP. 1964. *Fishes of the northern seas of the U.S.S.R. Israel Program for Scientific Translations*. Jerusalem.
- Ardyna M, Arrigo KR. 2020. Phytoplankton dynamics in a changing Arctic Ocean. *Nature Climate Change* **10**(10): 892–903. Nature Publishing Group. doi: 10.1038/s41558-020-0905-y
- Ardyna M, Babin M, Gosselin M, Devred E, Rainville L, Tremblay J-É. 2014. Recent Arctic Ocean sea ice loss triggers novel fall phytoplankton blooms. *Geophysical Research Letters* **41**(17): 6207–6212. doi: <https://doi.org/10.1002/2014GL061047>
- Arrigo KR, Dijken GL van. 2011. Secular trends in Arctic Ocean net primary production. *Journal of Geophysical Research: Oceans* **116**(C9). doi: <https://doi.org/10.1029/2011JC007151>
- Arrigo KR, van Dijken GL. 2015. Continued increases in Arctic Ocean primary production. *Progress in Oceanography* **136**: 60–70. doi: 10.1016/j.pocean.2015.05.002
- Ashjian CJ, Campbell RG, Welch HE, Butler M, Van Keuren D. 2003. Annual cycle in abundance, distribution, and size in relation to hydrography of important copepod species in the western Arctic Ocean. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* **50**(10): 1235–1261. doi: 10.1016/S0967-0637(03)00129-8
- Aune M, Raskozheva E, Andrade H, Augustine S, Bambulyak A, Camus L, Carroll J, Dolgov AV, Hop H, Moiseev D, et al. 2021. Distribution and ecology of polar cod (*Boreogadus saida*) in the eastern Barents Sea: A review of historical literature. *Marine Environmental Research* **166**: 105262. doi: 10.1016/j.marenvres.2021.105262
- Barber DG, Massom RA. 2007. Chapter 1 The Role of Sea Ice in Arctic and Antarctic Polynyas. In: Smith WO, Barber DG, editors. *Elsevier Oceanography Series*. Elsevier. p. 1–54. doi: 10.1016/S0422-9894(06)74001-6
- Benoit D, Simard Y, Fortier L. 2008. Hydroacoustic detection of large winter aggregations of Arctic cod (*Boreogadus saida*) at depth in ice-covered Franklin Bay (Beaufort Sea). *J Geophys Res* **113**(C6): C06S90. doi: 10.1029/2007JC004276
- Benoit D, Simard Y, Gagné J, Geoffroy M, Fortier L. 2010. From polar night to midnight sun: photoperiod, seal predation, and the diel vertical migrations of polar cod (*Boreogadus saida*) under landfast ice in the Arctic Ocean. *Polar Biology* **33**(11): 1505–1520. doi: 10.1007/s00300-010-0840-x

- Berggreen U, Hansen B, Kiørboe T. 1988. Food size spectra, ingestion and growth of the copepod *Acartia tonsa* during development: Implications for determination of copepod production. *Mar Biol* **99**(3): 341–352. doi: 10.1007/BF02112126
- Beszczynska-Möller A, Woodgate R, Lee C, Melling H, Karcher M. 2011. A Synthesis of Exchanges Through the Main Oceanic Gateways to the Arctic Ocean. *Oceanog* **24**(3): 82–99. doi: 10.5670/oceanog.2011.59
- Bouchard C, Charbogne A, Baumgartner F, Maes SM. 2020. West Greenland ichthyoplankton and how melting glaciers could allow Arctic cod larvae to survive extreme summer temperatures. *Arctic Science* **7**(1): 217–239. NRC Research Press. doi: 10.1139/as-2020-0019
- Bouchard C, Fortier L. 2008. Effects of polynyas on the hatching season, early growth and survival of polar cod *Boreogadus saida* in the Laptev Sea. *Marine Ecology Progress Series* **355**(February): 247–256. doi: 10.3354/meps07335
- Bouchard C, Fortier L. 2011. Circum-arctic comparison of the hatching season of polar cod *Boreogadus saida*: A test of the freshwater winter refuge hypothesis. *Progress in Oceanography* **90**(1–4): 105–116. doi: 10.1016/j.pocean.2011.02.008
- Bouchard C, Fortier L. 2020. The importance of *Calanus glacialis* for the feeding success of young polar cod: a circumpolar synthesis. *Polar Biol* **43**(8): 1095–1107. doi: 10.1007/s00300-020-02643-0
- Bouchard C, Geoffroy M, LeBlanc M, Fortier L. 2018. Larval and adult fish assemblages along the Northwest Passage: the shallow Kitikmeot and the ice-covered Parry Channel as potential barriers to dispersal. *Arctic Science* **4**(4): 781–793. NRC Research Press. doi: 10.1139/as-2018-0003
- Bouchard C, Geoffroy M, LeBlanc M, Majewski A, Gauthier S, Walkusz W, Reist JD, Fortier L. 2017. Climate warming enhances polar cod recruitment, at least transiently. *Progress in Oceanography* **156**: 121–129. doi: 10.1016/j.pocean.2017.06.008
- Bouchard C, Molland S, Suzuki K, Robert D, Fortier L. 2016. Contrasting the early life histories of sympatric Arctic gadids *Boreogadus saida* and *Arctogadus glacialis* in the Canadian Beaufort Sea. *Polar Biology* **39**(6): 1005–1022. doi: 10.1007/s00300-014-1617-4
- Bouchard C, Thorrold SR, Fortier L. 2015. Spatial segregation, dispersion and migration in early stages of polar cod *Boreogadus saida* revealed by otolith chemistry. *Marine Biology* **162**(4): 855–868. doi: 10.1007/s00227-015-2629-5
- Bradstreet MSW, Canada, Ministère des pêches et des océans. 1986. *Aspects of the Biology of Arctic Cod (Boreogadus Said) and Its Importance in Arctic Marine Food Chains*. Ottawa: Ministère des approvisionnements et Services.
- Buckley LJ, Calderone EM, Lough RG. 2004. Optimum temperature and food-limited growth of larval Atlantic cod (*Gadus morhua*) and haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) on Georges Bank. *Fisheries Oceanography* **13**(2): 134–140. doi: 10.1046/j.1365-2419.2003.00278.x
- Buckley TW, Whitehouse GA. 2017. Variation in the diet of Arctic Cod (*Boreogadus saida*) in the Pacific Arctic and Bering Sea. *Environmental Biology of Fishes* **100**(4): 421–442. doi: 10.1007/s10641-016-0562-1

