



Réserves de carbone organique nouvellement révélées dans la glace des lacs nordiques

Elise Imbeau

**Mémoire présenté à l'Université du Québec à Chicoutimi en vue de l'obtention du grade de
Maîtrise (M. Sc.) en ressources renouvelables**

Québec, Canada

© Elise Imbeau, 2019

RÉSUMÉ

Au cours des dernières décennies, le réchauffement climatique a entraîné des réductions importantes de l'épaisseur et de la durée du couvert de glace des lacs et des rivières à travers le monde. Considérant que près de 50% des lacs du monde sont couverts de glace de façon saisonnière, il y a un évident besoin de mener des recherches sur les écosystèmes de glace afin de pouvoir prédire les effets de la perte du couvert de glace sur l'écologie et la productivité des lacs. Malgré l'attention croissante portée à l'écologie hivernale, seulement 2% de la littérature revue par les pairs sur l'écologie des lacs comprend l'étude de processus sous glace.

Ce projet de maîtrise vise à i) mesurer la répartition de la biomasse algale entre la glace et l'eau pour étudier la glace de lac en tant qu'habitat pour les algues et autres micro-organismes qui pourraient contribuer à la productivité de l'écosystème des lacs, ii) comparer les fractions dissoutes et particulaires de matière organique dans la glace et l'eau pour évaluer comment le carbone et les nutriments sont stockés dans la glace des lacs, iii) caractériser la source de carbone dans la glace et iv) évaluer la façon dont la matière organique est répartie entre la glace et l'eau au cours de la saison. Pour atteindre ces objectifs, nous avons échantillonné la glace et l'eau de 16 lacs boréaux et arctiques qui couvraient un large gradient latitudinal, de la forêt boréale à 48°N au désert polaire à 83°N.

Nos résultats montrent qu'il y avait de la chl-*a* dans toute la glace des lacs que nous avons échantillonnée, ce qui suggère que les algues de glace d'eau douce ne sont peut-être pas aussi rares qu'on ne le pensait auparavant. Dans les lacs boréaux du Saguenay, la glace contenait beaucoup plus de chl-*a* que l'eau sous-jacente. Tous les échantillons de glace contenaient à la fois du carbone organique particulaire et dissous et leur concentration variait différemment entre la glace et l'eau pour différentes variables. Nous avons également mesuré des sources de carbone totalement différentes dans la glace et l'eau sous-jacente, la glace contenant des proportions plus élevées d'acides gras terrestres, indiquant une importante source allochtone de carbone. Enfin, ce mémoire rapporte des tendances saisonnières intéressantes. Dans le lac boréal Simoncouche (Saguenay, QC), nous avons mesuré, au cours de l'hiver et à mesure que la couverture de glace gagnait en épaisseur, une diminution de la concentration de COD dans la glace, soutenant l'exclusion de COD pendant la formation de la glace, alors que les propriétés dissoutes et particulaires de la glace et de l'eau du lac arctique Greiner (Cambridge Bay, NU) ne semblaient pas beaucoup fluctuer pendant l'hiver.

L'hiver est la saison la plus inexplorée en écologie, en particulier pour les écosystèmes recouverts de glace. Nos résultats montrent que la glace forme une importante réserve de carbone organique dans les lacs nordiques. Toute la matière organique accumulée dans la glace pourrait potentiellement être transformée physiquement et par les bactéries présentes dans la glace en hiver en particules plus petites, disponibles pour les organismes lorsque la glace fond au printemps. Ce rejet de matière accumulée dans la glace pourrait également augmenter à l'avenir, à mesure que les pluies hivernales et le ruissellement associé du bassin versant augmenteront dans les régions boréales, et que le sol gelé en permanence, le pergélisol, continue de dégeler en Arctique, exposant de nouveaux sols et du carbone organique à l'effet du vent.

ABSTRACT

Over the last decades, global warming has led to significant reductions in the thickness and duration of lake and river ice cover worldwide. Considering that nearly 50% of the world's lakes are seasonally covered with ice, there is an urgent need to evaluate the impacts of the loss of this ice cover on the ecology and productivity of lakes. Despite the increasing attention to winter ecology, only 2% of the peer-reviewed literature on lake ecology includes under-ice processes.

This M.Sc. project aimed i) to measure the partitioning of algal biomass between ice and water and thereby study lake ice as a habitat for algal and other microorganisms that could contribute to lake ecosystem productivity, ii) to compare the dissolved and particulate fractions of organic matter within the ice and the water to evaluate how carbon and nutrients are stored in lake ice, iii) to characterize the carbon source within the ice and iv) to evaluate how the organic matter is distributed among the ice and water throughout the season. To address these objectives, we sampled the ice and water column of 16 northern lakes that covered a broad latitudinal range, from boreal forest at 48°N to Arctic polar desert at 83°N.

Our results show that there was chl-*a* in all the lake ice we sampled, suggesting that freshwater ice algae may not be as rare as previously thought. In boreal lakes of Saguenay, the ice had significantly more chl-*a* than the underlying water. All ice samples contained both particulate and dissolved organic carbon, and the concentrations varied differently between ice and water for different variables. We also measured different carbon sources in the ice and the underlying water, the ice containing higher terrestrial fatty acid proportions, indicating a large allochthonous source of carbon. Finally, this study identified contrasting seasonal patterns. In the boreal Lake Simoncouche (Saguenay, QC), we measured, over the winter and as the ice cover gained in thickness, a decrease of DOC concentration in the ice, indicating DOC exclusion during ice formation. In Arctic Greiner Lake (Cambridge Bay, NU), the dissolved and particulate properties of the ice and water appeared to show little fluctuation during the winter.

Winter is the most unexplored season in ecology, especially for ice-covered ecosystems. Our results show that the ice forms a large reserve of organic carbon in northern lakes. All of the organic material accumulated in the ice could potentially be transformed physically and biologically (by bacteria present in the ice in winter) into smaller particles, available to organisms when the ice melts in the spring. This accumulated material release from the ice may also increase in the future, as winter rain events and associated runoff from the catchment increase in the boreal regions, and as the permanently frozen ground, permafrost, continues to thaw in the Arctic, exposing new ground to wind that may transport organic carbon to the lake ice.

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ.....	i
ABSTRACT	ii
TABLE DES MATIÈRES.....	iii
LISTE DES TABLEAUX.....	v
LISTE DES FIGURES.....	vi
LISTE DES SIGLES ET ABRÉVIATIONS.....	viii
REMERCIEMENTS.....	ix
INTRODUCTION.....	1
CHAPITRE 1 : INTRODUCTION.....	2
1.1 LA CRYOSPHERE : ENSEMBLE D’HABITATS COLONISES PAR LES MICRO-ORGANISMES.....	2
1.2 L’ECOLOGIE D’EAU DOUCE HIVERNALE MECONNUE.....	5
1.3 IMPORTANCE DE L’ETUDE DE LA GLACE D’EAU DOUCE.....	6
1.4 ÉVIDENCES DE LA PRESENCE D’ALGUES DE GLACE D’EAU DOUCE.....	7
1.5 MATIÈRE ORGANIQUE DANS LES LACS.....	9
1.6 OBJECTIFS ET HYPOTHÈSES.....	10
1.7 METHODES.....	12
1.7.1 SITES D’ETUDE.....	12
1.7.2 ÉCHANTILLONNAGE.....	14
1.7.3 ANALYSES STATISTIQUES.....	16
CHAPITRE 2: BIOGEOCHEMICAL AND BIOLOGICAL ANALYSES OF LAKE ICE REVEAL HIDDEN STORES OF ORGANIC CARBON IN NORTHERN LAKES.....	18
2.1 INTRODUCTION.....	18
2.2 METHODS.....	21
2.2.1 STUDY SITES.....	21
2.2.2 WATER AND ICE SAMPLING.....	23
2.2.3 ALGAL BIOMASS AND COMMUNITY CHARACTERIZATION.....	25
2.2.4 CHEMICAL ANALYSES.....	26
2.2.5 CARBON CHARACTERIZATION.....	26
2.2.6 FATTY ACID ANALYSES.....	28
2.2.7 DATA ANALYSIS.....	29

2.3 RESULTS.....	30
2.4 DISCUSSION.....	45
2.4.1 CHL-A WITHIN THE ICE.....	45
2.4.2 ORGANIC CARBON IN LAKE ICE.....	48
2.4.3 SEASONALITY CHANGES	50
2.5 CONCLUSION.....	52
CHAPITRE 3 : CONCLUSION	53
LISTE DE RÉFÉRENCES.....	56
ANNEXES	64

LISTE DES TABLEAUX

Table 1. Lake characteristics in Saguenay (N=11), Cambridge Bay (N=6) and Ward Hunt (N=2) regions. For detailed information about each lake, see Table A7.	23
Table 2. Biovolume ($\mu\text{L/L}$) of phytoplankton by taxon for water and ice of Lake Simoncouche (Saguenay, QC) at different dates (12-01-2018, 01-03-2018, 13-04-2018), Allen Lake (Saguenay, QC) and Greiner Lake (Cambridge Bay, NU).	33
Table 3. Summary of PER-ANOVAs showing the difference between water or ice in each region (SAG, CB and WH) for (a) DOC concentration (mg/L), (b) specific ultraviolet absorbance at 254 nm (SUVA), (c) SRP concentration ($\mu\text{g/L}$), (d) absorption coefficient at 320 nm (m^{-1}), (e) NO_3^- concentration (mg/L), (f) percentage of protein-like compounds, (g) DW concentration (mg/L), (h) chl- <i>a</i> concentration ($\mu\text{g/L}$), (i) total FAME concentration ($\mu\text{g/L}$), (j) algal FA concentration ($\mu\text{g/L}$), (k) terrestrial FA concentration ($\mu\text{g/L}$), and (l) bacterial FA concentration ($\mu\text{g/L}$). Significant values are shown in bold.	36
Table 4. Summary of PER-MANOVAs (with 999 permutations) showing the effects of region (Reg; SAG, CB, WH) and compartment (Co; ice, water) on the multivariate structure of dissolved and particulate properties (see Methods). Significant results are shown in bold.	38
Tableau A1. Ice sampling laboratory manipulations summary table for the total ice core, ice separated parts (interfaces and top parts) and the under-ice water column.	64
Tableau A2. Sampled lake information.	65
Tableau A3. Spectral characteristics of the four components validated by PARAFAC modeling, number of matches in OpenFluor (minimum similarity of 0.95), assignment source and common origin according literature. Number in brackets refers to the secondary peak of excitation.	68
Tableau A4. CDOM parameters and PARAFAC compounds of water and ice from Saguenay (N=11), Cambridge Bay (N=6), Ward Hunt Lake (N=1) and Thores Lake (N=1) areas. Ice values are from the total ice cores. Values are means \pm standard deviation for each area and sample form (water or ice). Results for Cambridge Bay area combine October and April data. N is the number of lakes and n is the number of samples. Abbreviations are in the text.	69
Tableau A5. Summary of SIMPER (percentage of similarity) of three variables that contribute most to the cumulative distances between a) compartments ice and water, b) regions SAG and CB and c) regions SAG and WH. Av. val.: average value; Av. diss.: average dissimilarity; Diss/SD: dissimilarity divided by standard deviation; Contrib.%: percentage of contribution; Cum.%: cumulated percentage of contribution. Abbreviations are defined in the text.	70

LISTE DES FIGURES

- Fig. 1** Comparaison entre les structures de la glace de mer et de la glace d'eau douce. La glace de mer contient des canaux de saumure que la glace d'eau douce ne possède pas. 5
- Fig. 2** Concentration de chl-*a* ($\mu\text{g/L}$) mesurée dans différentes sections de glace (1 à 6; 35 cm, 40 cm, 5 cm, 5 cm, 5 cm, 2 cm) et dans l'eau sous la glace du lac Simoncouche (Saguenay, Qc), le 31 mars 2017. 9
- Fig. 3** Sites d'étude: Saguenay (48°N , 71°W), Cambridge Bay (69°N , 105°W) et les îles d'Ellesmere et de Ward Hunt (83°N , 74°W). 13
- Fig. 4** Carottes de glace échantillonnées pour chaque lac: 1 à 3 carottes de glace pour les analyses de la carotte de glace totale et 3 carottes de glace séparées en différentes sections pour les analyses séparées de l'interface eau-glace et des sections supérieures (1 à 5). 15
- Fig. 5** In Cambridge Bay (NU) and Ellesmere and Ward Hunt Islands (NU), the ice was dense throughout the thickness of the ice core (**A**). In Saguenay (QC), the ice cores consisted of several sections of different densities. The water-ice interface comprised about 10 cm of very dense ice, the rest of the core collapsed into several dense ice discs separated from much more porous ice containing air bubbles, snow, slush and sometimes water (**B**). 22
- Fig. 6** Ice cores sampled for each lake: One to three ice cores for the total ice core analyze and 3 sub-sectioned ice cores for water-ice interface and upper layers (1 to 5 top parts) separated analyzes. The ice was sampled using a 9 cm diameter Mark II ice corer (Kovacs Enterprise, Lebandon, NH, USA). 24
- Fig. 7** Particulate fraction properties of the water and ice at Saguenay (N=11), Cambridge Bay (N=3) and Ward Hunt (N=2) areas. (**A**) dry weight concentration (mg/L), (**B**) chl-*a* concentration ($\mu\text{g/L}$), (**C**) total FAME concentration ($\mu\text{g/L}$), (**D**) algal FA concentration ($\mu\text{g/L}$), (**E**) terrestrial FA concentration ($\mu\text{g/L}$) and (**F**) bacterial FA concentration ($\mu\text{g/L}$) of the water (dark gray bars) and ice (pale gray bars). Ice values are from the total ice cores. Values are means \pm standard error. N is the number of lakes. Letters above bars indicate the statistically significant differences between ice and water within each region. 32
- Fig. 8** Dissolved fraction properties of the water and ice at Saguenay (N=11), Cambridge Bay (N=3) and Ward Hunt (N=2) areas. (**A**) DOC concentration (mg/L), (**B**) specific ultraviolet absorbance of the dissolved organic carbon (DOC) at 254 nm (SUVA), (**C**) SRP concentration ($\mu\text{g/L}$), (**D**) CDOM absorption coefficient at 320 nm (m^{-1}), (**E**) nitrate (NO_3) concentration (mg/L) and (**F**) percentage of protein-like compounds of the water (dark gray bars) and ice (pale gray bars). Ice values are from the total ice cores. Values are means \pm standard error. N is the number of lakes. Letters above bars indicate the statistically significant differences between ice and water within each region. 35
- Fig. 9** Non-metric multidimensional scaling (nMDS) plot of dissolved and particulate fractions properties of water (filled symbols) and ice (empty symbols) at Saguenay (SAG; squares), Cambridge Bay (CB; triangles) and Ward Hunt regions (CB; circles). Data were log transformed and standardized (stress 0.16). Abbreviations are defined in the text. 37

Fig. 10 Fatty acid composition (bacterial, terrestrial and algal compounds) of the water and ice of Saguenay (N=11), Cambridge Bay (N=3) and Ward Hunt (N=2) areas. N is the number of lakes. . 38

Fig. 11 Seasonal changes in (A) DOC concentration (mg/L), (B) CDOM absorption coefficient at 320 nm (m^{-1}) and (C) percentage of protein-like compounds in the water (dark gray squares) and ice (pale gray dots) of Saguenay region from September 2017 to May 2018. Ice values are from the total ice cores. Values are means \pm standard error. The ice cover period was from 12 November 2017 to 11 May 2018 and is shown as the grey area. 40

Fig. 12 Seasonal changes in (A) chl-*a* concentration ($\mu g/L$), (B) dry weight concentration (mg/L), (C) algal FA concentration ($\mu g/L$) and (D) terrestrial FA concentration ($\mu g/L$) of the water (dark gray squares) and ice (pale gray dots) of Saguenay region from September 2017 to May 2018. Ice values are from the total ice cores. Values are means \pm standard error. The ice cover period was from 12 November 2017 to 11 May 2018 and is shown as the grey area. 41

Fig. 13 Seasonal changes in (A) DOC concentration (mg/L), (B) CDOM absorption coefficient at 320 nm (m^{-1}) and (C) percentage of protein-like compounds of the water (dark gray squares) and ice (pale gray dots) of Cambridge Bay region in November (N=6), April (N=3) and June (N=1). Ice values are from the total ice cores. Values are means \pm standard error. N is the number of lakes. No chl-*a* and fatty acids were measured in ice in November..... 42

Fig. 14 Seasonal changes in (A) chl-*a* concentration ($\mu g/L$), (B) dry weight concentration (mg/L), (C) algal FA concentration ($\mu g/L$) and (D) terrestrial FA concentration ($\mu g/L$) of the water (dark gray squares) and ice (pale gray dots) of Cambridge Bay region in November (N=6), April (N=3) and June (N=1). Ice values are from the total ice cores. Values are means \pm standard error. N is the number of lakes. No chl-*a* and fatty acids were measured in ice in November..... 43