- Carmack EC, Kulikov EA. 1998. Wind-forced upwelling and internal Kelvin wave generation in Mackenzie Canyon, Beaufort Sea. *Journal of Geophysical Research: Oceans* **103**(C9): 18447–18458. doi: 10.1029/98JC00113
- Carmack EC, Macdonald RW. 2002. Oceanography of the Canadian Shelf of the Beaufort Sea : A Setting for Marine Life. **55**(Supp 1): 29–45.
- Chambellant M, Stirling I, Ferguson SH. 2013. Temporal variation in western Hudson Bay ringed seal *Phoca hispida* diet in relation to environment. *Marine Ecology Progress Series* **481**: 269–287. doi: 10.3354/meps10134
- China V, Holzman R. 2014. Hydrodynamic starvation in first-feeding larval fishes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **111**(22): 8083–8088. doi: 10.1073/pnas.1323205111
- Choquet M, Kosobokova K, Kwaśniewski S, Hatlebakk M, Dhanasiri AKS, Melle W, Daase M, Svensen C, Søreide JE, Hoarau G. 2018. Can morphology reliably distinguish between the copepods *Calanus finmarchicus* and *C. glacialis*, or is DNA the only way? *Limnology and Oceanography: Methods* **16**(4): 237–252. doi: <https://doi.org/10.1002/lom3.10240>
- Christiansen JS, Hop H, Nilssen EM, Joensen J. 2012. Trophic ecology of sympatric Arctic gadoids, *Arctogadus glacialis* (Peters, 1872) and *Boreogadus saida* (Lepechin, 1774), in NE Greenland. *Polar Biol* **35**(8): 1247–1257. doi: 10.1007/s00300-012-1170-y
- Chust G, Castellani C, Licandro P, Ibaibarriaga L, Sagarminaga Y, Irigoien X. 2014. Are *Calanus* spp. shifting poleward in the North Atlantic? A habitat modelling approach. *ICES J Mar Sci* **71**(2): 241–253. doi: 10.1093/icesjms/fst147
- Conover RJ, Huntley M. 1991. Copepods in ice-covered seas—Distribution, adaptations to seasonally limited food, metabolism, growth patterns and life cycle strategies in polar seas. *Journal of Marine Systems* **2**(1): 1–41. doi: 10.1016/0924-7963(91)90011-I
- Conover RJ, Lalli CM. 1974. Feeding and growth in *Clione limacina* (Phipps), a pteropod mollusc. II. Assimilation, metabolism, and growth efficiency. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **16**(2): 131–154. Elsevier. doi: 10.1016/0022-0981(74)90016-1
- Copeman L, Spencer M, Heintz R, Vollenweider J, Sremba A, Helser T, Logerwell L, Sousa L, Danielson S, Pinchuk AI, et al. 2020. Ontogenetic patterns in lipid and fatty acid biomarkers of juvenile polar cod (*Boreogadus saida*) and saffron cod (*Eleginus gracilis*) from across the Alaska Arctic. *Polar Biol* **43**(8): 1121–1140. doi: 10.1007/s00300-020-02648-9
- Copeman LA, Laurel BJ, Spencer M, Sremba A. 2017. Temperature impacts on lipid allocation among juvenile gadid species at the Pacific Arctic–Boreal interface: an experimental laboratory approach. *Marine Ecology Progress Series* **566**: 183–198. Inter-Research Science Center.
- Cornwell LE, Fileman ES, Bruun JT, Hirst AG, Tarrahan GA, Findlay HS, Lewis C, Smyth TJ, McEvoy AJ, Atkinson A. 2020. Resilience of the Copepod *Oithona similis* to Climatic Variability: Egg Production, Mortality, and Vertical Habitat Partitioning. *Front Mar Sci* **7**. Frontiers. doi: 10.3389/fmars.2020.00029
- Craig PC, Griffiths WB, Haldorson L, McElderry H. 1982. Ecological studies of Arctic cod (*Boreogadus saida*) in Beaufort Sea coastal waters, Alaska. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **39**(3): 395–406. NRC Research Press Ottawa, Canada.

- Crawford RE, Vagle S, Carmack EC. 2012. Water mass and bathymetric characteristics of polar cod habitat along the continental shelf and slope of the Beaufort and Chukchi seas. *Polar Biol* **35**(2): 179–190. doi: 10.1007/s00300-011-1051-9
- Curry B, Lee CM, Petrie B. 2011. Volume, Freshwater, and Heat Fluxes through Davis Strait, 2004–05. *Journal of Physical Oceanography* **41**(3): 429–436. American Meteorological Society. doi: 10.1175/2010JPO4536.1
- Cusa M, Berge J, Varpe Ø. 2019. Seasonal shifts in feeding patterns: Individual and population realized specialization in a high Arctic fish. *Ecol Evol* **9**(19): 11112–11121. doi: 10.1002/ece3.5615
- Cushing DH. 1969. The Regularity of the Spawning Season of Some Fishes. *ICES Journal of Marine Science* **33**(1): 81–92. doi: 10.1093/icesjms/33.1.81
- Cushing DH. 1990. Plankton Production and Year-class Strength in Fish Populations: an Update of the Match/Mismatch Hypothesis. In: Blaxter JHS, Southward AJ, editors. *Advances in Marine Biology*. Academic Press. p. 249–293. doi: 10.1016/S0065-2881(08)60202-3
- Dahlke FT, Butzin M, Nahrgang J, Puvanendran V, Mortensen A, Pörtner H-O, Storch D. 2018. Northern cod species face spawning habitat losses if global warming exceeds 1.5°C. *Sci Adv* **4**(11): eaas8821. doi: 10.1126/sciadv.aas8821
- Dahlke FT, Wohlrab S, Butzin M, Pörtner H-O. 2020. Thermal bottlenecks in the life cycle define climate vulnerability of fish. *Science* **369**(6499): 65–70. doi: 10.1126/science.aaz3658
- Dalman LA, Else BGT, Barber D, Carmack E, Williams WJ, Campbell K, Duke PJ, Kirillov S, Mundy CJ. 2019. Enhanced bottom-ice algal biomass across a tidal strait in the Kitikmeot Sea of the Canadian Arctic. *Elem Sci Anth* **7**(1): 22. doi: 10.1525/elementa.361
- Darnis G, Barber DG, Fortier L. 2008. Sea ice and the onshore–offshore gradient in pre-winter zooplankton assemblages in southeastern Beaufort Sea. *Journal of Marine Systems* **74**(3): 994–1011. doi: 10.1016/j.jmarsys.2007.09.003
- Darnis G, Fortier L. 2014. Temperature, food and the seasonal vertical migration of key arctic copepods in the thermally stratified Amundsen Gulf (Beaufort Sea, Arctic Ocean). *Journal of Plankton Research* **36**(4): 1092–1108. doi: 10.1093/plankt/fbu035
- Darnis G, Robert D, Pomerleau C, Link H, Archambault P, Nelson RJ, Geoffroy M, Tremblay J-É, Lovejoy C, Ferguson SH, et al. 2012. Current state and trends in Canadian Arctic marine ecosystems: II. Heterotrophic food web, pelagic-benthic coupling, and biodiversity. *Climatic Change* **115**(1): 179–205. doi: 10.1007/s10584-012-0483-8
- David C, Lange B, Krumpen T, Schaafsma F, van Franeker JA, Flores H. 2016. Under-ice distribution of polar cod *Boreogadus saida* in the central Arctic Ocean and their association with sea-ice habitat properties. *Polar Biol* **39**(6): 981–994. doi: 10.1007/s00300-015-1774-0
- De Robertis A, Higginbottom I. 2007. A post-processing technique to estimate the signal-to-noise ratio and remove echosounder background noise. *ICES Journal of Marine Science* **64**(6): 1282–1291. doi: 10.1093/icesjms/fsm112
- Devries DR, Stein RA, Bremigan MT. 1998. Prey Selection by Larval Fishes as Influenced by Available Zooplankton and Gape Limitation. *Transactions of the American Fisheries Society* **127**(6): 1040–1050. doi: 10.1577/1548-8659(1998)127<1040:PSBLFA>2.0.CO;2