Fig. 15 Seasonal changes in Photosynthetically Active Radiation (PAR) ($\mu Mol/m^2/s$) and ice cover thickness (cm) in boreal lakes Simoncouche (Saguenay, QC) from October 19th, 2017 to August 23th, 2018, Allen (Saguenay, QC) from December 5th, 2017 to September 9th, 2018 and ELB (Saguenay, QC) from February 10th, 2018 to September 9th, 2018. Data were recorded every 30 minutes with a Ruskin RBR Maestro. The different level of PAR in summer among the three lakes is due to differences in DOC concentration (6.1, 4.3 and 10.2 mg/L). 44

Fig. 16 Seasonal changes in Photosynthetically Active Radiation (PAR) ($\mu Mol/m^2/s$) and ice cover thickness (cm) in Arctic Greiner Lake (Cambridge Bay, NU) from September 5th, 2018 to July 15th, 2019. Data were recorded every 30 minutes with a Ruskin RBR Maestro. 45

Fig. 17 Dissolved and particulate organic carbon spring inputs in Lake Simoncouche (Saguenay, QC) from inlet and ice cover. Data from Grosbois *et al.* (2019). 50

Fig. A1. Split-half validation of the 6 splits in the 4 component PARAFAC model..... 66

Fig. A2. Fluorescence signatures of the 4 components identified by the PARAFAC model..... 67

LISTE DES SIGLES ET ABRÉVIATIONS

A₃₂₀	Coefficient d'absorption à 320 nm
CB	Cambridge Bay
Chl-<i>a</i>	Chlorophylle- <i>a</i>
COD (FR) DOC (ANG)	Carbone organique dissous
COP (FR) POC (ANG)	Carbone organique particulaire
DW	Poids sec
FA	Acide gras
FAME	Acide gras méthyl ester
MOD (FR) DOM (ANG)	Matière organique dissoute
MOP (FR) POM (ANG)	Matière organique particulaire
MODC (FR) CDOM (ANG)	Matière organique dissoute colorée
NO₂⁻	Nitrite
NO₃⁻	Nitrate
NT (FR) TN (ANG)	Azote total non filtré
PAR	Radiation photosynthétiquement active
PRS (FR) SRP (ANG)	Phosphore réactif soluble
PT (FR) TP (ANG)	Phosphore total non filtré
SAG	Saguenay
SIM	Simoncouche
SUVA	Absorbance spécifique des ultraviolets à 254 nm
WH	Ward Hunt

REMERCIEMENTS

Je tiens à exprimer toute ma reconnaissance à ma directrice de mémoire, Mme Milla Rautio, pour le partage de sa passion et de son amour de la recherche nordique, pour son encadrement et soutien constant ainsi que pour son écoute humaine et rassurante. Je remercie également mon co-superviseur Warwick F. Vincent pour ses précieuses idées et réflexions qui ont bonifié mon projet tout au long de sa réalisation. Une mention est également nécessaire pour tous les membres du laboratoire qui m'ont accompagnée au cours de ce projet. Pour leur partage de réflexions sur le modèle d'étude, leurs commentaires constructifs, leur aide avec les analyses statistiques et en laboratoire ainsi que pour la rédaction, j'aimerais remercier notamment Maxime Wauthy, Guillaume Grosbois, Pénélope Blackburn, Crysta Rhainds, Balla Sylla, Mathieu Cusson et Paola Ayala Borda.

J'aimerais également souligner combien j'ai été choyée face à toute l'aide à l'échantillonnage que j'ai reçue. De tous les braves qui ont affronté le froid, les flocons mitraillant les yeux et les chaussettes mouillées, j'aimerais dire merci à mon père, Roger Imbeau, pour sa précieuse aide lors de la campagne d'échantillonnage au Saguenay ainsi qu'à tous ceux et celles qui m'ont accompagnée sur les lacs boréaux et arctiques, notamment Sarah Amaudrut, Daniel Gendron, Johann Wagner, Junior Tikhak, Allen Kanayok, Jasmin Tiktalek, Aili Pederson, Angulalik Pederson, Denis Sarrasin, Catherine Girard et Alexander Culley.

Évidemment, la réalisation d'un premier projet d'une telle ampleur n'aurait pu être possible sans le précieux support de mon entourage. Un merci des plus chaleureux à mon amoureux, Gabriel Ferland, papa et maman ainsi qu'à deux humains merveilleux et bienveillants, Guillaume Grosbois et Catherine Girard.

J'aimerais finalement souligner le support financier et logistique de la Fondation W. Garfield Weston, le programme de formation FONCER en écologie lacustre et fluviale (ÉcoLac), le Groupe de recherche interuniversitaire en limnologie (GRIL), le Centre d'études nordiques (CEN), la Chaire de recherche du Canada en écologie aquatique boréale et polaire, la Fondation canadienne pour l'innovation (FCI) et Savoir polaire Canada.

INTRODUCTION

Le Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (GIEC, 2019) a rapporté qu'au cours des dernières décennies, le réchauffement climatique planétaire a entraîné un rétrécissement généralisé de l'ensemble de la cryosphère, soit les portions de la surface de la Terre où l'eau est sous forme solide. La cryosphère joue un rôle majeur dans le système climatique global. Ces pertes d'habitats de glace ont affecté l'abondance et la répartition d'espèces végétales et animales présentant des intérêts écologique, culturel et économique, en plus d'affecter des processus écologiques et le fonctionnement global de ces écosystèmes (Pörtner *et al.* 2019). Les effets du changement climatique ont créé un sentiment d'urgence envers l'étude des habitats de glace. Ce mémoire porte sur un de ces habitats de glace qui a reçu très peu d'attention jusqu'à présent, la glace des lacs.

Dans ce chapitre d'introduction (Chapitre 1. Introduction), les sujets traités sont les suivants : une description de la cryosphère en tant qu'ensemble d'habitats colonisés par les micro-organismes, l'état des connaissances actuelles limitées de l'écologie d'eau douce hivernale, l'importance de l'étude de la glace d'eau douce ainsi que la présentation d'évidences de la présence d'algues de glace d'eau douce. À la suite de ces concepts suivront les objectifs et hypothèses de ma recherche ainsi que la description des méthodes employées (sites d'étude, échantillonnage, analyses statistiques). Le second chapitre de ce mémoire (Chapitre 2. Biogeochemical and biological analyses of lake ice reveal hidden stores of organic carbon in northern lakes) présente les résultats de la recherche sous le format d'un article scientifique. Ce chapitre est rédigé en anglais. Le dernier chapitre (Chapitre 3. Conclusion) porte sur les conclusions générales de la recherche.

CHAPITRE 1

INTRODUCTION

1.1 LA CRYOSPHERE : ENSEMBLE D'HABITATS COLONISES PAR LES MICRO-ORGANISMES

La portion de la surface de la Terre où l'eau est sous forme solide pour une durée minimale d'un mois par année est définie comme la cryosphère (Fountain *et al.* 2012; Melnikov *et al.* 2018). La cryosphère couvre 20% de la surface de la Terre (Fountain *et al.* 2012) et joue un rôle majeur dans le système climatique global (Vaughan *et al.* 2013; Melnikov *et al.* 2018). Les formes solides de l'eau comprennent la neige, la glace des lacs et rivières, la glace de mer, les glaciers, les calottes glaciaires, les plateformes de glace et le permafrost (Vaughan *et al.* 2013). L'ensemble de la cryosphère influence le bilan d'énergie de surface, le cycle de l'eau, la productivité primaire, les échanges de gaz de surface et le niveau de la mer (Vaughan *et al.* 2013).

Contrairement à ce qui est communément pensé, la vie peut exister dans les habitats à températures négatives de la cryosphère (Melnikov *et al.* 2018). Même si l'eau sous forme de neige ou de glace ne peut être utilisée pour les processus cellulaires essentiels à la vie, la majorité des habitats de la cryosphère ont des pores contenant de l'eau liquide (Boetius *et al.* 2015). Cette eau liquide assure le transport des nutriments et des déchets métaboliques (Möhlmann 2009). La présence de micro-organismes a été montrée, dans la dernière décennie, dans l'ensemble des habitats cryosphériques (Boetius *et al.* 2015).

Les températures froides sont un défi pour les micro-organismes. Les températures sous 0°C ralentissent les taux de réaction cellulaire (Boetius *et al.* 2015). En présence d'eau, dans ces conditions de gel, la formation de cristaux de glace peut aussi représenter un danger, en raison de leurs bords tranchants qui peuvent briser les membranes cellulaires (Boetius *et al.* 2015). Les

organismes qui font face à des conditions environnementales extrêmes résistants au gel dépendent de différentes adaptations nécessaires à leur survie, comme la dormance, l'accumulation de réserves d'énergie et l'état réversible d'activité métabolique réduite (Fryxell 1983; Lennon et Jones 2011; Grosbois et Rautio 2018). De nombreux micro-organismes ne font pas que survivre, mais se développent à des températures négatives (Melnikov *et al.* 2018). Ces micro-organismes indigènes aux environnements froids, appelés psychrophiles, sont spécifiquement adaptés au froid. Leur nom signifie littéralement « qui aime le froid » (Feller et Gerday 2003; Cavicchioli 2016). Certains organismes possèdent des lipides et des enzymes qui conservent une flexibilité physique dans les membranes cellulaires (Feller et Gerday 2003), ou produisent des protéines antigel cryo- et osmo-protectrices et des substances polymères extracellulaires (SPE) qui modifient la structure physique de l'environnement immédiat (Krembs *et al.* 2011; Stibal *et al.* 2012).

Un des habitats cryosphérique très bien documenté est la glace de mer, qui couvre 10% de la surface de la Terre (Staley et Gosink 1999). La glace de mer est une portion saisonnière de la cryosphère, comme elle se forme en hiver et se brise avec le réchauffement de l'été (Staley et Gosink 1999). Quand la température de l'eau diminue, les cristaux de glace commencent à se former autour de $-1,8^{\circ}\text{C}$, soit le point de congélation de l'eau de mer à une salinité de 35 ‰ (Staley et Gosink 1999). Au cours de la formation de la glace, presque tous les sels sont exclus des cristaux et sont concentrés (Staley et Gosink 1999; Price 2007). L'exclusion des sels crée des canaux remplis de liquide de haute salinité qui prévient le gel, même à de très basses températures (Price 2007). Ces canaux, appelés canaux de saumure, maintiennent une portion de l'eau sous forme liquide dans la glace durant l'hiver où les températures sont sous le point de congélation (Duval *et al.* 1999; Stibal et Elster 2005; Goss et Jakob 2010; Stibal *et al.* 2012).

Dû à ces canaux de saumure, la glace de mer fournit une large gamme de micro-environnements qui varient selon la température, la salinité, la concentration de nutriments et l'éclairement à travers la structure de la glace (Staley et Gosink 1999). L'eau de saumure capturée dans la structure de la glace varie largement en salinité, allant de 24‰, ce qui excède le point de saturation de certains sels de mer, à environ 0,05‰, ce qui est presque la valeur de l'eau douce (Boetius *et al.* 2015). La température à travers le couvert de glace varie également beaucoup. La température de la partie supérieure, soit à l'interface air-glace, est proche de celle de l'air, qui est froide et varie beaucoup, alors que la température de la partie inférieure, à l'interface eau-glace, est plus stable à environ -2° C (Staley et Gosink 1999). Les canaux du couvert de glace, qui peut atteindre plusieurs mètres d'épaisseur dans certaines régions arctiques, sont habités par une communauté unique dominée par des micro-organismes, dont les algues de glace (Horner *et al.* 1992; Staley et Gosink 1999; Arrigo et Thomas 2004; Vincent 2004; Boetius *et al.* 2015). Dans la communauté retrouvée au sein de la glace de mer, les producteurs primaires sont principalement des diatomées, mais les protozoaires, les bactéries, les champignons et les invertébrés sont également abondants (Staley et Gosink 1999). Lorsque la lumière peut pénétrer la glace, principalement au printemps et au début de l'été, les canaux de saumure sont dominés par des organismes photosynthétiques, principalement des diatomées de glace de mer, comme *Fragilariopsis cylindrus*, *Nitzschia frigida* (bipolaire) et *Melosira arctica* (arctique) (Arrigo 2014). Les algues de glace de mer jouent un rôle majeur dans l'écosystème marin. Pendant la période ensoleillée où le couvert de glace est présent, la communauté de glace autotrophe, par sa biomasse et sa productivité, nourrit les communautés à l'intérieur et sous la glace (Underwood *et al.* 2013). En fait, dans le réseau trophique de l'océan Arctique central, le régime alimentaire des animaux qui vivent sous la glace de mer est constitué de 60 à 90% d'algues de glace (Kohlbach *et al.* 2016). Lorsque la glace fond, les algues de glace de mer coulent et nourrissent les communautés pélagiques, où 20 à 50% de l'énergie de diète des espèces pélagiques provient des algues de glace et benthiques (Boetius *et al.*

2013; Kohlbach *et al.* 2016). Les algues de glace peuvent atteindre une production primaire et une biomasse significatives, qui comptent pour 10 à 25% de la production annuelle totale en Arctique (Michel *et al.* 2002).

1.2 L'ÉCOLOGIE D'EAU DOUCE HIVERNALE MECONNUE

Très peu d'information est disponible sur l'écologie hivernale des lacs et encore moins sur la glace d'eau douce. Puisque la glace d'eau douce ne contient pas les canaux de saumure retrouvés en eau salée, elle a précédemment été considérée comme un habitat plus limité pour la croissance de micro-organismes (Vincent 2004).

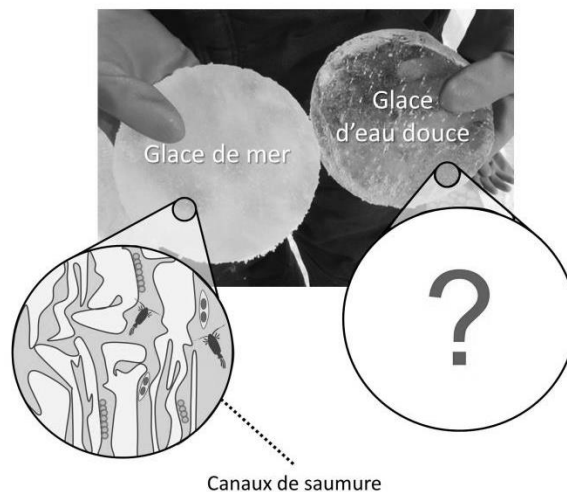


Fig. 1 Comparaison entre les structures de la glace de mer et de la glace d'eau douce. La glace de mer contient des canaux de saumure que la glace d'eau douce ne possède pas.

En effet, seulement 2% de la littérature révisée par les pairs portant sur l'écologie des lacs inclut les processus sous-glace (Hampton *et al.* 2015). La vaste majorité des études porte plutôt sur la « saison de croissance », un terme largement utilisé qui met en évidence l'idée préconçue de l'hiver comme une période d'inactivité biologique (Hampton *et al.* 2017). Ce concept est basé sur le

fait que durant l'hiver, le couvert de glace et la neige diminuent la quantité de lumière qui pénètre l'eau, ce qui empêche la photosynthèse (Curl *et al.* 1972). Aussi, la quantité d'oxygène dans l'environnement aquatique tend à diminuer dû à une combinaison de facteurs, incluant l'isolation provoquée par la couverture de glace et de neige, qui empêche la diffusion de l'oxygène par l'atmosphère, la prédominance croissante de la respiration sur la photosynthèse, la durée quotidienne d'ensoleillement et le taux de décomposition élevé (Cole et Weihe 2015). De plus, l'eau de basse température ralentit le métabolisme des différentes formes de vie et permet aux organismes de gérer leur énergie (Finstad *et al.* 2004; Schneider *et al.* 2017). Le manque de littérature sur l'écologie hivernale des lacs n'est pas seulement due à cette croyance de période de dormance, mais également aux difficultés logistiques supplémentaires reliées à l'échantillonnage hivernal par temps froid et enneigé (Campbell *et al.* 2005; Salonen *et al.* 2009). Parfois, les techniques d'échantillonnage développées pour la période estivale sont difficiles ou impossibles à réaliser en conditions hivernales (Salonen *et al.* 2009). De nos jours, l'écologie hivernale est de plus en plus considérée comme un élément important de la limnologie et des études récentes contredisent cette idée préconçue d'une période dormante et sans vie (Grosbois et Rautio 2017; Hampton *et al.* 2017). Comme mentionné, si la limnologie hivernale est peu connue de façon générale, on en sait encore moins sur l'écologie à l'interface glace-eau et à l'intérieur de la glace des lacs. Bien que la présence de glace et les modifications de sa durée, de son épaisseur et de ses caractéristiques physiques soient à l'origine de nombreuses activités biologiques importantes dans les écosystèmes marins, il existe très peu d'information sur la biogéochimie et la biologie de la glace d'eau douce ainsi que sur l'interface sous-jacente eau-glace dans les lacs du nord.