- Dezutter T, Lalande C, Darnis G, Fortier L. 2020. Seasonal and interannual variability of the Queen Maud Gulf ecosystem derived from sediment trap measurements. *Limnology and Oceanography* **66**(S1): S411–S426. doi: 10.1002/lno.11628
- Dickson DL, Gilchrist HG. 2002. Status of Marine Birds of the Southeastern Beaufort Sea. *ARCTIC* **55**(5): 46–58. doi: 10.14430/arctic734
- Drolet R, Fortier L, Ponton D, Gilbert M. 1991. Production of fish larvae and their prey in subarctic southeastern Hudson Bay. *Mar Ecol Prog Ser* **77**: 105–118. doi: 10.3354/meps077105
- Drost HE, Carmack EC, Farrell AP. 2014. Upper thermal limits of cardiac function for Arctic cod *Boreogadus saida*, a key food web fish species in the Arctic Ocean. *Journal of Fish Biology* **84**(6): 1781–1792. doi: <https://doi.org/10.1111/jfb.12397>
- Drost HE, Fisher J, Randall F, Kent D, Carmack EC, Farrell AP. 2016. Upper thermal limits of the hearts of Arctic cod *Boreogadus saida*: adults compared with larvae. *Journal of Fish Biology* **88**(2): 718–726. doi: <https://doi.org/10.1111/jfb.12807>
- Dupont N, Durant JM, Langangen Ø, Gjøsæter H, Stige LC. 2020. Sea ice, temperature, and prey effects on annual variations in mean lengths of a key Arctic fish, *Boreogadus saida*, in the Barents Sea. Anderson E, editor. *ICES Journal of Marine Science* **77**(5): 1796–1805. doi: 10.1093/icesjms/fsaa040
- Eriksen E, Huserbråten M, Gjøsæter H, Vikebø F, Albretsen J. 2020. Polar cod egg and larval drift patterns in the Svalbard archipelago. *Polar Biol* **43**(8): 1029–1042. doi: 10.1007/s00300-019-02549-6
- Falardeau M, Bouchard C, Robert D, Fortier L. 2017. First records of Pacific sand lance (*Ammodytes hexapterus*) in the Canadian Arctic Archipelago. *Polar Biology* **40**(11): 2291–2296. doi: 10.1007/s00300-017-2141-0
- Falardeau M, Robert D, Fortier L. 2014. Could the planktonic stages of polar cod and Pacific sand lance compete for food in the warming Beaufort Sea? *ICES Journal of Marine Science* **71**(7): 1956–1965. doi: 10.1093/icesjms/fst221
- Falk-Petersen I-B, Frivoll V, Gulliksen B, Haug T. 1986. Occurrence and size/age relations of polar cod, *Boreogadus saida* (Lepechin), in Spitsbergen coastal waters. *Sarsia* **71**(3–4): 235–245. Taylor & Francis. doi: 10.1080/00364827.1986.10419693
- Falk-Petersen S, Mayzaud P, Kattner G, Sargent JR. 2009. Lipids and life strategy of Arctic *Calanus*. *Marine Biology Research* **5**(1): 18–39. Taylor & Francis. doi: 10.1080/17451000802512267
- Falk-Petersen S, Pavlov V, Timofeev S, Sargent JR. 2007. Climate variability and possible effects on arctic food chains: The role of *Calanus*. *Arctic Alpine Ecosystems and People in a Changing Environment*(2002): 147–166. doi: 10.1007/978-3-540-48514-8_9
- Feng Z, Ji R, Campbell RG, Ashjian CJ, Zhang J. 2016. Early ice retreat and ocean warming may induce copepod biogeographic boundary shifts in the Arctic Ocean. *Journal of Geophysical Research: Oceans* **121**(8): 6137–6158. doi: <https://doi.org/10.1002/2016JC011784>
- Forest A, Galindo V, Darnis G, Pineault S, Lalande C, Tremblay J-É, Fortier L. 2011. Carbon biomass, elemental ratios (C:N) and stable isotopic composition ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) of dominant calanoid