1.3 IMPORTANCE DE L'ETUDE DE LA GLACE D'EAU DOUCE

Le manque d'information concernant l'écologie hivernale des lacs retient de plus en plus d'attention de la part de la communauté scientifique (Salonen *et al.* 2009). Une des principales

raisons stimulant la recherche hivernale est la préoccupation grandissante des conséquences du réchauffement climatique sur les lacs, particulièrement en hiver (Salonen *et al.* 2009; Hampton *et al.* 2015). En effet, les changements climatiques entraînent des réductions importantes de l'épaisseur et de la durée du couvert de glace à travers le monde (Magnuson *et al.* 2000; Sharma *et al.* 2016; Sharma *et al.* 2019). Dans l'hémisphère nord, entre 1846 et 1995, la glace des lacs et rivières a gelé en moyenne 5,8 jours plus tard et s'est retirée 6,5 jours plus tôt par 100 ans, alors qu'une augmentation de la température de l'air de 1,2°C a été mesurée (Magnuson *et al.* 2000). Considérant que près de 50% des lacs du monde sont couverts de glace de façon saisonnière, il y a une évidente urgence de mener des recherches sur les écosystèmes de glace afin de pouvoir prédire les impacts de la perte de la couverture de glace sur l'écologie et la productivité des lacs (Campbell *et al.* 2005; Hampton *et al.* 2017).

1.4 ÉVIDENCES DE LA PRESENCE D'ALGUES DE GLACE D'EAU DOUCE

Il a longtemps été pensé que les algues d'eau douce hivernaient au fond des lacs en stade de repos au lieu de croître attachées au couvert de glace en hiver (Campbell, 2005). Toutefois, de l'activité photosynthétique a été mesurée dans des couches de neige fondante à l'intérieur de la glace de lacs et quelques études portant sur la présence d'algues dans la glace de lacs ont montré que les algues étaient présentes dans la glace d'eau douce sous certaines conditions. Felip *et al.* (1995) ont mené une recherche exploratoire dans des lacs des Pyrénées et des Alpes et ont montré qu'une communauté microbienne très diversifiée vit dans des couches de neiges fondantes à l'intérieur des couverts de glace et de neige de ces lacs de montagne. Ils ont même montré que, à l'occasion, l'activité photosynthétique était plus élevée dans les couches de neige fondante que dans la colonne d'eau sous le couvert de glace. Plus tard, la présence de cellules algales viables a été mesurée dans le couvert de glace du lac Baïkal (Russie), où les algues se reproduisent intensivement dans l'eau interstitielle, c'est-à-dire entre les cristaux de glace remplis d'eau (Obolkina *et al.* 2000;

Bondarenko *et al.* 2006). En effet, ces diatomées méroplanctoniques remplissent le couvert de glace pour former des structures filamenteuses suspendues au bas de la glace, ce qui conduit à une biomasse plus élevée à l'interface de l'eau et de la glace (Bondarenko *et al.* 2006). Puisque le lac Baïkal est exposé à de forts vents, la neige est constamment balayée de la surface de la glace, ce qui permet une pénétration accrue de la lumière dans le couvert de glace jusqu'à 2 mètres d'épaisseur et, par conséquent, de la photosynthèse à l'interface de l'eau et de la glace (Goldman *et al.* 1996). La présence d'algues de glace a aussi été mesurée dans le lac Saint-Pierre, le plus grand lac fluvial du fleuve Saint-Laurent, où l'observation de cellules en division dans la glace supporte le fait que la glace est un habitat viable pour la croissance algale. Le lac Saint-Pierre est un environnement aquatique peu profond, ce qui pourrait favoriser la migration active et passive des algues des sédiments à la colonne d'eau et faciliter du même coup la colonisation du couvert de glace par les algues (Frenette *et al.* 2008). De plus, nos mesures préliminaires prises dans le lac Simoncouche (Saguenay, QC) en mars 2017 suggèrent également que les algues de glace pourraient être plus communes dans les lacs que ce qui était précédemment pensé (Fig. 2). Les valeurs de concentration de chlorophylle-*a* (chl-*a*), un indicateur de biomasse algale, dans la glace étaient aussi élevées que celles mesurées dans l'eau l'été, alors que les valeurs de concentration de chl-*a* dans la colonne d'eau l'hiver étaient près de zéro.

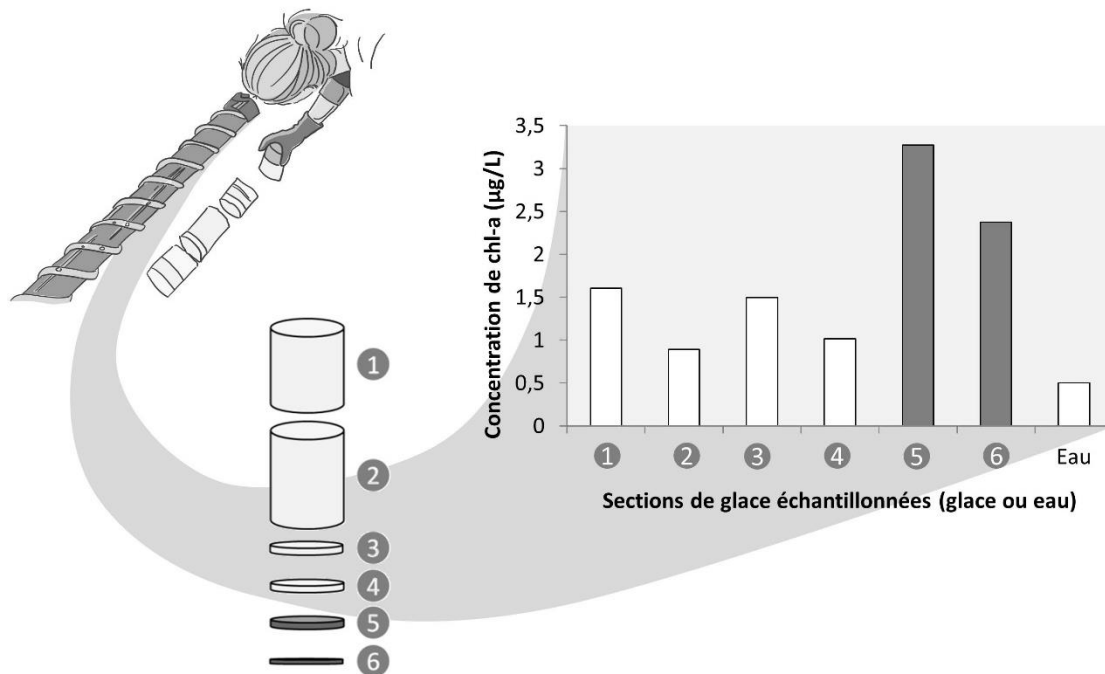


Fig. 2 Concentration de chl-*a* (µg/L) mesurée dans différentes sections de glace (1 à 6; 35 cm, 40 cm, 5 cm, 5 cm, 5 cm, 2 cm) et dans l'eau sous la glace du lac Simoncouche (Saguenay, Qc), le 31 mars 2017. La section 1 est la partie supérieure de la carotte de glace, en contact avec l'air et la section 6 est la partie inférieure, en contact avec l'eau sous-jacente. Les barres gris foncé mettent en évidence les sections de glace contenant les plus fortes concentrations de chl-*a* (>2 µg/L).

1.5 MATIÈRE ORGANIQUE DANS LES LACS

Une autre composante majeure des écosystèmes aquatiques qui n'a pratiquement pas été étudiée est la matière organique dans la glace. Dans les systèmes aquatiques, entre autres, le carbone organique dissous (COD) est le substrat de la croissance hétérotrophe, sa fraction colorée (MODC) affecte la toxicité des contaminants et la disponibilité des nutriments (Williamson *et al.* 1999) et atténue la pénétration de la lumière dans l'eau (Morris *et al.* 1995; Laurion *et al.* 1997; Gibson *et al.* 2000), ce qui affecte la productivité primaire des organismes photosynthétiques

(Arrigo et Brown 1996; Carpenter *et al.* 1998; Markager et Vincent 2000). Malgré le rôle central que joue le carbone organique dans les écosystèmes aquatiques, très peu d'études ont porté sur cette composante dans la glace des lacs. Priscu *et al.* (1999) rapportent que la concentration de COD dans la glace du lac Bonney en Antarctique est plus élevée que la concentration dans l'eau sous-jacente, Belzile *et al.* (2002) ont étudié l'exclusion de la matière organique dissoute de la glace des lacs et Salonen *et al.* (2010) ont étudié un phénomène d'accumulation de carbone organique dans la glace, nommé « *humic fingers* ». Ces structures brunes en forme de doigts sont de couleur brune partant de la glace de neige brunâtre et se projetant vers la glace claire font quelques millimètres de large, sont plutôt droites et légèrement effilées vers le bas. En plus de ces quelques études, davantage d'informations sont nécessaires pour pouvoir prédire les impacts du réchauffement climatique sur les processus biogéochimiques des lacs.

1.6 OBJECTIFS ET HYPOTHÈSES

L'objectif de ma recherche est de caractériser les communautés d'algues présentes dans la glace d'eau douce en comparaison avec celles présentes dans la colonne d'eau afin de mieux comprendre les dynamiques des algues d'eau douce en hiver. De plus, je vais mesurer un ensemble de variables biogéochimiques dans la glace et l'eau sous glace afin d'étudier le rôle de réserve de la glace d'eau douce dans le cycle biogéochimique du carbone dans les écosystèmes de lacs couverts de glace. Les objectifs spécifiques (O) et les hypothèses associées (H) sont les suivants :

O1) Comparer les concentrations de chl-*a* dans des sous-sections de carottes de glace et dans la colonne d'eau sous-jacente dans le but d'étudier la distribution de la biomasse algale dans les lacs en hiver.

H1) Considérant la disponibilité de lumière et d'habitats, la concentration de chl-*a* est supérieure au bas de la carotte de glace (interface eau-glace), avec une diminution dans les sections supérieures de glace et la concentration la plus basse est dans la colonne d'eau.

O2) Mesurer la différence d'emmagasinement de carbone et de nutriments entre les fractions dissoutes (MOD) et particulaires (MOP) de la matière organique dans la glace et les comparer aux concentrations mesurées dans l'eau.

H2) Alors que la MOD est exclue de l'eau lorsqu'elle gèle, l'accumulation de MOP augmente durant le processus de gel, ce qui fait de la glace une importante réserve de carbone.

O3) Comparer la source principale de carbone (autochtone ou allochtone) dans la glace et dans la colonne d'eau sous-jacente séparément pour le carbone organique dissous (COD) et particulaire (COP).

H3) Le carbone associé à la glace est davantage d'origine allochtone, car les périodes occasionnelles de réchauffement en hiver augmentent le ruissellement dans le bassin versant et apporte du carbone terrestre sur la glace. Au cours de l'automne, des feuilles terrestres glacées sont également soufflées sur la glace et y sont gelées et les aérosols peuvent également transporter de la matière organique sur la glace.

O4) Comparer la composition de la communauté de phytoplancton de la glace avec celle de la colonne d'eau sous-jacente.

H4) La glace devrait favoriser les espèces plus petites, moins dépendantes du mélange des eaux et celles qui doivent ou ont la possibilité de croître sur une surface solide comme la glace (diatomées).

La réalisation de cet objectif, soit la caractérisation des communautés algales dans la glace d'eau douce, pourrait ouvrir de nouvelles pistes de recherche permettant de réviser la dynamique des écosystèmes lacustres. Le phytoplancton est à la base du réseau trophique et son rôle en hiver et les répercussions de cette saison sur la productivité primaire et la disponibilité de nourriture pour les niveaux trophiques supérieurs dans les lacs reste encore à démystifier (Campbell *et al.* 2005; Hampton *et al.* 2015).

1.7 METHODES

1.7.1 SITES D'ETUDE

Pour mon projet, j'ai caractérisé la variabilité de la communauté d'algues de glace selon les échelles spatiale et temporelle. Le projet s'est déroulé le long d'un gradient latitudinal partant de la forêt de conifères méridionale du Québec boréal (48 ° N, 71 ° W) où les lacs sont couverts de glace cinq mois par année et dont l'épaisseur de glace maximale est d'environ 70 cm, passant par la l'Arctique sur l'île Victoria (69°N 105°W) où les lacs sont couverts de glace 10 mois par année avec une épaisseur de glace maximale de 2 mètres, et allant jusqu'à l'extrême Arctique, au nord de l'île d'Ellesmere et à l'île Ward Hunt (83°N, 74°W), où on retrouve des lacs continuellement recouverts de glace (Fig. 3).

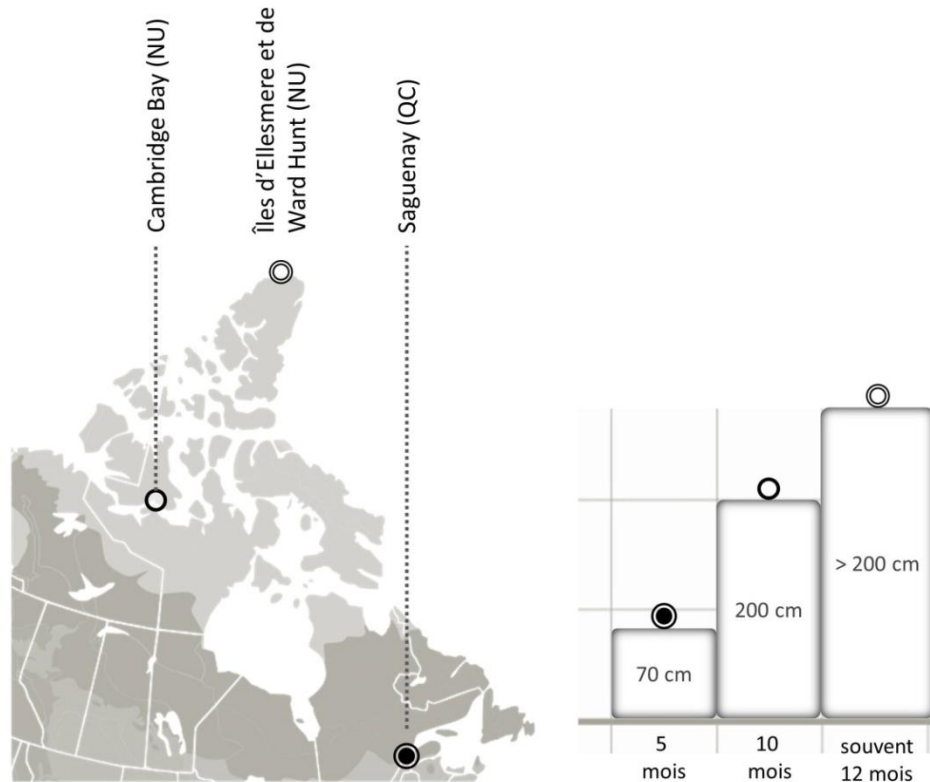


Fig. 3 Sites d'étude: Saguenay (48°N, 71°W), Cambridge Bay (69°N, 105°W) et les îles d'Ellesmere et de Ward Hunt (83°N, 74°W). Épaisseurs et durées moyennes des lacs au Saguenay (70 cm et 5 mois), à Cambridge Bay (200 cm et 10 mois) et à Ward Hunt (plus de 200 cm et souvent 12 mois).

11 lacs boréaux ont été échantillonnés au Saguenay (SAG) en février 2018, à l'exception du lac Simoncouche (48°13'57.2"N 71°15'02.6"W) qui a été échantillonné à 7 reprises, entre les mois de novembre 2017 et de mai 2018, afin d'obtenir une haute résolution saisonnière des successions biogéochimique et biologique dans la glace de lacs en hiver.

Six lacs dans les environs de Cambridge Bay (CB), Nunavut, ont été échantillonnés en novembre 2017 avec un second échantillonnage en avril 2018. Le lac Greiner a également été échantillonné pour une troisième reprise en juin 2018. Deux lacs du nord de l'île d'Ellesmere et sur l'île de Ward Hunt (WH), les lacs Ward Hunt et Thores, ont été échantillonnés en juillet 2018.

Des enregistreurs automatiques (RBR Maestro, Ruskin) ont été installés dans quatre des lacs échantillonnés (lacs boréaux Simoncouche, Allen et ELB et lac Greiner à Cambridge Bay) pour les mesures en continu de la température, de la conductivité, de l'oxygène, de la matière organique dissoute colorée (CDOM) et de la lumière. Les appareils sont situés à environ 0,5 mètre sous l'épaisseur annuelle maximale de la glace. Pour ce projet, la variable principale d'intérêt est la pénétration de la lumière dans la glace à différents moments de l'hiver.

1.7.2 ÉCHANTILLONNAGE

Chaque lac a été échantillonné à un point où la profondeur de l'eau était près de sa profondeur maximale (Tableau A1) afin d'avoir un échantillon de la colonne d'eau représentatif du lac. L'eau a été échantillonnée à partir d'un trou fait avec une tarière à glace de 10 pouces de diamètre, en utilisant une bouteille d'échantillonnage d'eau Limnos pour obtenir un échantillon intégré, c'est-à-dire un échantillon mélangé d'eau recueillie à différentes profondeurs entre le fond et la surface.

La glace a été échantillonnée avec un carottier Kovacs mark II de 9 cm de diamètre (Kovacs Enterprise, Lebanon, NH, USA). Une à trois carottes de glace, dépendamment de l'épaisseur de la glace, ont été échantillonnées et combinées pour être analysées pour l'ensemble des analyses biogéochimiques et biologiques de la couverture de glace. 3 carottes de glace additionnelles ont été échantillonnées et divisées en différentes sections (2 à 6 parties, dépendamment de l'épaisseur de la

glace) afin d'étudier la distribution de la biomasse algale (chl-*a*) dans la glace entre l'interface eau-glace et les couches supérieures (Fig. 4).

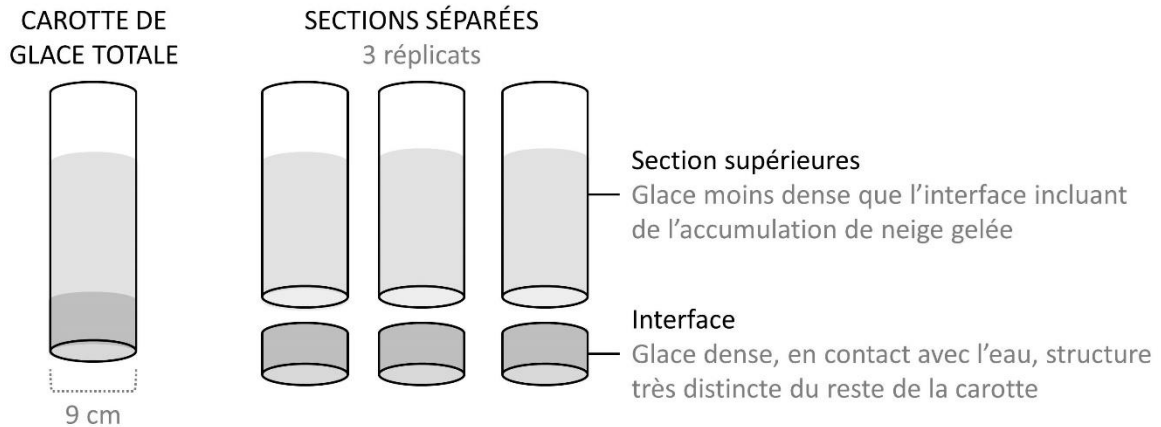


Fig. 4 Carottes de glace échantillonnées pour chaque lac: 1 à 3 carottes de glace pour les analyses de la carotte de glace totale et 3 carottes de glace séparées en différentes sections pour les analyses séparées de l'interface eau-glace et des sections supérieures (1 à 5).

À chaque site, l'épaisseur de la glace, l'épaisseur du couvert de neige, la pénétration de la lumière dans la glace (capteur quantique Li-Cor Li-192 sous-marin fixé à un pôle gradué) et les profils de température, conductivité et/ou de pH (RBR Concerto ou TSI 6820 V2) ont été mesurés. L'eau et la glace ont été transportées au laboratoire. La glace a ensuite été laissée dans une pièce au noir, à 4°C pour la laisser fondre. Des sous-échantillons d'eau et de carottes de glace totales fondues ont été pris pour les mesures de la composition de la communauté phytoplanctonique et pour les éléments nutritifs totaux sous forme de phosphore total non filtré (PT) et d'azote total (NT) non filtré. L'eau a aussi été filtrée (filtres GF/F) pour les analyses de chl-*a* comme indicateur de biomasse algale. Des échantillons ont également été filtrés pour l'analyse d'acides gras afin de bien caractériser la composition et l'origine autochtone (dans le lac) par rapport à l'origine allochtone (terrestre) de la matière organique particulaire (MOP) contenue dans la glace. La structure des

acides gras peut être utilisée comme indicateur de la présence de différents groupes d'algues associés à une origine autochtone, de bactéries et de matière terrestre associée à une origine allochtone, présents dans les échantillons. La fraction dissoute des échantillons a été échantillonnée pour l'analyse de la concentration de carbone organique dissous (COD), pour les mesures optiques de matière organique dissoute colorée (MODC), soit l'absorbance spécifiques des ultraviolets à 254 nm (SUVA), le coefficient d'absorption à 320 nm (a_{320}) (m^{-1}) et le pourcentage de composés « *protein-like* », servant à estimer la source et l'aromaticité du carbone et pour les mesures de concentration en phosphore réactif soluble (PRS) et en nitrate et nitrite ($NO_3^- + NO_2^-$). Les sections de glace séparées ont seulement été analysées pour la concentration en chl-*a*, à l'exception des interfaces eau-glace, qui ont également été échantillonnées pour la composition de la communauté phytoplanctonique. Le tableau A2 en annexe montre les volumes, les préservatifs et les réplicats pour chaque type d'échantillon.

1.7.3 ANALYSES STATISTIQUES

À l'intérieur des carottes de glace, les valeurs de la biomasse algale (chl-*a*) ont été comparées entre l'interface (eau-glace) et les sections supérieures en utilisant une analyse de variance par permutation sur des matrices de distances Euclidiennes (PER-ANOVA; Anderson *et al.* 2008 ; 999 permutations ont été effectuées). La même approche a été utilisée afin de comparer les valeurs des différentes variables dissoutes et particulaires entre l'eau et la glace à l'intérieur de chaque région (SAG, CB, WH). Les variables testées comprenaient la concentration de carbone organique dissous (COD) (mg/L), l'absorbance spécifiques des ultraviolets à 254 nm (SUVA), la concentration de phosphore réactif soluble (PRS) ($\mu g/L$), le coefficient d'absorption à 320 nm (a_{320}) (m^{-1}), la concentration de nitrates (NO_3^-) (mg N/L), le pourcentage de composés « *protein-like* », la concentration de poids sec (mg/L), la concentration de chl-*a* ($\mu g/L$), la concentration totale d'acides gras (total FAME) ($\mu g/L$), la concentration d'acides gras d'origine algale ($\mu g/L$), la concentration

d'acides gras d'origine terrestre ($\mu\text{g/L}$) et la concentration d'acides gras d'origine bactérienne ($\mu\text{g/L}$). Les variables a_{320} et chl-*a* ont subi une transformation logarithmique préalablement aux analyses.

Nous avons comparé la structure multivariée des propriétés dissoutes et particulières (énumérées ci-haut) entre les facteurs régions (3 niveaux; SAG, CB et WH) et compartiments (2 niveaux; glace et eau) en utilisant des analyses de variances multiples par permutation à deux facteurs sur des matrices de distances Euclidiennes (PERMANOVA; Anderson *et al.* 2008 ; 999 permutations ont été effectuées). Les données ont subi une transformation logarithmique (et normalisées) suivant la méthode « *shade plot* » (Clarke *et al.* 2014). Lorsque seulement quelques permutations étaient disponibles (dans le cas de la région WH par exemple) nous avons utilisé la procédure de Monte-Carlo pour obtenir les valeurs de *p*. Nous avons visualisé les effets des traitements en utilisant une ordination non-métrique d'échelle multidimensionnelle (nMDS) avec les variables nommées ci-haut comme vecteurs. Nous avons évalué la contribution de chacune des propriétés dissoutes et particulières aux distances observées entre les compartiments et entre les régions en utilisant une analyse de pourcentage de similarité (SIMPER).

Les analyses ont été réalisées avec le logiciel PRIMER+PERMANOVA v.7.0.1 (Anderson *et al.* 2008; Clarke et Gorley 2015). Nous avons utilisé un seuil de valeur significative de $\alpha = 0.05$ pour toutes les analyses statistiques, mais les résultats marginalement significatifs ont été soigneusement considérés.

CHAPITRE 2

BIOGEOCHEMICAL AND BIOLOGICAL ANALYSES OF LAKE ICE REVEAL HIDDEN STORES OF ORGANIC CARBON IN NORTHERN LAKES

2.1 INTRODUCTION

Over the last decades, global warming has led to widespread shrinking of the cryosphere, the frozen components of the Earth system, with mass loss from ice sheets and glaciers, reductions in snow cover and Arctic sea ice extent and thickness, and increased permafrost temperature (IPCC 2019). These physical changes have affected the abundance and distribution of plant and animal species that are ecologically, culturally and economically relevant as well as ecological processes and global ecosystem functioning (Pörtner *et al.* 2019). The effect of climate change has brought a sense of urgency towards the study of ice habitats. One of the heavily impacted cryospheric habitats is freshwater ice. Climate change is leading to significant reductions in the thickness and duration of lake and river ice cover worldwide (Magnuson *et al.* 2000; Sharma *et al.* 2016; Sharma *et al.* 2019). In the northern hemisphere, ice in lakes and rivers freezes an average of 5.8 days later and melts 6.5 days earlier than 100 years ago, based on the measurements taken between the years 1846 and 1995 (Magnuson *et al.* 2000). Global air temperatures increased 1.2 °C during this period. Considering that nearly 50% of the world's lakes are seasonally covered with ice, there is a pressing need to conduct research on ice ecosystems in order to predict the impacts of the loss of ice cover on the ecology and productivity of lakes (Campbell *et al.* 2005; Hampton *et al.* 2017).

Few studies have examined the winter ecology of lakes, and even less is known about freshwater ice. In 2015, only 2% of the peer-reviewed literature on lake ecology includes under-ice processes (Hampton *et al.* 2015). This lack of information is attracting more and more attention from the scientific community (Salonen *et al.* 2009; Hampton *et al.* 2017).

A cryospheric habitat that is better studied is the sea ice, which provides a certain analog to freshwater ice but with important differences. Sea ice covers 10% of the Earth surface (Staley et Gosink 1999). When ice crystals form, almost all salts are excluded and concentrated (Staley et Gosink 1999; Price 2007). The exclusion of salts creates channels filled with high salinity liquid that prevents frost (Price 2007). These channels, called brine channels, maintain a portion of the water in liquid form in the ice during the winter when temperatures are below freezing (Duval *et al.* 1999; Stibal et Elster 2005; Goss et Jakob 2010; Stibal *et al.* 2012). Due to these brine channels, sea ice provides a wide range of microenvironments that vary in terms of temperature values, salinity, nutrient concentration and light penetration across the ice structure (Staley et Gosink 1999; Leu *et al.* 2015). These channels are inhabited by a community dominated by microorganisms, including ice algae. Sea ice algae play a major role in the marine ecosystem. During the sunny period when ice cover is present, the autotrophic ice community, by its biomass and productivity, feeds communities in and under ice (Underwood *et al.* 2013). In fact, in the food web of the central Arctic Ocean, the diet of organisms living under sea ice is 60 to 90% of ice algae (Kohlbach *et al.* 2016). Ice algae can account for substantial biomass and primary production rates, accounting for 10 to 25% of total annual Arctic production (Michel *et al.* 2002) and contributing to benthic as well as planktonic food webs (Vincent *et al.* 2011).

Since freshwater ice does not contain brine channels found in salt water, it has been considered a more limited habitat for organism growth (Vincent 2004). Although the presence of ice and changes in its duration, thickness and physical characteristics are at the origin of many important biological activities in marine ecosystems, there is very little information on the organisms and their biology in freshwater ice and the underlying ice-water interface in northern lakes. Recent studies have, however, found diverse microbial communities within slush layers in

Pyrenean lakes (Felip *et al.* 1995), viable algal cells have been found in Lake Baikal ice (Obolkin *et al.* 2000; Bondarenko *et al.* 2006), viable complex microbial assemblages were discovered in ice meltwater in Antarctica (Priscu *et al.* 1998) and ice algae living within freshwater lake ice were observed in lac Saint-Pierre (Frenette *et al.* 2008).

Another major component of aquatic ecosystems that has been little studied is the biogeochemistry of organic matter in the ice. In aquatic systems, dissolved organic carbon (DOC) is substrate for heterotrophic growth, and its colored fraction (CDOM) alters contaminant toxicity and nutrient availability (Williamson *et al.* 1999) and attenuates light penetration in the water (Morris *et al.* 1995; Laurion *et al.* 1997; Gibson *et al.* 2000), which affects primary production (Arrigo *et al.* 1996; Carpenter *et al.* 1998; Markager *et al.* 2000). Despite the central role that organic carbon plays in the aquatic ecosystems, very few studies have been conducted on this component in lake ice. Priscu *et al.* (1999) reported that DOC concentration in Antarctica Lake Bonney ice was higher than in the underlying water, Belzile *et al.* (2002) studied the dissolved organic matter exclusion from an Arctic lake ice and Salonen *et al.* (2010) looked at humic fingers in boreal lake ice. An improved understanding of organic carbon in ice is needed to predict the impacts of global warming on lake biogeochemical processes.

The objectives of the present study were i) to measure the partitioning of algal biomass between ice and water to study lake ice as a habitat for algal and other microorganism that could contribute to lake ecosystem productivity, ii) to compare the dissolved and particulate fractions of organic matter within the ice and the water to evaluate how carbon and nutrients are stored in lake ice, iii) to characterize the carbon source within the ice, and iv) to evaluate how the organic matter is distributed among the ice and water throughout the season. To address these objectives, we sampled the ice and water column of 16 northern lakes that covered a broad latitudinal range, from boreal forest at 48°N to Arctic polar desert at 83°N.

2.2 METHODS

2.2.1 STUDY SITES

Lakes were sampled along a latitudinal gradient from the southern coniferous forest in boreal Quebec (48°N, 71°W) where lakes are ice-covered for five months a year with a maximum ice thickness of about 70 cm, to the Arctic on Victoria Island (69°N, 105°W) where lakes are ice-covered for 10 months a year with a maximum ice thickness of 2 m, and finally to the High-Arctic in northern Ellesmere Island and Ward Hunt Island (83°N, 74°W) where perennially ice covered lakes are found (Fig. 5).

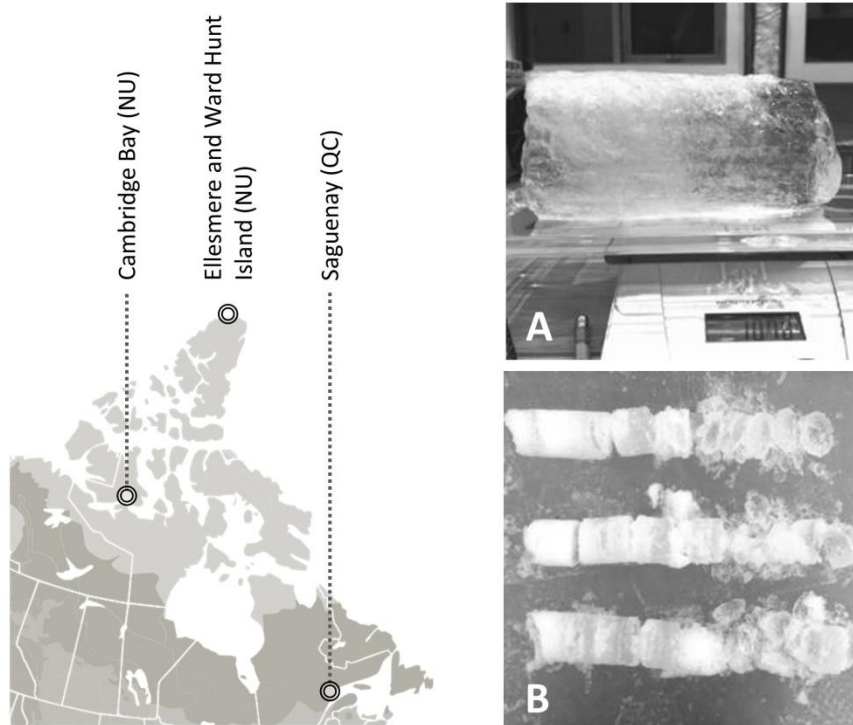


Fig. 5 In Cambridge Bay (NU) and Ellesmere and Ward Hunt Islands (NU), the ice was dense throughout the thickness of the ice core (A). In Saguenay (QC), the ice cores consisted of several sections of different densities. The water-ice interface comprised about 10 cm of very dense ice, the rest of the core collapsed into several dense ice discs separated by much more porous ice containing air bubbles, snow, slush and sometimes water (B).

Eleven boreal lakes were sampled in Saguenay (SAG) in February 2018 before the spring melt began. Additionally, the boreal Lake Simoncouche ($48^{\circ}13'57.2''\text{N } 71^{\circ}15'02.6''\text{W}$) was sampled 7 times, between December 2017 and May 2018, to provide a high seasonal resolution of lake ice biogeochemical and biological data. Six Arctic lakes in the vicinity of Cambridge Bay (CB) were sampled first in November 2017, and again in April 2018. One of these Arctic lakes, Lake Greiner, was also sampled in June 2018. Two high-Arctic lakes on Northern Ellesmere Island and on Ward Hunt Island (WH) were sampled in July 2018. The sampled lake characteristics are summarized by

region in Table 1. Lakes sampled varied in size from 2.1 to 4600 ha and in depth from 1.9 to 76 m (see Table A7). Maximum ice thickness varied between 96 cm in Saguenay to 180 cm in Cambridge Bay and the length of the ice cover period varied between 5 months in Saguenay to 12 months in Ward Hunt.

Table 1. Lake characteristics in Saguenay (N=11), Cambridge Bay (N=6) and Ward Hunt (N=2) regions. For detailed information about each lake, see Table A7.