- copepods during the winter-to-summer transition in the Amundsen Gulf (Arctic Ocean). *Journal of Plankton Research* **33**(1): 161–178. doi: 10.1093/plankt/fbq103
- Fortier L, Sirois P, Michaud J, Barber D. 2006. Survival of Arctic cod larvae (*Boreogadus saida*) in relation to sea ice and temperature in the Northeast Water Polynya (Greenland Sea). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **63**(7): 1608–1616. doi: 10.1139/f06-064
- Fossheim M, Primicerio R, Johannessen E, Ingvaldsen RB, Aschan MM, Dolgov AV. 2015. Recent warming leads to a rapid borealization of fish communities in the Arctic. *Nature Climate Change* **5**(7): 673–677. doi: 10.1038/nclimate2647
- Fotel FL, Jensen NJ, Wittrup L, Hansen BW. 1999. In situ and laboratory growth by a population of blue mussel larvae (*Mytilus edulis L.*) from a Danish embayment, Knebel Vig. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **233**(2): 213–230. doi: 10.1016/S0022-0981(98)00136-1
- Geoffroy M, Majewski A, LeBlanc M, Gauthier S, Walkusz W, Reist JD, Fortier L. 2016. Vertical segregation of age-0 and age-1+ polar cod (*Boreogadus saida*) over the annual cycle in the Canadian Beaufort Sea. *Polar Biology* **39**(6): 1023–1037. doi: 10.1007/s00300-015-1811-z
- Geoffroy M, Robert D, Darnis G, Fortier L. 2011. The aggregation of polar cod (*Boreogadus saida*) in the deep Atlantic layer of ice-covered Amundsen Gulf (Beaufort Sea) in winter. *Polar Biology* **34**(12): 1959–1971. doi: 10.1007/s00300-011-1019-9
- Geoffroy M, Rousseau S, Knudsen FR, Fortier L. 2016. Target strengths and echotraces of whales and seals in the Canadian Beaufort Sea. *ICES Journal of Marine Science* **73**(2): 451–463. doi: 10.1093/icesjms/fsv182
- Gorsky G, Dallet S, Sardou J, Fenaux R, Carré C, Palazzolli I. 1988. C and N composition of some northwestern Mediterranean zooplankton and micronekton species. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **124**(2): 133–144. Elsevier. doi: 10.1016/0022-0981(88)90116-5
- Gradinger RR, Bluhm BA. 2004. In-situ observations on the distribution and behavior of amphipods and Arctic cod (*Boreogadus saida*) under the sea ice of the High Arctic Canada Basin. *Polar Biology* **27**(10): 595–603. doi: 10.1007/s00300-004-0630-4
- Graham M, Hop H. 1995. Aspects of reproduction and larval biology of Arctic cod (*Boreogadus saida*). *Arctic* **48**(2): 130–135. doi: 10.14430/arctic1234
- Hannah CG, Dupont F, Dunphy M. 2009. Polynyas and Tidal Currents in the Canadian Arctic Archipelago. *Arctic* **62**(1): 83–95. Arctic Institute of North America.
- Hansen B. 1999. Cohort growth of planktotrophic polychaete larvae—are they food limited? *Mar Ecol Prog Ser* **178**: 109–119. doi: 10.3354/meps178109
- Harwood LA, Smith TG, George JC, Sandstrom SJ, Walkusz W, Divoky GJ. 2015. Change in the Beaufort Sea ecosystem: Diverging trends in body condition and/or production in five marine vertebrate species. *Progress in Oceanography* **136**: 263–273. doi: 10.1016/j.pocean.2015.05.003
- Harwood LA, Stirling I. 1992. Distribution of ringed seals in the southeastern Beaufort Sea during late summer. *Can J Zool* **70**(5): 891–900. NRC Research Press. doi: 10.1139/z92-127

- Hirche H-J. 1997. Life cycle of the copepod *Calanus hyperboreus* in the Greenland Sea. *Marine Biology* **128**(4): 607–618. doi: 10.1007/s002270050127
- Hirche H-J, Mumm N. 1992. Distribution of dominant copepods in the Nansen Basin, Arctic Ocean, in summer. *Deep Sea Research Part A Oceanographic Research Papers* **39**(2): S485–S505. Elsevier. doi: 10.1016/S0198-0149(06)80017-8
- Hjort J. 1914. Fluctuations in the great fisheries of Northern Europe viewed in the light of biological research. 237.
- Hop H, Gjøsæter H. 2013. Polar cod (*Boreogadus saida*) and capelin (*Mallotus villosus*) as key species in marine food webs of the Arctic and the Barents Sea. *Marine Biology Research* **9**(9): 878–894. doi: 10.1080/17451000.2013.775458
- Hop H, Graham M. 1995. Respiration of juvenile Arctic cod (*Boreogadus saida*): effects of acclimation, temperature, and food intake. *Polar Biol* **15**(5): 359–367. doi: 10.1007/BF00238487
- Hop H, Trudeau VL, Graham M. 1995. Spawning energetics of Arctic cod (*Boreogadus saida*) in relation to seasonal development of the ovary and plasma sex steroid levels. *Can J Fish Aquat Sci* **52**(3): 541–550. doi: 10.1139/f95-055
- Hornby CA, Iacozza J, Hoover C, Barber DG, Loseto LL. 2017. Beluga whale *Delphinapterus leucas* late summer habitat use and support for foraging areas in the Canadian Beaufort Sea. *Marine Ecology Progress Series* **574**: 243–257. doi: 10.3354/meps12178
- Horner R, Schrader GC. 1982. Relative Contributions of Ice Algae, Phytoplankton, and Benthic Microalgae to Primary Production in Nearshore Regions of the Beaufort Sea. *ARCTIC* **35**(4): 485–503. doi: 10.14430/arctic2356
- Houde ED. 2008. Emerging from Hjort's shadow. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* **41**: 53–70. doi: 10.2960/J.v41.m634
- Hygum BH, Rey C, Hansen BW. 2000. Growth and development rates of *Calanus finmarchicus* nauplii during a diatom spring bloom. *Marine Biology* **136**(6): 1075–1085. doi: 10.1007/s002270000313
- Ikeda T. 1990. Ecological and biological features of a mesopelagic ostracod, *Conchoecia pseudodiscophora*, in the Japan Sea. *Mar Biol* **107**(3): 453–461. doi: 10.1007/BF01313429
- Jaschnov WA. 1970. Distribution of Calanus Species in the Seas of the Northern Hemisphere. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie* **55**(2): 197–212. John Wiley & Sons, Ltd. doi: 10.1002/iroh.19700550203
- Ji R, Ashjian CJ, Campbell RG, Chen C, Gao G, Davis CS, Cowles GW, Beardsley RC. 2012. Life history and biogeography of Calanus copepods in the Arctic Ocean: An individual-based modeling study. *Progress in Oceanography* **96**(1): 40–56. doi: 10.1016/j.pocean.2011.10.001
- Jones EP. 2001. Circulation in the Arctic Ocean. *Polar Research* **20**(2): 139–146. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1751-8369.2001.tb00049.x>
- Kessel ST, Hussey NE, Crawford RE, Yurkowski DJ, Webber DM, Dick TA, Fisk AT. 2017. First documented large-scale horizontal movements of individual Arctic cod (*Boreogadus saida*). *Can J Fish Aquat Sci* **74**(3): 292–296. doi: 10.1139/cjfas-2016-0196

- Kørboe T, Møhlenberg F, Ulrik riisgard H. 1985. In situ feeding rates of planktonic copepods: A comparison of four methods. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **88**(1): 67–81. Elsevier. doi: 10.1016/0022-0981(85)90202-3
- Koenker BL, Copeman LA, Laurel BJ. 2018. Impacts of temperature and food availability on the condition of larval Arctic cod (*Boreogadus saida*) and walleye pollock (*Gadus chalcogrammus*). *ICES Journal of Marine Science* **75**(7): 2370–2385. doi: 10.1093/icesjms/fsy052
- Kohlbach D, Schaafsma FL, Graeve M, Lebreton B, Lange BA, David C, Vortkamp M, Flores H. 2017. Strong linkage of polar cod (*Boreogadus saida*) to sea ice algae-produced carbon: Evidence from stomach content, fatty acid and stable isotope analyses. *Progress in Oceanography* **152**: 62–74. doi: 10.1016/j.pocean.2017.02.003
- Kunz KL, Claireaux G, Pörtner H-O, Knust R, Mark FC. 2018. Aerobic capacities and swimming performance of polar cod (*Boreogadus saida*) under ocean acidification and warming conditions. *J Exp Biol* **221**(21): jeb184473. doi: 10.1242/jeb.184473
- Kuznetsova A, Brockhoff PB, Christensen RHB. 2017. lmerTest Package: Tests in Linear Mixed Effects Models. *Journal of Statistical Software* **82**(1): 1–26. doi: 10.18637/jss.v082.i13
- Lannuzel D, Tedesco L, Leeuwe M van, Campbell K, Flores H, Delille B, Miller L, Stefels J, Assmy P, Bowman J, et al. 2020. The future of Arctic sea-ice biogeochemistry and ice-associated ecosystems. *Nat Clim Chang* **10**(11): 983–992. doi: 10.1038/s41558-020-00940-4
- Laurel BJ, Copeman LA, Spencer M, Iseri P. 2017. Temperature-dependent growth as a function of size and age in juvenile Arctic cod (*Boreogadus saida*). *ICES Journal of Marine Science* **74**(6): 1614–1621. doi: 10.1093/icesjms/fsx028
- Laurel BJ, Copeman LA, Spencer M, Iseri P. 2018. Comparative effects of temperature on rates of development and survival of eggs and yolk-sac larvae of Arctic cod (*Boreogadus saida*) and walleye pollock (*Gadus chalcogrammus*). *ICES Journal of Marine Science*, in press. doi: 10.1093/icesjms/fsy042
- Laurel BJ, Spencer M, Iseri P, Copeman LA. 2016. Temperature-dependent growth and behavior of juvenile Arctic cod (*Boreogadus saida*) and co-occurring North Pacific gadids. *Polar Biol* **39**(6): 1127–1135. doi: 10.1007/s00300-015-1761-5
- Lê S, Josse J, Husson F. 2008. FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis. *Journal of Statistical Software* **25**(1): 1–18. doi: 10.18637/jss.v025.i01
- LeBlanc M, Geoffroy M, Bouchard C, Gauthier S, Majewski A, Reist JD, Fortier L. 2019. Pelagic production and the recruitment of juvenile polar cod *Boreogadus saida* in Canadian Arctic seas. *Polar Biology (Arctic Gadids in a Changing Climate)*. doi: 10.1007/s00300-019-02565-6
- Lee H-W, Ban S, Ikeda T, Matsuishi T. 2003. Effect of temperature on development, growth and reproduction in the marine copepod *Pseudocalanus newmani* at satiating food condition. *Journal of Plankton Research* **25**(3): 261–271. doi: 10.1093/plankt/25.3.261
- Lee RF, Hagen W, Kattner G. 2006. Lipid storage in marine zooplankton. *Marine Ecology Progress Series* **307**: 273–306. doi: 10.3354/meps307273

- Legendre L, Michaud J. 1998. Flux of biogenic carbon in oceans:size-dependent regulation by pelagic food webs. *Mar Ecol Prog Ser* **164**: 1–11. doi: 10.3354/meps164001
- Leggett WC, Frank KT. 2008. Paradigms in fisheries oceanography. *Oceanography and Marine Biology* **46**(February): 331–363. doi: 10.1201/9781420065756.ch8
- Lesage V, Hammill MO, Kovacs KM. 2001. Marine mammals and the community structure of the Estuary and Gulf of St Lawrence, Canada: evidence from stable isotope analysis. *Marine Ecology Progress Series* **210**: 203–221. doi: 10.3354/meps210203
- Lewis KM, Dijken GL van, Arrigo KR. 2020. Changes in phytoplankton concentration now drive increased Arctic Ocean primary production. *Science* **369**(6500): 198–202. American Association for the Advancement of Science. doi: 10.1126/science.aay8380
- Lindley JA. 1998. Dry Weights, Carbon and Nitrogen Content of Decapod Larvae from the Plankton. *J Mar Biol Ass* **78**(1): 341–344. doi: 10.1017/S0025315400040121
- Lischka S, Hagen W. 2005. Life histories of the copepods *Pseudocalanus minutus*, *P. acuspes* (Calanoida) and *Oithona similis* (Cyclopoida) in the Arctic Kongsfjorden (Svalbard). *Polar Biol* **28**(12): 910–921. doi: 10.1007/s00300-005-0017-1
- Liu H, Hopcroft RR. 2008. Growth and development of *Pseudocalanus* spp. in the northern Gulf of Alaska. *Journal of Plankton Research* **30**(8): 923–935. doi: 10.1093/plankt/fbn046
- he Liu X, Ma L, yue Wang J, Wang Y, na Wang L. 2017. Navigable windows of the Northwest Passage. *Polar Science* **13**: 91–99. doi: 10.1016/j.polar.2017.02.001
- Lønne OJ, Gulliksen B. 1989. Size, age and diet of polar cod, *Boreogadus saida* (Lepechin 1773), in ice covered waters. *Polar Biol* **9**(3): 187–191. doi: 10.1007/BF00297174
- López-Urrutia Á, Acuña JL, Irigoien X, Harris R. 2003. Food limitation and growth in temperate epipelagic appendicularians (Tunicata). *Marine Ecology Progress Series* **252**: 143–157. doi: 10.3354/meps252143
- Macdonald RW, Paton DW, Carmack EC, Omstedt A. 1995. The freshwater budget and under-ice spreading of Mackenzie River water in the Canadian Beaufort Sea based on salinity and $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ measurements in water and ice. *Journal of Geophysical Research* **100**(C1): 895–919. doi: 10.1029/94JC02700
- Machuca IA. 2019. Circulation and upwelling in Mackenzie Canyon, a dynamically wide submarine canyon in the Beaufort Sea. University of British Columbia. doi: 10.14288/1.0378375
- Madsen SD, Nielsen TG, Hansen BW. 2008. Annual population development and production by small copepods in Disko Bay, western Greenland. *Mar Biol* **155**(1): 63–77. doi: 10.1007/s00227-008-1007-y
- Majewski AR, Walkusz W, Lynn BR, Atchison S, Eert J, Reist JD. 2016. Distribution and diet of demersal Arctic Cod, *Boreogadus saida*, in relation to habitat characteristics in the Canadian Beaufort Sea. *Polar Biology* **39**(6): 1087–1098. doi: 10.1007/s00300-015-1857-y
- Markus T, Stroeve JC, Miller J. 2009. Recent changes in Arctic sea ice melt onset, freezeup, and melt season length. *Journal of Geophysical Research: Oceans* **114**(12): C12024. doi: 10.1029/2009JC005436