Parameter	Saguenay N=11	Cambridge Bay N=6	Ward Hunt N=2
Maximum ice thickness (cm)	96	180	158
Length of ice cover period (months)	5	10	Often 12
% PAR*	0.74 ± 0.27	0.27 ± 0.08	0.09 ± 0.07
Altitude (m a.s.l.)	233 to 726	9 to 38	1 and 379
Latitude (°N)	48°	69°	83°
Longitude (°W)	70°	104°	74°
Size (ha)	2.1 to 168	18 to 4600	33 and 1858
Max depth (m)	1.8 to 14.0	4.4 to 15.2	10.5 and 76

*The % PAR (percentage of photosynthetically active radiation immediately below the ice relative to the PAR above ice) have been measured in Saguenay in February 2018, in Cambridge Bay in April 2018 and in Ward Hunt in July 2018.

Water temperature, specific conductivity, dissolved oxygen (% and mg/L), colored dissolved organic matter (CDOM) and light (PAR) were continuously measured in four of the lakes (Boreal lakes Simoncouche, Allen and ELB, and Arctic Lake Greiner) with an automated logger (RBR Maestro, Ruskin). The logger was located approximately 0.5 m below the annual maximum ice thickness. Light measurements were used to calculate the penetration of photosynthetically active radiation (PAR) through the ice in different moments of winter. Our measurements were recorded about 1 m depth below the ice.

2.2.2 WATER AND ICE SAMPLING

Water and ice samples were collected at the deepest point of each lake. A hole was made with a power ice auger of 10 inches diameter and water was sampled from different depths between

the bottom and the surface using a 2L Limnos sampler (Limnos Ltd, Turku, Finland). The water was mixed to obtain a representative sample of the whole lake and stored in 4 L Nalgene containers.

The ice was sampled using a 9 cm diameter Mark II ice corer (Kovacs Enterprise, Lebandon, NH, USA). One to three ice cores, depending on the ice thickness, were sampled and combined to be analyzed. Additional three ice cores were sub-sectioned into two to six parts, depending on the ice thickness, to study the distribution of algal biomass (chl-*a*) in the ice, at the water-ice interface and in the upper layers (Fig. 6).

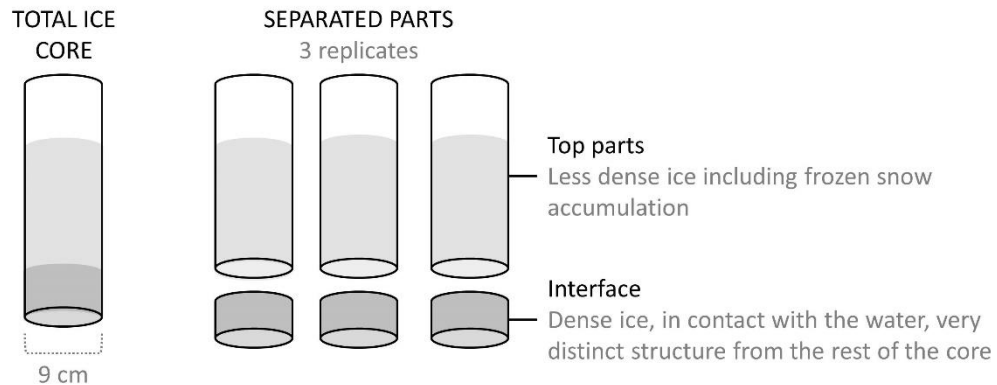


Fig. 6 Ice cores sampled for each lake: One to three ice cores for the total ice core analyze and 3 sub-sectioned ice cores for water-ice interface and upper layers (1 to 5 top parts) separated analyzes. The ice was sampled using a 9 cm diameter Mark II ice corer (Kovacs Enterprise, Lebandon, NH, USA).

At each site, ice thickness, snow depth, light penetration (Li-Cor Li-192 underwater quantum sensor attached to a graduated pole) through the ice and water column, profiles of water temperature, specific conductivity and pH (RBR Concerto, Kanata, Canada or Yellow Spring

Instruments, 6820 V2, U.S.A.) were measured. Water and ice were transported to the laboratory and the ice sections were melted at 4°C in a dark room.

2.2.3 ALGAL BIOMASS AND COMMUNITY CHARACTERIZATION

Chl-*a* was analysed in ice and seston samples as a quantitative measure of algal concentrations. Replicated (2-3 replicates) subsamples of 100-1000 ml of water from each sample were filtered through Whatman GF/F glass microfiber filters and frozen. Filters were later extracted in hot (70°C, 5 min) ethanol (95% v/v) and analyzed with a Cary Eclipse spectrofluorometer following Nusch (1980). The fluorometric readings were quantified against a standard curve that had been obtained from 8 different known chl-*a* concentrations.

To characterize the algal communities in the ice and the water, phytoplankton enumeration and identification was conducted by Biologica Environmental Services Ltd. (Victoria, Canada) on 5 individual key samples. These included water and ice from: Lake Simoncouche (Saguenay) at 3 dates between January and April 2018, Allen Lake (Saguenay), a boreal representative site, and Greiner Lake (Cambridge Bay). Samples were preserved with Lugol's iodine. Samples were mixed by shaking gently, and sub-samples (3–100 mL) were dispensed into an Utermöhl settling chamber, and allowed to settle for 24–48 hours. The sub-samples were then systematically scanned using a Zeiss Axio Vert A.1 inverted phase contrast microscope at 400x magnification. All algal cells were counted in a series of randomly located fields of view until a minimum of 300 algal units were enumerated. Algal units represent single cells of all algal groups, as well as colonies or filaments of blue-green algae. Given that blue-green algal colonies/filaments may contain hundreds of cells, enumerating units, rather than individual cells, allows for a more equal representation of algal groups. The mean number of cells per unit (=1 for single cells, >1 for all other algal forms) were estimated for all taxa, and used to calculate total densities. Only viable cells (those that appeared to

be alive at the time of collection) were identified and enumerated. Chrysophyte loricas were also counted (Grace Analytical Lab 1994). Algae were identified to genus, where possible. Species-level identifications were only given to identifiable taxa for which there are reliable taxonomic references available that encompass the species-level morphological diversity in North America. This approach ensures long-term consistency of data sets and is in accordance with the trend in algal taxonomic practice to be more conservative with delineation of species. Species-level identifications for some taxa are problematic due to widespread phenotypic plasticity that can artificially inflate species richness (Wehr *et al.* 2015). When applicable, terms “cf.” (confertim, morphologically similar to this species) and “sp.1” (a single undetermined species) were employed to distinguish between different species in the same genus.

2.2.4 CHEMICAL ANALYSES

Subsamples of water and the melted mixed total ice cores were collected for total nutrients i.e. total phosphorus (TP) and total nitrogen (TN). The dissolved fraction (filtrate that had passed through a precombusted GF/F filter) in the samples was sampled for soluble reactive phosphorus (SRP) and nitrate plus nitrite ($\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$) nitrogen. Nutrient analyses were all conducted at the GRIL analytical lab of Université du Québec à Montréal (UQAM) following Wetzel et Likens (2000) standard protocol for phosphorus and with a continuous flow analyzer (OI Analytical Flow Solution 3100) using an alkaline persulfate digestion method, coupled with a cadmium reactor, following the Patton et Kryskalla (2003) standard protocol.

2.2.5 CARBON CHARACTERIZATION

Subsamples of the GF/F filtered water and the melted mixed total ice cores were collected for carbon characterization. The quantification of dissolved organic carbon (DOC), carried out

using an Aurora 1030W TOC Analyzer (OI Analytical, College Station, Texas) at the GRIL analytical lab of Université du Québec à Montréal (UQAM). The absorbance of CDOM was measured using a UV-visible Cary 100 spectrophotometer (Agilent, Santa Clara, California) at Université du Québec à Chicoutimi (UQAC), recording absorbance between 250 and 800 nm at 1 nm intervals. Milli-Q water was used as blank and samples spectra were null-point adjusted by subtracting the mean value from 750 to 800 nm to correct for offsets due to several instrument baseline effects (Helms *et al.* 2008). The absorbance measured at 254 nm (A_{254}) was DOC normalized in order to calculate the specific ultraviolet absorbance at 254 nm ($SUVA_{254}$), which is used as a proxy of aromaticity and the relative proportion of terrestrial versus algal carbon sources in DOM (Weishaar *et al.* 2003). The absorption coefficient at 320 nm (a_{320}) was used as an index of CDOM concentration and determined following the equation:

$$a_{320} = 2.303 \times A_{320} / L, \quad (1)$$

where a_{320} is the absorption coefficient (m^{-1}) at 320 nm, A_{320} the absorbance corrected at 320 nm and L the path length of the cuvette (m) (Williamson *et al.* 1999).

The fluorescence spectra were recorded on a Cary Eclipse spectrofluorometer (Agilent, Santa Clara, California) across the excitation waveband from 265-450 nm (5 nm increments) and emission waveband of 250-600 nm (2 nm increments) at Université du Québec à Chicoutimi (UQAC). The fluorescence spectra were corrected for Raman and Rayleigh scattering and inner filter effects, and standardized to Raman units using the FDOMcorr 1.4 toolbox (Murphy *et al.* 2010). To identify and quantify the main DOM components, a parallel factor (PARAFAC) model was run on MATLAB v R2013a (MathWorks, Natick, Massachusetts) as in Murphy *et al.* (2013), modeling on 77 excitation-emission matrices developed in this research combined with 119 extra-matrices collected from previous studies carried out on 52 Boreal and Arctic freshwaters. The model was validated by split-half analysis (Supporting Information Fig. S18) using the drEEM

toolbox (Murphy *et al.* 2013). The maximum fluorescence values $[C_x]$ of each component x for each particular sample were summed to determine the total fluorescence (F_T) and calculated the relative abundance of any component x , according to the following equation:

$$\%C_x = ([C_x]/ F_T) \times 100 \quad (2)$$

To identify the components (humic-like, protein-like) of the model, their respective excitation and emission spectra were compared to published components from 70 models available in the OpenFluor database according to Murphy *et al.* (2014). Fluorescence signatures of the 4 components identified by the PARAFAC model and spectral characteristics of the four components are shown in Fig S19 and Table S8.

2.2.6 FATTY ACID ANALYSES

Ice and seston samples were analyzed for fatty acids. Replicated (2-3 replicates) subsamples of about 1000 ml of water from each sample were filtered through precombusted Whatman GF/F filters and frozen. Lipids from freeze filters were extracted and methylated in our laboratory following a modified protocol from Grosbois *et al.* (2017). The filter was added to a mixture of methanol/toluene and acetyl chloride (4/1/0.125) with internal C19:0 standard (nonadecanoic acid, available from Sigma-Aldrich, N5252). Samples were centrifuged and incubated at 90°C for 20 min. Water and hexane (1 mL each) were added to separate the resulting fatty acid methyl esters (FAME) from other components. FAMEs were analysed by gas chromatography-mass spectrometry (GC-MS) using an Agilent 7890 A chromatograph (Agilent Technologies, Santa Clara, CA) equipped with an Agilent 5975 C mass spectrometer with triple-axis detector and an Agilent J&W DB-23 column (60 m length, 0.25 mm inner diameter, 0.15 μ m film thickness). The gas flow was 1.0032 ml/min and Splitless mode was used with this specific temperature ramp: 70°C for the first 1.5 min, then increases of 20°C/min until 110°C, 12.5°C/min until 160°C and 2.5°C/min until 230°C, with a 6.5 min holding time (42 min total run time). To ensure maximal quantification

precision and lowest detection limits, the GC-MS was run in Single Ion Monitoring mode. FAMES were identified using retention time and ion composition, based on FAME and bacterial acid methyl esters mix standards (Sigma-Aldrich) and were quantified from the peak area of the most abundant FA-specific ion (m/z 74, 79, 81 and 87) versus an internal standard (nonadecanoic acid, Sigma-Aldrich, N5252) using calibration curves based on known standard concentrations of nonadecanoic acid in HPLC grade methanol. Biomarkers documented only for a unique taxa were selected from freshwater, marine and terrestrial literature (phytoplankton biomarkers: C18:4n-3, C20:1n-9, C20:4n-6, C20:5n-3, C22:6n-3, C24:1n-9, terrestrial biomarkers: C20:0, C22:0, C23:0, C24:0 and bacterial biomarkers: aC15:0, iC15:0, iC17:0, C15:0) (Taipale *et al.* 2015; Grosbois *et al.* 2017).

2.2.7 DATA ANALYSIS

Within ice cores, algal biomass (chl-*a*) values were compared among the water-ice interface, the upper sections and the value for the total core with a permutational analysis of variance (PER-ANOVA; Anderson *et al.* 2008) run with 999 permutations. Euclidian distance matrices between pairs of samples were used. The same approach was also used to compare values of different dissolved and particulate variables between water and ice within each region (SAG, CB and WH). The variables tested included DOC concentration (mg/L), specific ultraviolet absorbance at 254 nm (SUVA), SRP concentration ($\mu\text{g/L}$), absorption coefficient at 320 nm (m^{-1}), NO_3^- concentration (mg/L), percentage of protein-like compounds, dry weight concentration (mg/L), chl-*a* concentration ($\mu\text{g/L}$), total FAME concentration ($\mu\text{g/L}$), algal FA concentration ($\mu\text{g/L}$), terrestrial FA concentration ($\mu\text{g/L}$) and bacterial FA concentration ($\mu\text{g/L}$). A320 and chl-*a* variables were log-transformed prior to analyses.

We compared the multivariate structure of dissolved and particulate properties (listed above) among the region (3 levels; SAG, CB and WH) and compartment (2 levels; ice and water)

factors using Euclidian distance matrices with a 2-way permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA; Anderson *et al.* 2008) run with 999 permutations. Following the shade plot method (Clarke *et al.* 2014), data were log-transformed and normalized prior to analyses. In both univariate and multivariate analyses, when only few permutations were available (in the case of Ward Hunt region for example) we used a Monte-Carlo procedure to obtain p values. Pairwise tests were done when differences were detected. We visualized the effects of the treatments using non-metric multidimensional scaling (nMDS) ordinations with contributed variables as vectors. We evaluated the contribution of each dissolved and particulate property to the observed distances between compartments and among regions using a similarity percentage analysis (SIMPER).

Analyses were run using PRIMER+PERMANOVA v.7.0.1 (Anderson *et al.* 2008; Clarke et Gorley 2015). We used a significance level of $\alpha = 0.05$ for all statistical analyses but marginally significant results were carefully considered.

2.3 RESULTS

Our results show that all ice samples contained both particulate (Fig. 7) and dissolved (Fig. 8) organic carbon, and that the concentration varied differently between ice and water for different variables.

Chl-a and species composition in ice – Within ice cores, chl-*a* concentration values did not show any significant difference among the water-ice interface, the upper sections and the values for the total core ($p = 0.149$). We therefore show below the results from the total ice cores only. Mean (\pm SE) Chl-*a* values of the ice from lakes sampled in Saguenay, Cambridge Bay and Ward Hunt were respectively $0.85 (\pm 0.16) \mu\text{g/L}$, $0.03 (\pm 0.002) \mu\text{g/L}$ and $0.23 (\pm 0.21) \mu\text{g/L}$. In Saguenay, the concentration was significantly ($p = 0.006$) higher than the concentration in the underlying water (Fig.7B).

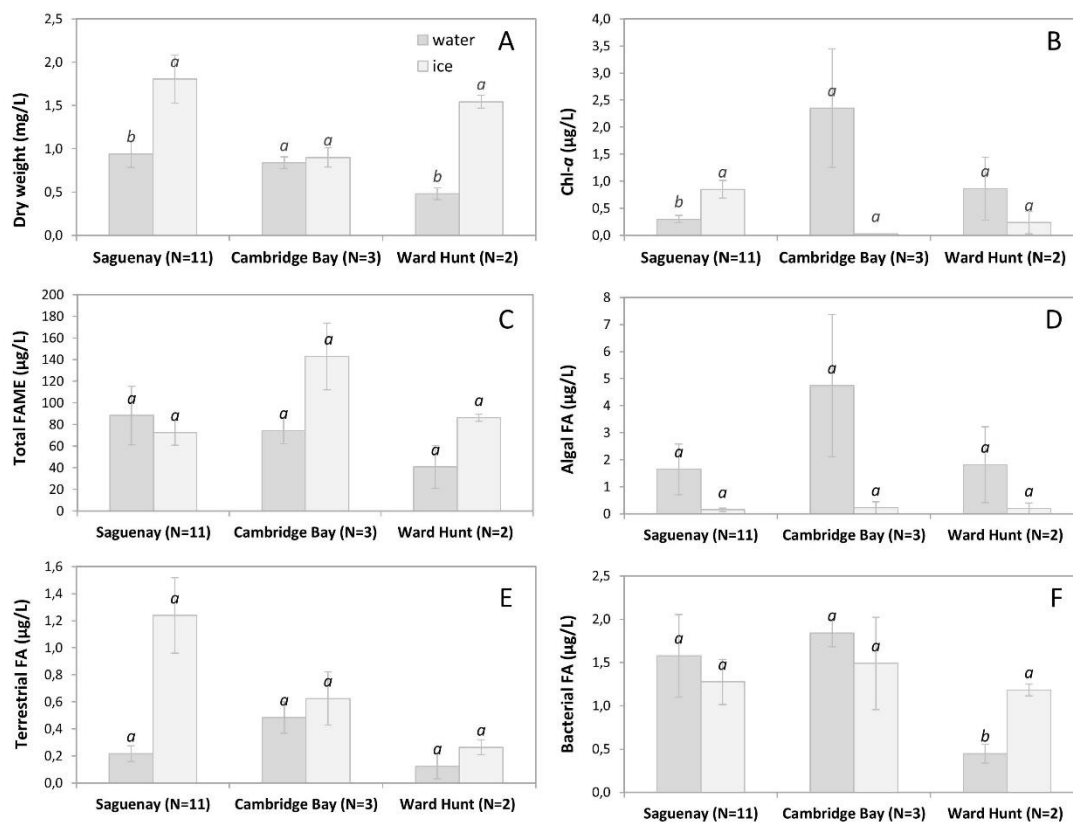


Fig. 7 Particulate fraction properties of the water and ice at Saguenay (N=11), Cambridge Bay (N=3) and Ward Hunt (N=2) areas. (A) dry weight concentration (mg/L), (B) chl-*a* concentration (µg/L), (C) total FAME concentration (µg/L), (D) algal FA concentration (µg/L), (E) terrestrial FA concentration (µg/L) and (F) bacterial FA concentration (µg/L) of the water (dark gray bars) and ice (pale gray bars). Ice values are from the total ice cores. Values are means ± SE. N is the number of lakes. Letters above bars indicate the statistically significant differences between ice and water within each region.

Table 2. Biovolume ($\mu\text{L/L}$) of phytoplankton by taxon for water and ice of Lake Simoncouche (Saguenay, QC) at different dates (12-01-2018, 01-03-2018, 13-04-2018), Allen Lake (Saguenay, QC) and Greiner Lake (Cambridge Bay, NU).

Taxon	Simoncouche 12-01-2018		Simoncouche 01-03-2018		Simoncouche 13-04-2018		Allen 09-02-108		Greiner Lake 27-04-2018	
	water	ice	water	ice	water	ice	water	ice	water	ice
Total biovolume ($\mu\text{L/L}$)	47991	4684	8850	9227	7116	14393	12557	12054	43375	1932
<i>Achnantheidium minutissimum</i>			60,1			154,7			58,9	
<i>Acutodesmus</i> sp.									79,8	
<i>Asterionella formosa</i>							1313,7			
<i>Botryococcus</i> sp.			2176,0			2804,4	4764,5			
<i>Chlamydomonas</i> sp.			473,5				264,8	791,7		
<i>Chromulina</i> sp.						1027,3	250,5			
<i>Chroococcus</i> sp.	75,3									
<i>Chrysochromulina</i> sp.	14,3		9,5					12,3		
<i>Chrysolykos</i> sp.						48,6	81,1			
<i>Crucigenia</i> sp.	13,3									
<i>Cryptomonas</i> sp.	6112,5	1742,4	2733,2					1158,8		
<i>Cryptophyte</i>			671,8							240,6
<i>Cyanodictyon</i> sp.										0,3
<i>Cyanophyte (colony)</i>			2,4					2,1		
<i>Cyclotella</i> sp.	18821,3						3571,2			
<i>Cymbella</i> sp.										902,0
<i>Desmodesmus</i> sp.			197,8		202,3					
<i>Diatoma</i> sp.										767,5
<i>Dinobryon bavaricum</i>		225,4								
<i>Dinobryon divergens</i>	151,9					986,7				
<i>Dinobryon</i> sp.										90,8
<i>Elakatothrix gelatinosa</i>				51,8						
<i>Encyonema</i> sp.	228,9				204,2					538,2
Flagellated algal cell (< 10 μm)	97,1									
<i>Fragilaria crotonensis</i>					265,7					1259,4
<i>Gloecapsa</i> sp.						943,8				
<i>Gymnodinium fuscum</i>				4404,0						28927,9
<i>Gymnodinium</i> sp.	2655,0			3299,2	496,2	7766,3		2077,0		
<i>Katablepharis ovalis</i>	210,3		164,3		132,9		120,8			
<i>Kephyrion/Pseudokephyrion</i> sp.	16,3		18,1	19,4	40,9					21,3
<i>Kirchneriella</i> sp.			8,2							
<i>Leptolyngbya</i> sp.	1,4									
<i>Navicula</i> sp.										651,8
<i>Nitzschia</i> sp.			90,2	383,5						
Pennate Diatom	465,6							396,5	424,7	512,8
<i>Peridinium</i> sp.	11691,2	2707,0					2171,1		10033,9	
<i>Phormidium</i> sp.	36,9		41,0				15,7			
<i>Plagioselmis nanoplanctica</i>	803,0			1054,4		298,2				237,9
<i>Planktosphaeria</i> sp.						358,0				
<i>Pseudanabaena</i> sp.		2,0		6,0	7,3	0,4	3,9			
<i>Scenedesmus</i> sp.	53,6									
<i>Snowella</i> sp.	6,2									
<i>Staurastrum</i> sp.										438,6
<i>Stephanodiscus</i> sp.	6232,2							7404,9		
<i>Synechococcus</i> sp.	1,3	6,7		9,2		4,1				
<i>Synedra</i> sp.	303,6		352,2					210,8		120,4
<i>Tabellaria fenestrata</i>			1851,3							
<i>Tetraedron minimum</i>					1009,5					
<i>Trachelomonas</i> sp.					4757,3					

The biovolume ($\mu\text{L/L}$) of phytoplankton in the ice of Lake Simoncouche (Saguenay) tripled from January to April (4684 to 14393 $\mu\text{L/L}$) but decreased in the underlying water 7x (47991 to 7116 $\mu\text{L/L}$) (Table 2). Much less cells were counted in Greiner Lake ice (1932 $\mu\text{L/L}$) than in Saguenay lakes. In Simoncouche, dominant species were small phytoflagelates (*Peridinium* sp., *Cryptomonas* sp. *Gymnodinium* sp. and *Plagioselmis* sp). In Greiner Lake, the community was dominated by the flagellate *Dinobryon* sp. and small diatoms.

Organic matter in ice – The particulate organic matter mean values of the ice in Saguenay and Ward Hunt, measured as dry weight (mg/L), were significantly higher (1.81 ± 0.28 and 1.54 ± 0.08 mg/L) than concentrations in the underlying water (0.94 ± 0.15 and 0.48 ± 0.07 mg/L) (Fig.4A), making the ice a carbon pool. The dissolved organic carbon and nutrients (SRP and NO_3^- -N) were, if significantly different, more concentrated in the water than in the ice (Fig.8), which indicates material exclusion from the ice during its formation. The dissolved organic carbon mean values of the water in Saguenay and Cambridge Bay were significantly higher (6.74 ± 0.78 and 5.31 ± 0.13 mg/L) than concentrations in the ice (2.92 ± 0.46 and 0.72 ± 0.08 mg/L). Table 3 shows the analyses of variance results for the differences between water and ice in each region (SAG, CB and WH) and for all dissolved and particulate fraction properties measured.

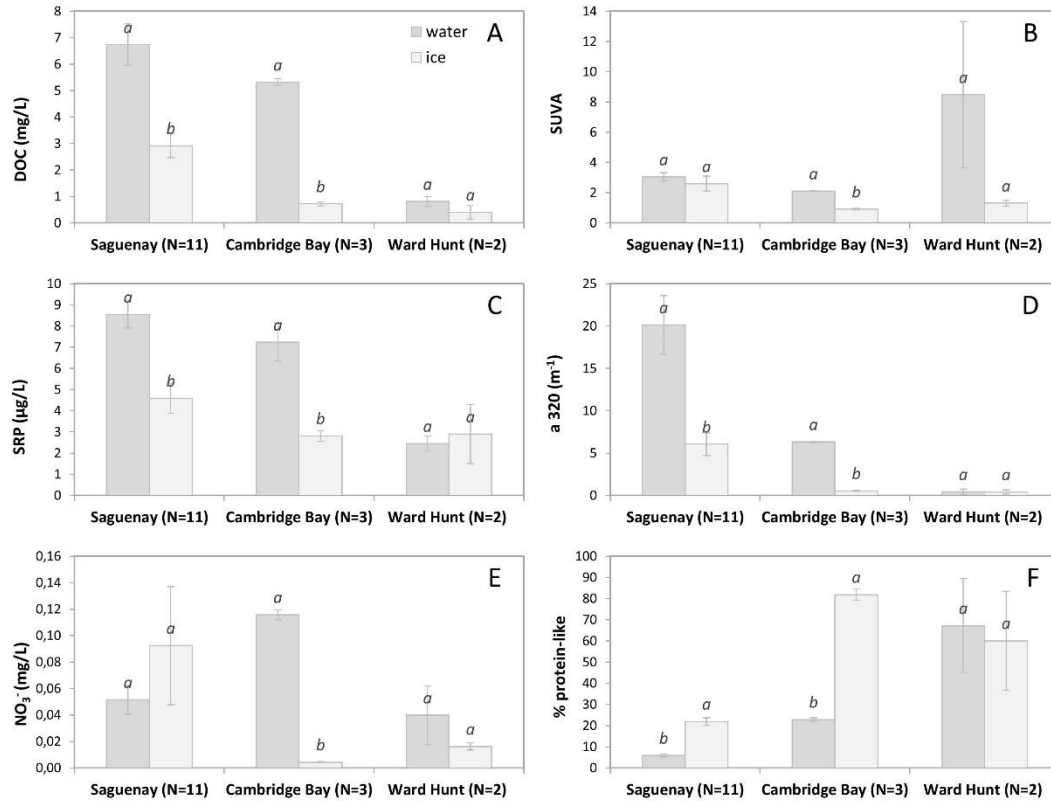


Fig. 8 Dissolved fraction properties of the water and ice at Saguenay (N=11), Cambridge Bay (N=3) and Ward Hunt (N=2) areas. (A) DOC concentration (mg/L), (B) specific ultraviolet absorbance of the dissolved organic carbon (DOC) at 254 nm (SUVA), (C) SRP concentration ($\mu\text{g/L}$), (D) CDOM absorption coefficient at 320 nm (m^{-1}), (E) nitrate (NO_3^-) concentration (mgN/L) and (F) percentage of protein-like compounds of the water (dark gray bars) and ice (pale gray bars). Ice values are from the total ice cores. Values are means \pm standard error. N is the number of lakes. Letters above bars indicate the statistically significant differences between ice and water within each region.

Table 3. Summary of PER-ANOVAs showing the difference between water or ice in each region (SAG, CB and WH) for (a) DOC concentration (mg/L), (b) specific ultraviolet absorbance at 254 nm (SUVA), (c) SRP concentration ($\mu\text{g/L}$), (d) absorption coefficient at 320 nm (m^{-1}), (e) NO_3^- -N concentration (mg/L), (f) percentage of protein-like compounds, (g) DW concentration (mg/L), (h) chl-*a* concentration ($\mu\text{g/L}$), (i) total FAME concentration ($\mu\text{g/L}$), (j) algal FA concentration ($\mu\text{g/L}$), (k) terrestrial FA concentration ($\mu\text{g/L}$), and (l) bacterial FA concentration ($\mu\text{g/L}$). Significant values are shown in bold.

	t	P(perm)	p
a) DOC			
SAG	4,19	0,001	0,001
CB	30,13	0,112	0,001
WH	1,26	0,677	0,317
b) SUVA			
SAG	0,80	0,464	0,432
CB	21,51	0,111	0,001
WH	1,48	0,325	0,297
c) SRP			
SAG	3,87	0,002	0,003
CB	4,77	0,102	0,008
WH	0,31	1	0,785
d) a_{320}			
SAG	4,61	0,001	0,001
CB	33,28	0,101	0,001
WH	0,04	1	0,972
e) NO_3^-			
SAG	0,89	0,593	0,372
CB	29,69	0,095	0,001
WH	1,06	0,673	0,393
f) Protein-like			
SAG	8,42	0,001	0,001
CB	21,16	0,092	0,001
WH	0,22	0,649	0,844
g) DW			
SAG	2,73	0,01	0,011
CB	0,47	0,722	0,675
WH	10,48	0,344	0,015
h) Chl-<i>a</i>			
SAG	3,20	0,008	0,006
CB	2,72	0,075	0,052
WH	1,03	0,666	0,397
i) Total FAME			
SAG	0,55	0,711	0,586
CB	2,07	0,291	0,117
WH	2,26	0,356	0,161
j) Algal FA			
SAG	1,67	0,065	0,111
CB	1,71	0,435	0,173
WH	1,14	0,342	0,364
k) Terrestrial FA			
SAG	0,25	0,907	0,797
CB	0,62	0,696	0,58
WH	1,27	0,674	0,347
l) Bacterial FA			
SAG	0,90	0,44	0,395
CB	0,63	0,476	0,571
WH	5,71	0,344	0,024

The dissolved and particulate fractions of the organic matter were differentially distributed within the ice and the water (Fig. 9). For the 12 dissolved and particulate properties measured, ice and water from all regions were significantly different ($p < 0.001$; see Table 4). Within regions, the compartments were different in Saguenay and in Cambridge Bay (p -values 0.001 and 0.01 respectively) but not in Ward Hunt ($p = 0.135$). Overall, the ice and water were mainly differentiated (24.98% of the difference explained) by the terrestrial fatty acid proportion, the dry weight and the SRP (Table S10).

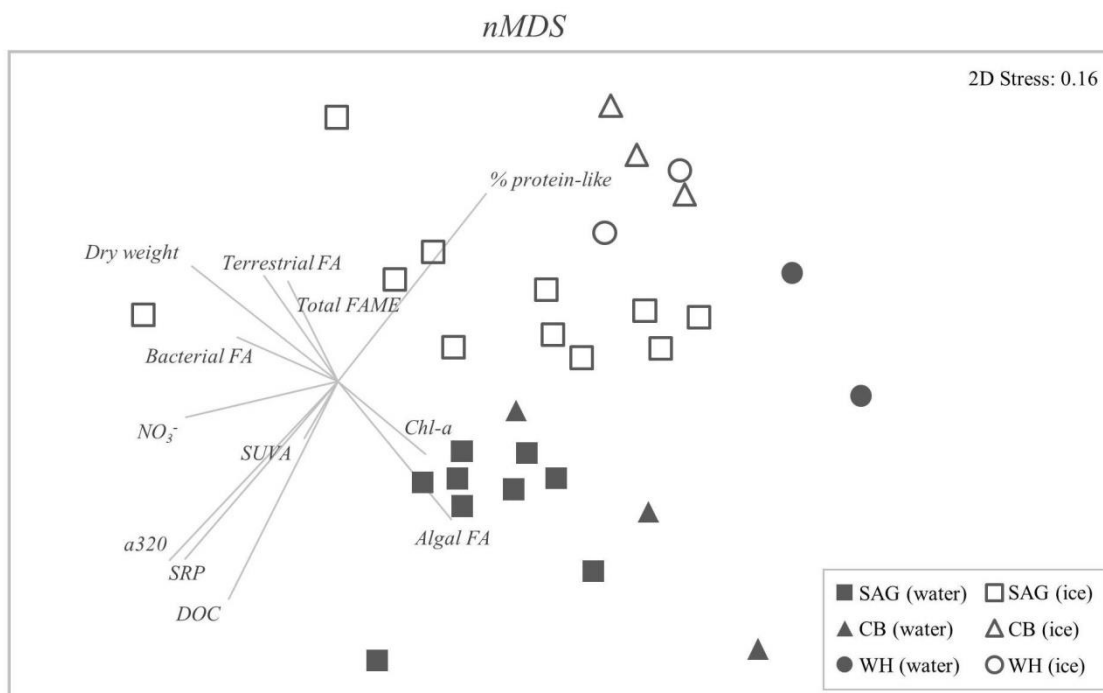


Fig. 9 Non-metric multidimensional scaling (nMDS) plot of dissolved and particulate fractions properties of water (filled symbols) and ice (empty symbols) at Saguenay (SAG; squares), Cambridge Bay (CB; triangles) and Ward Hunt regions (CB; circles). Data were log transformed and standardized (stress 0.16). Abbreviations are defined in the text.

Table 4. Summary of PER-MANOVAs (with 999 permutations) showing the effects of region (Reg; SAG, CB, WH) and compartment (Co; ice, water) on the multivariate structure of dissolved and particulate properties (see Methods). Significant results are shown in bold.

	df	Pseudo-F	P (perm)
Region	2	5.06	0.0001
Compartment	1	7.03	0.0001
Reg × Co	2	2.94	0.0001
Residual	24		

Carbon sources – The fatty acid composition of the water was dominated by algal fatty acid origin; SAG 39%, CB 67% and WH 76%, indicating an important autochthonous source of the carbon and was composed of a small proportion of terrestrial fatty acids; SAG 24%, CB 7% and WH 5%, related to a minor allochthonous carbon source (Fig. 10). In the ice, the carbon source was different: the fatty acid analysis revealed a small portion of the algal fatty acids (SAG 6%, CB 10% and WH 12%) and important proportions of terrestrial fatty acids (SAG 47%, CB 27% and WH 16%), indicating an important allochthonous source of the carbon.