- Marsh JM, Mueter FJ. 2020. Influences of temperature, predators, and competitors on polar cod (*Boreogadus saida*) at the southern margin of their distribution. *Polar Biol* **43**(8): 995–1014. doi: 10.1007/s00300-019-02575-4
- Matley JK, Fisk AT, Dick TA. 2013. The foraging ecology of Arctic cod (*Boreogadus saida*) during open water (July–August) in Allen Bay, Arctic Canada. *Marine Biology* **160**(11): 2993–3004. doi: 10.1007/s00227-013-2289-2
- Mauchline J. 1998. Chemical Composition. In: *The Biology of Calanoid Copepods*. Advances in Marine Biology. p. 710. Available at <https://www.elsevier.com/books/the-biology-of-calanoid-copepods/blaxter/978-0-12-026133-8>. Accessed 2021 Jan 20.
- Mecklenburg CW, Lynghammar A, Johannessen E, Byrkjedal I, Christiansen JS, Dolgov AV, Karamushko OV, Mecklenburg T, Møller PR, Steinkte D. 2018. Marine fishes of the Arctic region.
- Mecklenburg CW, Møller PR, Steinke D. 2011. Biodiversity of arctic marine fishes: taxonomy and zoogeography. *Mar Biodiv* **41**(1): 109–140. doi: 10.1007/s12526-010-0070-z
- Menden-Deuer S, Lessard EJ. 2000. Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton. *Limnology and Oceanography* **45**(3): 569–579. doi: <https://doi.org/10.4319/lo.2000.45.3.00569>
- Michaud J, Fortier L, Rowe P, Ramseier R. 1996. Feeding success and survivorship of Arctic cod larvae, *Boreogadus saida*, in the Northeast Water polynya (Greenland Sea). *Fisheries Oceanography* **5**(2): 120–135. doi: 10.1111/j.1365-2419.1996.tb00111.x
- Michel C, Ingram RG, Harris LR. 2006. Variability in oceanographic and ecological processes in the Canadian Arctic Archipelago. *Progress in Oceanography* **71**(2): 379–401. doi: 10.1016/j.pocean.2006.09.006
- Middlebrook K, Roff JC. 1986. Comparison of Methods for Estimating Annual Productivity of the Copepods *Acartia hudsonica* and *Eurytemora herdmani* in Passamaquoddy Bay, New Brunswick. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, in press. Available at <http://cdnsciencepub.com/doi/abs/10.1139/f86-079>. Accessed 2021 Jan 19.
- Møller EF, Nielsen TG. 2020. Borealization of Arctic zooplankton—smaller and less fat zooplankton species in Disko Bay, Western Greenland. *Limnology and Oceanography* **65**(6): 1175–1188. doi: <https://doi.org/10.1002/lno.11380>
- Mueter FJ, Nahrgang J, John Nelson R, Berge J. 2016. The ecology of gadid fishes in the circumpolar Arctic with a special emphasis on the polar cod (*Boreogadus saida*). *Polar Biol* **39**(6): 961–967. doi: 10.1007/s00300-016-1965-3
- Mumm N. 1991. Zur sommerlichen Verteilung des Mesozooplanktons im Nansen-Becken, Nordpolarmeer (On the summerly distribution of mesozooplankton in the Nansen Basin, Arctic Ocean). Bremerhaven, Germany: Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung. Berichte zur Polarforschung = Reports on Polar Research. doi: 10.2312/BzP_0092_1991
- Mumm N, Auel H, Hanssen H, Hagen W, Richter C, Hirche H-J. 1998. Breaking the ice: large-scale distribution of mesozooplankton after a decade of Arctic and transpolar cruises. *Polar Biol* **20**(3): 189–197. doi: 10.1007/s003000050295

- Nahrgang J, Storhaug E, Murzina SA, Delmas O, Nemova NN, Berge J. 2016. Aspects of reproductive biology of wild-caught polar cod (*Boreogadus saida*) from Svalbard waters. *Polar Biol* **39**(6): 1155–1164. doi: 10.1007/s00300-015-1837-2
- Nahrgang J, Varpe Ø, Korshunova E, Murzina S, Hallanger IG, Vieweg I, Berge J. 2014. Gender Specific Reproductive Strategies of an Arctic Key Species (*Boreogadus saida*) and Implications of Climate Change. MacKenzie BR, editor. *PLoS ONE* **9**(5): e98452. doi: 10.1371/journal.pone.0098452
- Nakano T, Matsuno K, Nishizawa B, Iwahara Y, Mitani Y, Yamamoto J, Sakurai Y, Watanuki Y. 2016. Diets and body condition of polar cod (*Boreogadus saida*) in the northern Bering Sea and Chukchi Sea. *Polar Biology* **39**(6): 1081–1086. doi: 10.1007/s00300-015-1769-x
- Nelson RJ, Bouchard C, Fortier L, Majewski AR, Reist JD, Præbel K, Madsen ML, Rose GA, Kessel ST, Divoky GJ. 2020 May 18. Circumpolar genetic population structure of polar cod, *Boreogadus saida*. *Polar Biol*, in press. doi: 10.1007/s00300-020-02660-z
- Nilsson PA, Brönmark C. 2000. Prey Vulnerability to a Gape-Size Limited Predator: Behavioural and Morphological Impacts on Northern Pike Piscivory. *Oikos* **88**(3): 539–546. [Nordic Society Oikos, Wiley].
- NSIDC. 2020. Sea Ice Index Data and Image Archive. National Snow and Ice Data Center. Available at https://nsidc.org/data/seacie_index/archives. Accessed 2021 May 20.
- Nunn AD, Tewson LH, Cowx IG. 2012. The foraging ecology of larval and juvenile fishes. *Rev Fish Biol Fisheries* **22**(2): 377–408. doi: 10.1007/s11160-011-9240-8
- Orlova EL, Dolgov AV, Rudneva GB, Oganin IA, Konstantinova LL. 2009. Trophic relations of capelin *Mallotus villosus* and polar cod *Boreogadus saida* in the Barents Sea as a factor of impact on the ecosystem. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* **56**(21): 2054–2067. doi: 10.1016/j.dsr2.2008.11.016
- Østerhus S, Turrell WR, Jónsson S, Hansen B. 2005. Measured volume, heat, and salt fluxes from the Atlantic to the Arctic Mediterranean. *Geophysical Research Letters* **32**(7). doi: <https://doi.org/10.1029/2004GL022188>
- Pedro S, Fisk AT, Ferguson SH, Hussey NE, Kessel ST, McKinney MA. 2020. Broad feeding niches of capelin and sand lance may overlap those of polar cod and other native fish in the eastern Canadian Arctic. *Polar Biol* **43**(11): 1707–1724. doi: 10.1007/s00300-020-02738-8
- Pepin P, Robert D, Bouchard C, Dower JF, Falardeau M, Fortier L, Jenkins GP, Leclerc V, Levesque K, Llopiz JK, et al. 2015. Once upon a larva: Revisiting the relationship between feeding success and growth in fish larvae. *ICES Journal of Marine Science* **72**(2): 359–373. doi: 10.1093/icesjms/fsu201
- Pettitt-Wade H, Loseto LL, Majewski A, Hussey NE. 2021. Cod movement ecology in a warming world: Circumpolar arctic gadids. *Fish and Fisheries* **22**(3): 562–591. doi: <https://doi.org/10.1111/faf.12536>
- Piepenburg D, Ambrose WG, Brandt A, Renaud PE, Ahrens MJ, Jensen P. 1997. Benthic community patterns reflect water column processes in the Northeast Water polynya (Greenland). *Journal of Marine Systems* **10**(1): 467–482. doi: 10.1016/S0924-7963(96)00050-4

- Ponomarenko VP. 1968. Some data on the distribution and migrations of polar cod in the seas of the Soviet Arctic. *Rapp PV Reun Cons Perm Int Explor Mer* **158**: 131–135.
- Provencher JF, Gaston AJ, O’Hara PD, Gilchrist HG. 2012. Seabird diet indicates changing Arctic marine communities in eastern Canada. *Marine Ecology Progress Series* **454**: 171–182. Inter-Research Science Center.
- Pyke GH. 1984. Optimal Foraging Theory: A Critical Review. *Annu Rev Ecol Syst* **15**(1): 523–575. doi: 10.1146/annurev.es.15.110184.002515
- R Core Team. 2019. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. Available at <https://www.R-project.org/>.
- Rass TS. 1968. Spawning and development of polar cod. *Rapports et Procès-Verbaux des Réunions du Conseil International pour l’Exploration de la Mer* **158**: 131:135.
- Renaud PE, Berge J, Varpe Ø, Lønne OJ, Nahrgang J, Ottesen C, Hallanger I. 2012. Is the poleward expansion by Atlantic cod and haddock threatening native polar cod, *Boreogadus saida*? *Polar Biol* **35**(3): 401–412. doi: 10.1007/s00300-011-1085-z
- Rideout RM, Tomkiewicz J. 2011. Skipped Spawning in Fishes: More Common than You Might Think. *Marine and Coastal Fisheries* **3**(1): 176–189. doi: <https://doi.org/10.1080/19425120.2011.556943>
- Ringuette M, Fortier L, Fortier M, Runge JA, Bélanger S, Larouche P, Weslawski J-M, Kwasniewski S. 2002. Advanced recruitment and accelerated population development in Arctic calanoid copepods of the North Water. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* **49**(22): 5081–5099. doi: 10.1016/S0967-0645(02)00179-0
- Roach AT, Aagaard K, Pease CH, Salo SA, Weingartner T, Pavlov V, Kulakov M. 1995. Direct measurements of transport and water properties through the Bering Strait. *Journal of Geophysical Research: Oceans* **100**(C9): 18443–18457. doi: <https://doi.org/10.1029/95JC01673>
- Rudels B, Jones EP, Schauer U, Eriksson P. 2004. Atlantic sources of the Arctic Ocean surface and halocline waters. *Polar Research* **23**(2): 181–208. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1751-8369.2004.tb00007.x>
- Ryan TE, Downie RA, Kloser RJ, Keith G. 2015. Reducing bias due to noise and attenuation in open-ocean echo integration data. *ICES Journal of Marine Science* **72**(8): 2482–2493. doi: 10.1093/icesjms/fsv121
- Sabatini M, Kiørboe T. 1994. Egg production, growth and development of the cyclopoid copepod *Oithona similis*. *Journal of Plankton Research* **16**(10): 1329–1351. doi: 10.1093/plankt/16.10.1329
- Saint-Béat B, Fath BD, Aubry C, Colombet J, Dinasquet J, Fortier L, Galindo V, Grondin P-L, Joux F, Lalande C, et al. 2020. Contrasting pelagic ecosystem functioning in eastern and western Baffin Bay revealed by trophic network modeling. Deming JW, Bowman J, editors. *Elementa: Science of the Anthropocene* **8**(1). doi: 10.1525/elementa.397
- Sakurai Y, Ishii K, Nakatani T, Yamaguchi H, Anma G, Jin M. 1998. 15. Reproductive Characteristics and Effects of Temperature and Salinity on the Development and Survival of Eggs and Larvae of Arctic Cod (*Boreogadus saida*). 14.