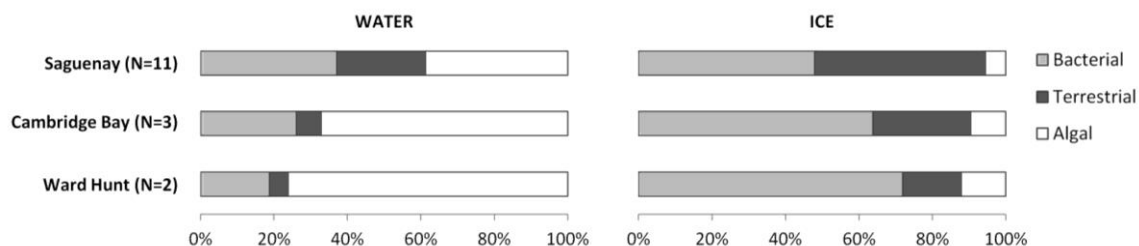


Fig. 10 Fatty acid composition (bacterial, terrestrial and algal compounds) of the water and ice of Saguenay (N=11), Cambridge Bay (N=3) and Ward Hunt (N=2) areas. N is the number of lakes.

Effect of seasonality – The measure of dissolved and particulate properties of the ice and water in the boreal Lake Simoncouche (Saguenay, QC) over the season revealed interesting patterns (Fig. 11 and Fig. 12). Over the winter and as the ice cover thickened, we measured a decrease of

DOC concentration in the ice, supporting the DOC exclusion during ice formation (Fig. 11A) and an increase of the terrestrial fatty acid concentration over the season (Fig. 12D) and of the % of protein-like compounds in late winter, an indicator of small molecules and a possible indicator of algae-derived DOM (Fig. 11C).

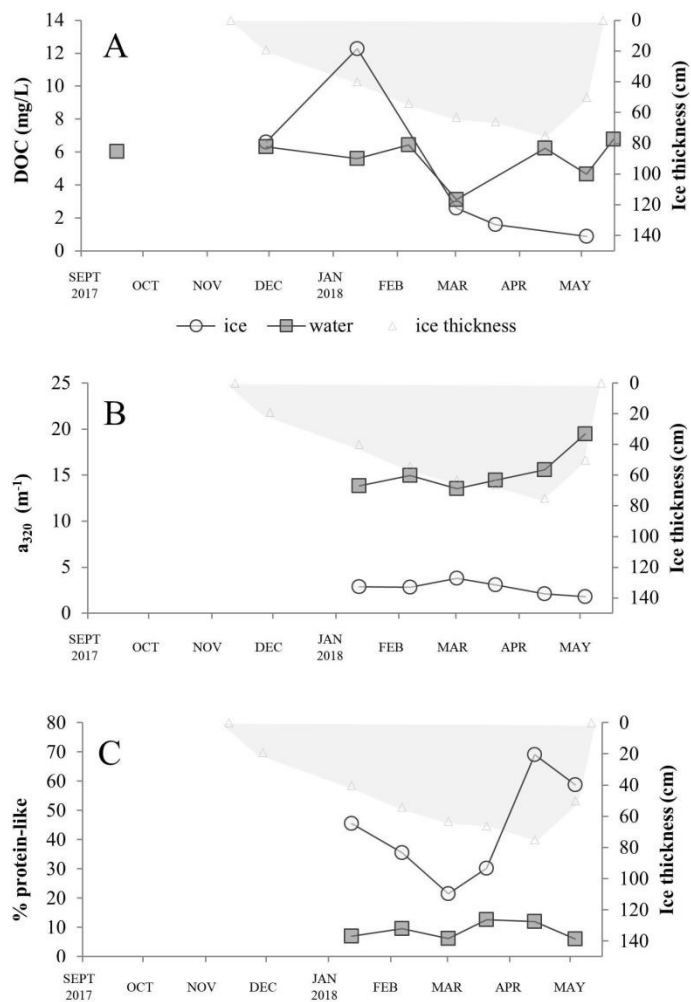


Fig. 11 Seasonal changes in (A) DOC concentration (mg/L), (B) CDOM absorption coefficient at 320 nm (m^{-1}) and (C) percentage of protein-like compounds in the water (dark gray squares) and ice (pale gray dots) of Saguenay region from September 2017 to May 2018. Ice values are from the total ice cores. Values are means \pm SE. The ice cover period was from 12 November 2017 to 11 May 2018 and is shown as the grey area.

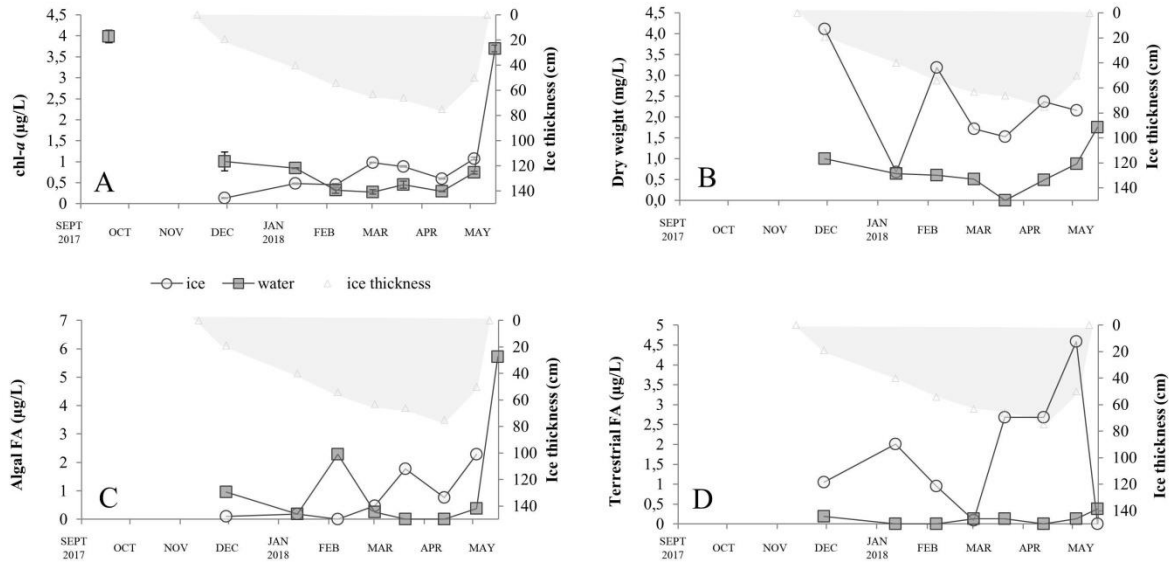


Fig. 12 Seasonal changes in (A) chl-*a* concentration ($\mu\text{g/L}$), (B) dry weight concentration (mg/L), (C) algal FA concentration ($\mu\text{g/L}$) and (D) terrestrial FA concentration ($\mu\text{g/L}$) of the water (dark gray squares) and ice (pale gray dots) of Saguenay region from September 2017 to May 2018. Ice values are from the total ice cores. Values are means \pm SE. The ice cover period was from 12 November 2017 to 11 May 2018 and is shown as the grey area.

The dissolved and particulate properties of the ice and water in the Arctic Greiner Lake (Cambridge Bay, NU) did not seem to fluctuate much during the winter (Fig. 13 and Fig. 14). The water was nearly always more concentrated in both dissolved and particulate carbon fractions. The only exception was the % protein-like compounds that was higher in the ice than in water. The only property that changed substantially was the dry weight, which was more concentrated in the ice of June than in April.

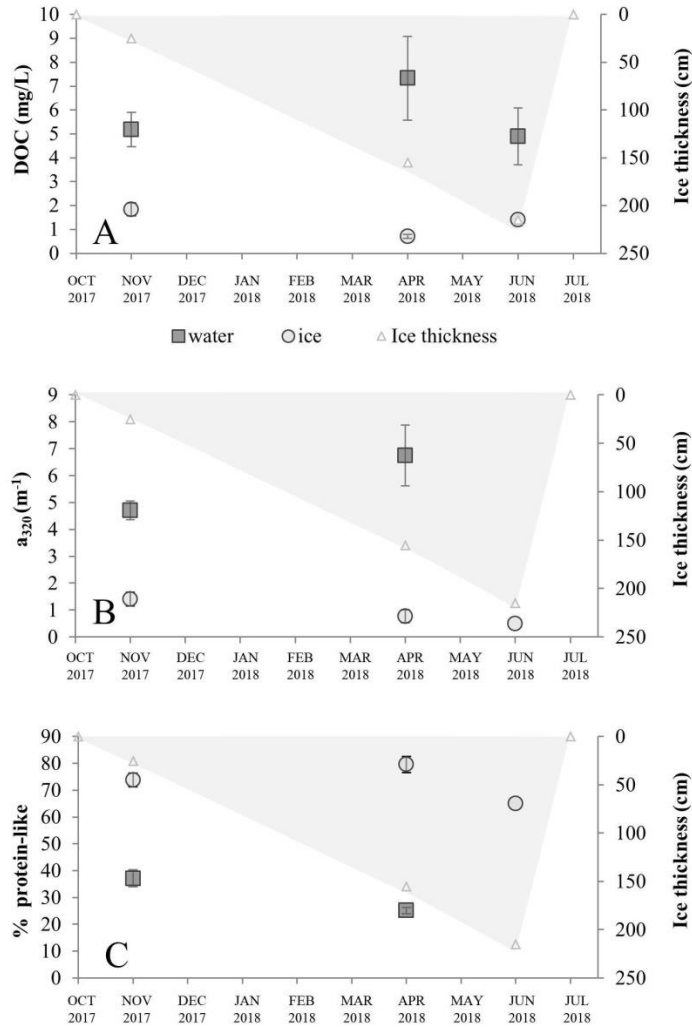


Fig. 13 Seasonal changes in (A) DOC concentration (mg/L), (B) CDOM absorption coefficient at 320 nm (m^{-1}) and (C) percentage of protein-like compounds of the water (dark gray squares) and ice (pale gray dots) of Cambridge Bay region in November (N=6), April (N=3) and June (N=1). Ice values are from the total ice cores. Values are means \pm SE. N is the number of lakes. No chl-*a* and fatty acids were measured in ice in November.

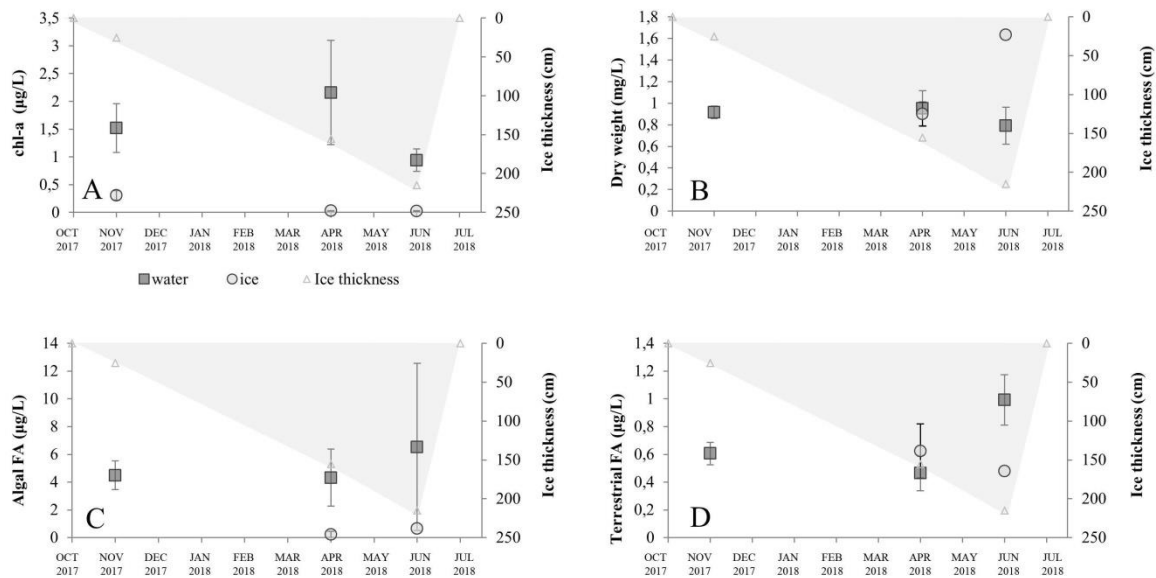


Fig. 14 Seasonal changes in (A) chl-*a* concentration ($\mu\text{g/L}$), (B) dry weight concentration (mg/L), (C) algal FA concentration ($\mu\text{g/L}$) and (D) terrestrial FA concentration ($\mu\text{g/L}$) of the water (dark gray squares) and ice (pale gray dots) of Cambridge Bay region in November ($N=6$), April ($N=3$) and June ($N=1$). Ice values are from the total ice cores. Values are means \pm SE. N is the number of lakes. No chl-*a* and fatty acids were measured in ice in November.

Light penetration through boreal and Arctic ice followed the same general pattern but with large differences in timing in these two systems, which are located at different latitudes and hence have different exposures to incident light. In boreal lakes, the ice formed in mid-November and a portion of the light continued to penetrate the ice for about a month until a thick snow cover (about 20 cm) absorbed all light. During the winter, some warming events and rain melted the snow and allowed increased light penetration, like observed on January 12th, 2018 in Simoncouche Lake (Fig. 15). In late April, when the ice started to melt, the light penetration increased, about one month before the ice breakup. In Arctic Greiner Lake (CB), the ice formed at the end of September and the light penetration decreased within a month (Fig. 16). Little snow accumulates in this polar desert

region and the declining light is more a result of the low zenith angle of the sun. Toward the winter, almost no light penetrated the water. In early June, as the ice started to melt, we measured a rapid increase of the light in the water, which would allow spring primary production.

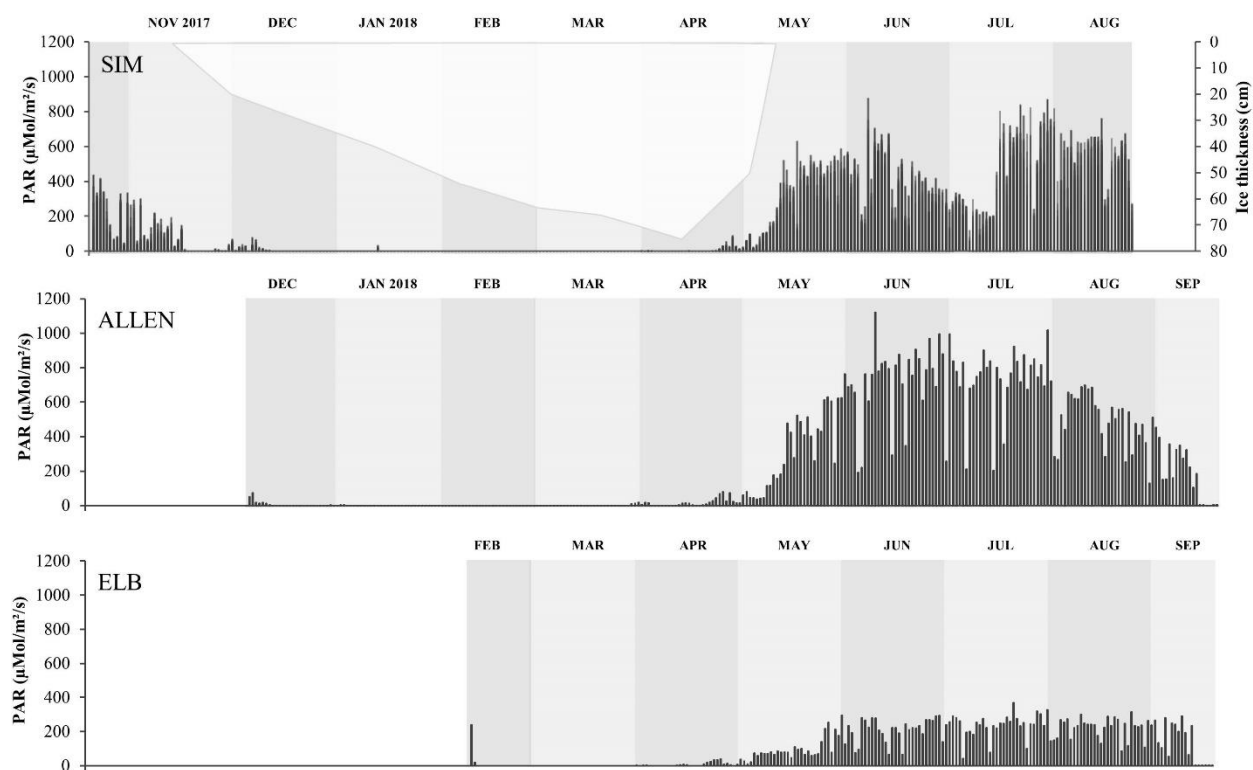


Fig. 15 Seasonal changes in Photosynthetically Active Radiation (PAR) ($\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$) and ice cover thickness (cm) in boreal lakes Simoncouche (Saguenay, QC) from October 19th, 2017 to August 23th, 2018, Allen (Saguenay, QC) from December 5th, 2017 to September 9th, 2018 and ELB (Saguenay, QC) from February 10th, 2018 to September 9th, 2018. Data were recorded every 30 minutes with a Ruskin RBR Maestro. The different level of PAR in summer among the three lakes is due to differences in DOC concentration (6.1, 4.3 and 10.2 mg/L).