- Satapoomin S. 1999. Carbon content of some common tropical Andaman Sea copepods. *Journal of Plankton Research* **21**(11): 2117–2123. doi: 10.1093/plankt/21.11.2117
- Sato R, Tanaka Y, Ishimaru T. 2003. Species-specific house productivity of appendicularians. *Marine Ecology Progress Series* **259**: 10.
- Schneider W, Budéus G. 1994. The North East Water polynya (Greenland Sea). *Polar Biol* **14**(1): 1–9. doi: 10.1007/BF00240265
- Sirois P. 1999. Étude de la croissance et de la survie basée sur les caractéristiques individuelles des larves d'éperlan arc-en-ciel (*Osmerus mordax*) dans une zone estuarienne turbide. [Québec, Canada]: Université Laval.
- Søreide JE, Falk-Petersen S, Hegseth EN, Hop H, Carroll ML, Hobson KA, Blachowiak-Samolyk K. 2008. Seasonal feeding strategies of Calanus in the high-Arctic Svalbard region. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* **55**(20): 2225–2244. doi: 10.1016/j.dsr2.2008.05.024
- Søreide JE, Hop H, Carroll ML, Falk-Petersen S, Hegseth EN. 2006. Seasonal food web structures and sympagic–pelagic coupling in the European Arctic revealed by stable isotopes and a two-source food web model. *Progress in Oceanography* **71**(1): 59–87. doi: 10.1016/j.pocean.2006.06.001
- Søreide JE, Leu EVA, Berge Jø, Graeve M, Falk-Petersen S. 2010. Timing of blooms, algal food quality and *Calanus glacialis* reproduction and growth in a changing Arctic. *Global Change Biology* **16**(11): 3154–3163. doi: 10.1111/j.1365-2486.2010.02175.x
- Spencer ML, Vestfals CD, Mueter FJ, Laurel BJ. 2020. Ontogenetic changes in the buoyancy and salinity tolerance of eggs and larvae of polar cod (*Boreogadus saida*) and other gadids. *Polar Biol*, in press. doi: 10.1007/s00300-020-02620-7
- Stirling I. 1980. The Biological Importance of Polynyas in the Canadian Arctic. *Arctic* **33**(2): 303–315. doi: 10.14430/arctic2563
- Stroeve JC, Markus T, Boisvert L, Miller J, Barrett A. 2014. Changes in Arctic melt season and implications for sea ice loss. *Geophysical Research Letters* **41**(4): 1216–1225. doi: <https://doi.org/10.1002/2013GL058951>
- Stroeve JC, Serreze MC, Holland MM, Kay JE, Malanik J, Barrett AP. 2012. The Arctic's rapidly shrinking sea ice cover: a research synthesis. *Climatic Change* **110**(3–4): 1005–1027. doi: 10.1007/s10584-011-0101-1
- Tang CCL, Ross CK, Yao T, Petrie B, DeTracey BM, Dunlap E. 2004. The circulation, water masses and sea-ice of Baffin Bay. *Progress in Oceanography* **63**(4): 183–228. doi: 10.1016/j.pocean.2004.09.005
- Tremblay J-É, Anderson LG, Matrai P, Coupel P, Bélanger S, Michel C, Reigstad M. 2015. Global and regional drivers of nutrient supply, primary production and CO₂ drawdown in the changing Arctic Ocean. *Progress in Oceanography* **139**: 171–196. doi: 10.1016/j.pocean.2015.08.009
- Tremblay J-É, Bélanger S, Barber DG, Asplin M, Martin J, Darnis G, Fortier L, Gratton Y, Link H, Archambault P, et al. 2011. Climate forcing multiplies biological productivity in the coastal Arctic Ocean. *Geophysical Research Letters* **38**(18). doi: 10.1029/2011GL048825

- Tremblay J-É, Michel C, Hobson KA, Gosselin M, Price NM. 2006. Bloom dynamics in early opening waters of the Arctic Ocean. *Limnology and Oceanography* **51**(2): 900–912. doi: 10.4319/lo.2006.51.2.0900
- Urban MC. 2007. The Growth–Predation Risk Trade-Off Under a Growing Gape-Limited Predation Threat. *Ecology* **88**(10): 2587–2597. doi: <https://doi.org/10.1890/06-1946.1>
- Uye S. 1982. Length-weight relationships of important zooplankton from the Inland Sea of Japan. *Journal of the Oceanographical Society of Japan* **38**(3): 149–158. doi: 10.1007/BF02110286
- Vihtakari M, Welcker J, Moe B, Chastel O, Tartu S, Hop H, Bech C, Descamps S, Gabrielsen GW. 2018. Black-legged kittiwakes as messengers of Atlantification in the Arctic. *Scientific Reports* **8**(1): 1178. Nature Publishing Group. doi: 10.1038/s41598-017-19118-8
- Vinogradov ME. 1997. Some Problems of Vertical Distribution of Meso- and Macroplankton in the Ocean. In: Blaxter JHS, Southward AJ, Gebruk AV, Southward EC, Tyler PA, editors. *Advances in Marine Biology*. Academic Press. p. 1–92. doi: 10.1016/S0065-2881(08)60015-2
- Ward AJW, Webster MM, Hart PJB. 2006. Intraspecific food competition in fishes. *Fish and Fisheries* **7**(4): 231–261. doi: 10.1111/j.1467-2979.2006.00224.x
- Wassmann P, Peinert R, Smetacek V. 1991. Patterns of production and sedimentation in the boreal and polar Northeast Atlantic. *Polar Research* **10**(1): 209–228. doi: 10.3402/polar.v10i1.6740
- Wassmann P, Reigstad M. 2011. Future Arctic Ocean Seasonal Ice Zones and Implications for Pelagic-Benthic Coupling. *Oceanog* **24**(3): 220–231. doi: 10.5670/oceanog.2011.74
- Welch HE, Bergmann MA, Siford TD, Martin KA, Curtis MF, Crawford RE, Conover RJ, Hop H. 1992. Energy flow through the marine ecosystem of the Lancaster Sound region, Arctic Canada. *Arctic* **45**(4): 343–357.

Annexe 1. Tableaux d'AIC

Table A1. Results of AIC stepwise approach for model selection of feeding success relationship with individual's characteristics and environmental variables.

Step ID from step() function	Fixed effect added	AIC
Step 1 (null model)	1	-521
Step 2	Zooplankton abundance	-570
Step 3	Standard length	-590

Table A2. Results of AIC stepwise approach for model selection of feeding success relationship with prey type counts in diet. Unless stated as nauplii, copepod taxa are referred to as copepodites.

Step ID from step() function	Fixed effect added	AIC
Step 1 (null model)	1	-521
Step 2	Calanus sp. nauplii	-593
Step 3	Other <i>Calanus</i> spp.	-659
Step 4	<i>C. glacialis</i>	-668
Step 5	Eggs	-675
Step 6	Cyclopoidae	-688
Step 7	<i>Pseudocalanus</i> spp.	-691
Step 8	Other copepods	-693