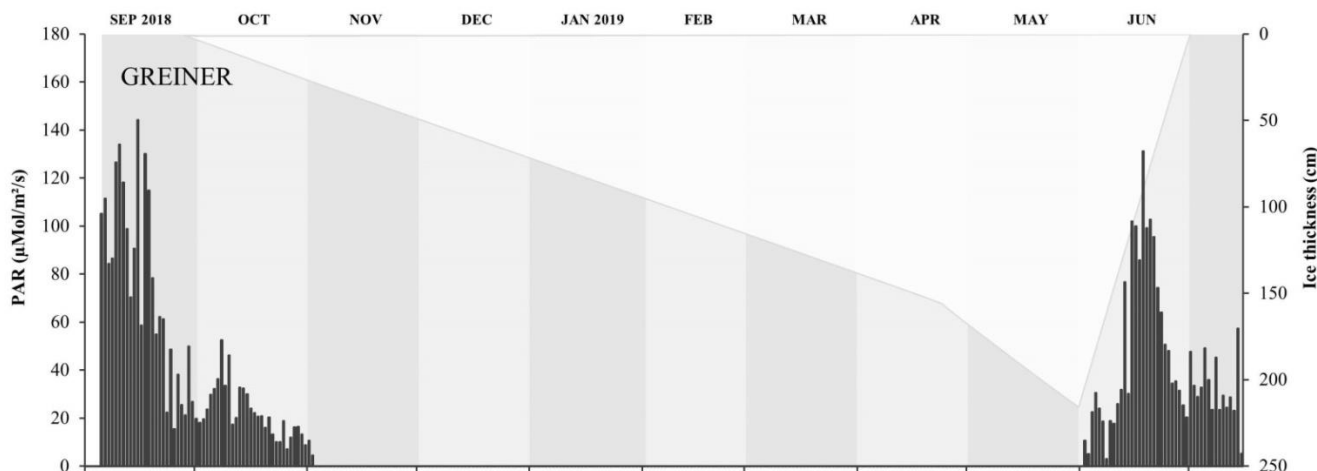


Fig. 16 Seasonal changes in Photosynthetically Active Radiation (PAR) ($\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$) and ice cover thickness (cm) in Arctic Greiner Lake (Cambridge Bay, NU) from September 5th, 2018 to July 15th, 2019. Data were recorded every 30 minutes with a Ruskin RBR Maestro.

2.4 DISCUSSION

2.4.1 CHL-A WITHIN THE ICE

The chl-*a* measurement is an indicator of algae presence, but does not allow determining whether the algal source was alive or not when the sample was taken. The results presented here show that there was detectable chl-*a* in all samples of lake ice, indicating that freshwater ice algae may not be as rare as previously thought. The chl-*a* was evenly distributed throughout the lake ice, with no significant difference among the water-ice interface and the upper sections. In marine ice, algae are mainly concentrated in the bottom of the ice, resulting in much higher chl-*a* concentrations near the bottom of sea ice cores (Hsiao 1980; Leu *et al.* 2015). Some studies on lake ice have also measured higher chl-*a* concentrations in the bottom of the ice. String-like algae aggregations hanging from the lower side of the ice like found in Lake Baikal (Obolkina *et al.* 2000) or active and passive migration of algae in shallow lakes from the sediments to the water column facilitating the algae

colonization of ice cover as in southern Canada (Lake Saint-Pierre , Québec; Frenette *et al.* 2008) or in Antarctica (McMurdo Dry Valley lakes; Priscu *et al.* 1998) could lead to higher chl-*a* concentrations in the bottom of ice covers even in freshwater ice. The lack of differentiation of concentrations among different sections of the ice we sampled could be a result of different dynamics operating in the boreal and arctic lake ice than in the fluvial and Antarctic lakes previously studied, such as freezing processes, water bodies' movement and snow and rain precipitations. It is also possible that chl-*a* accumulates differently in the ice among years as our preliminary result (Introduction, Fig 2) highlighted a high concentration at the ice-water interface.

Although our chl-*a* results differed in the pattern of distribution within the ice relative to the few other published observations of freshwater ice algae, they were similar in concentrations. The chl-*a* concentrations in the ice of all the three regions studied were in general low (< 1 µg/L). Lake Bonney (Antarctica) that has a 4 meters thick permanent ice cover has a maximal chl-*a* concentration of about 1.25 µg/L which is located in the ice 2 meters from the surface of the ice (Priscu *et al.* 1998). In Lake Saint-Pierre (Qc), Frenette *et al.* measured chl-*a* concentrations varying from 0.5 to 169 µg/L, with maximal concentrations observed at the ice-water interface. In some occasions, contrary to our observations, they observed channels within the ice, related to higher chl-*a* concentration. They also sometimes saw algae accumulation at the ice-water interface. This could be turbulent resuspension of algae, as well as creation of frazil ice (fusion of many crystals) with more space via turbulent mixing, unlike congelation ice that is formed by slow accretion. Chl-*a* values of the ice we sampled are well below sea ice values: we measured values from 0.034 mg/m² in Thores Lake (Ward Hunt) to 0.94 mg/m² in Allen Lake (Saguenay) (mean values are shown in Fig. 5). In high latitude marine systems, ice microalgae are present as soon as the ice forms in the fall (Horner et Schrader 1982). It has been long recognized that the sea ice microalgae play an important role in marine food webs (Meguro *et al.* 1966; Meguro *et al.* 1967; Horner et Alexander

1972; Alexander 1974; Michel *et al.* 2002; Vincent *et al.* 2011), and can account for 10 to 25% of total annual Arctic primary production (Michel *et al.* 2002). In marine ice, chl-*a* concentrations vary greatly depending upon the time of the year, station locations and portions of the ice core sampled. In Canadian Arctic sea ice sampled by Hsiao (1980), chl-*a* concentrations varied from 0,023 mg/m² in November to 7,58 mg/m² in late May (Hsiao 1980). These quantities were comparable to other sea ice systems (Leu *et al.* 2015). This is most likely explained by the difference in ice structure (see section 2.4.6), forming many more potentially inhabitable microhabitats for marine ice organisms than for in freshwater ice organisms. Also, all our lakes had snow on the surface of the ice reducing the light intensity greatly and possibly contributing to the lower chl-*a* concentration.

Our results show that in boreal lakes of Saguenay, the ice had significantly more chl-*a* than water. In freshwater, chl-*a* concentrations in water under ice vary greatly: previous under-ice studies reported chl-*a* values ranging from undetectable values (Hawes 1985) up to 154 µg/L (Twiss *et al.* 2012). These studies did not report the chl-*a* concentration ratio between ice and the underlying integrated water.

The higher total phytoplankton biovolumes counted in Saguenay than in Cambridge Bay suggest that the Arctic ice may be too dense to furnish potential algal habitats, but that the porous boreal ice might have more space for microbial communities. We have no quantitative measure of the ice density, but visual observations clearly showed denser ice in the arctic than in the boreal ice. These results are consistent with the chl-*a* concentrations measured. The dominant algal genera were small phytoflagellates (*Peridinium*, *Cryptomonas* *Gymnodinium* and *Plagioselmis*) in Saguenay and *Dinobryon* and small diatoms in Cambridge Bay. We expect these small flagellated hence motile species to be high up in the water column as close to the ice as possible in early winter to harvest the last light that is penetrating through the ice cover, and they might then be

incorporated to the ice as it forms. These minute cells are quite different from the large colonies found in sea ice (Leu *et al.* 2015). The Arctic Ocean ice harbors diverse algal communities, strongly dominated by pennate diatoms (Syvertsen 1991; Poulin *et al.* 2011), with the genera *Nitzschia*, *Navicula* and *Fragilariopsis* occupying a particularly prominent role (Horner *et al.* 1992; von Quillfeldt *et al.* 2009).

2.4.2 ORGANIC CARBON IN LAKE ICE

Belzile *et al.* (2002) studied different exclusion factors for impurities from ice during freezing process in Canadian lake waters. Their results showed that DOC was strongly excluded from lake and river ice, which is consistent with our results. We also measured higher DOC values in Saguenay and Cambridge Bay waters than in the ice. This exclusion process also affects other solutes, concordant with the higher SRP and NO_3^- values we measured in the water than in the ice, as the ice tends to form as pure crystals, rejecting impurities in the freezing process (Adams 1981; Welch et Legault 1986; Schmidt *et al.* 1991; Wharton Jr *et al.* 1993). In sea ice, DOM is also partly excluded from ice during freezing, although organic carbon derived from ice algae result in DOC values that are orders of magnitude higher than in the underlying waters (Perovich *et al.* 1998; Belzile *et al.* 2000).

Although dissolved matter is excluded from the ice during freezing, our results show that particulate material can accumulate in the ice during the winter and this, by variable processes. In regions with high snow precipitation, like in Saguenay, when the mass of snow cover exceeds ice buoyancy, water penetrates to the top of the ice through cracks, and the wet snow freezes on top of the ice, creating snow ice. The freezing of this slush layer concentrates impurities in the water layers, creating colored horizontal bands in snow ice, structures called humic fingers, studied by Salonen *et al.* (2010). These humic fingers are not interconnected like sea ice network brine

channels and thus do not compose a comparable environment, but they imply that freshwater ice may contain organic carbon that sustains microbial communities.

Organic material can also come from outside the lake, brought by precipitation, the wind or water inflows. Snow precipitation distribute associated materials across on the ice covers. Harding *et al.* (2011) studied microbes in High Arctic snow and found that microbiota are widely dispersed via wind and precipitation across the High Arctic and are a common feature of the snow-pack environment. Their measures revealed that snow microbial communities likely contained a mixture of nonliving and living cells. The high proportion of bacterial fatty acids we measured in the ice might be a combination of living and nonliving organisms coming from the lake, blown in by the wind, as well as deposited in snow precipitation.

Land materials can also be brought to the ice cover by wind and by runoff during rain or warming events. Land materials vary greatly among the different studied sites, as boreal lakes watersheds comprise trees, plants and topography, Cambridge Bay lakes watersheds are constituted of flat arctic tundra and Ward Hunt region lakes watersheds are constituted of arctic tundra with topography. The importance of these organic matter inputs is well reflected by the totally different carbon sources in the ice and the underlying water. The ice contains higher terrestrial fatty acid proportions, indicating an important allochthonous source of carbon. Riverine DOC is a major carbon input in spring in boreal lakes, but our data (Fig. 10) combined with Grosbois *et al.* (2019), shows that ice also may play an important role as a carbon source for aquatic systems (Fig. 17).

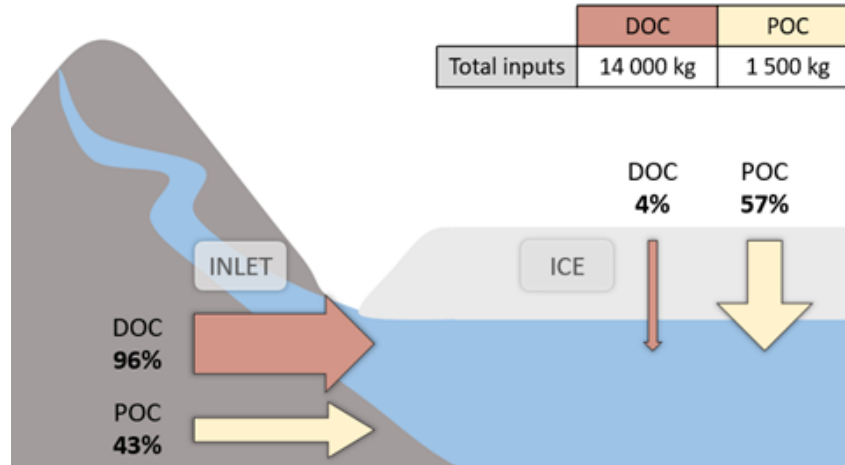


Fig. 17 Dissolved and particulate organic carbon spring inputs in Lake Simoncouche (Saguenay, QC) from inlet and ice cover. Data from Grosbois *et al.* (2019).

2.4.3 SEASONALITY CHANGES

The structure of the lake ice differed among the sampling regions, reflecting different ice formation processes and effects on the distribution and nature of physical microenvironments. In freshwater systems, two types of ice form: clear ice, formed by accretion at the water-ice interface and white ice, resulting from the freezing of flooded snow on the ice surface. Ice from Saguenay was composed of a heterogeneous mix of clear and white ice layers, reflecting different rates of cooling, freezing and thawing. This heterogeneity in structure might provide habitats for microorganisms and the freezing process allows material accumulation in between clear and white ice as described by Salonen *et al.* (2010). In Cambridge Bay and Ward Hunt, the ice was all clear ice containing small dispersed air bubbles. This Arctic lake ice dense structure agrees with the idea that freshwater ice might be a more limited environment for microorganism (Vincent 2004). However, as previously reported, the ice bubbles could act as solar energy traps and develop their own microenvironment of gas and water (Vincent, 2004) and might be possible microcosms for

microbial activity. These freshwater ice structures differ considerably from sea ice brine channels found in bottom layers and harbor the rich and well-studied microbial marine communities.

Light penetration through ice cover is a key component of aquatic system studies as it shows when primary production could potentially be available, as light can be the limiting factor for photosynthesis under or within ice. Light transmission through ice cover varies spatially (Cloern *et al.* 1992; Arrigo et Thomas 2004) and temporally (Tanabe *et al.* 2008; Bruesewitz *et al.* 2015) according to the heterogeneous ice and overlying snow conditions. In Saguenay, some warming events and rain allowed increased light penetration, like observed on January 12th, 2018 in Simoncouche Lake, indicating that the snow cover plays a key role in light attenuation. Such winter rain events are forecasted to be more common in the future (Pörtner *et al.* 2019). In the polar desert climate in Cambridge Bay, less snow accumulates on the ice cover due to less precipitation and strong winds. However, almost no light was measured under the ice before June. In June, even through a 2 meter thick ice cover, light penetrated to the underlying water, indicating that in the Arctic, it is more day length than ice thickness that controls the under ice light availability. It should be noted that our measurements were recorded about 1 m depth below the ice and there would be higher light availability at the interface and within the ice.

2.5 CONCLUSIONS

Winter is the most unexplored season in ecology, especially for ice-covered ecosystems. Freshwater ice has so far received very little attention, which is rapidly changing. Our results show that the ice forms an large reserve of organic carbon in northern lakes. All of the organic material accumulated in the ice could potentially be transformed physically and biologically (by bacteria present in the ice in winter) into smaller particles, available to organisms when the ice melts in the spring. This phenomenon can play a major role in the entire carbon cycle in lakes. The spring material input from ice is probably even more drastic in shallow lakes. An Arctic lake 5 meters deep, which has a 2 meter ice cover, receives a large quantity of dissolved and particulate organic material into the water in spring when the ice melts. This necessarily has impacts on different organisms. This accumulated material release from the ice may also increase in the future, as winter rain events and associated runoff from the catchment increase in the boreal regions, and as the permanently frozen ground, permafrost, continues to thaw in the Arctic, exposing new ground to the effect of the wind and wind-driven organic carbon.

CHAPITRE 3

CONCLUSION

L'hiver est la saison la moins explorée en écologie, principalement pour les écosystèmes couverts de glace. La très pauvre quantité de recherches portant sur les systèmes aquatiques d'eau douce sous glace est surprenante, considérant que la moitié des lacs du monde gèlent périodiquement, représentant plus de 50 millions de lacs (Verpoorter *et al.* 2014). De plus, la majorité des lacs du monde sont situés entre 60° et 66°N où la durée du couvert de glace des lacs est en moyenne supérieure à 150 jours par année (Weyhenmeyer *et al.* 2011). Le peu d'attention portée à la glace d'eau douce de la part de la communauté scientifique jusqu'à maintenant est rapidement en train de changer.

Dans le but d'acquérir des connaissances relatives aux systèmes lacustres couverts de glace, nos résultats ont révélé un rôle majeur joué par la glace des lacs nordiques jusqu'alors inconnu, soit celui d'une importante réserve de carbone organique pour l'ensemble de l'écosystème. Par différents processus comme les précipitations de neige, les particules de sol et les feuilles apportées par le vent, le ruissellement à la surface du couvert de glace et l'eau du lac qui submerge le couvert de glace et s'intègre à la neige, la glace semble accumuler au cours de la saison une importante quantité de carbone organique, principalement d'origine allochtone. Ce carbone organique, principalement sous forme particulaire, pourrait potentiellement être transformé au cours de la saison, par des processus physiques et biologiques, par les bactéries présentes dans la glace en hiver, en particules de plus petites tailles disponibles pour les organismes lors de la fonte du couvert de glace au printemps. Ce relâchement printanier de matière organique dans les lacs, jusqu'ici jamais étudié, pourrait jouer un rôle majeur dans l'ensemble du cycle du carbone des lacs.

Les lacs ayant un grand rapport surface-volume peuvent avoir des conséquences d'autant plus importantes suite aux phénomènes d'apport de matière organique accumulée dans la glace et libérée dans la colonne d'eau sous-jacente lors de la fonte printanière ainsi que d'exclusion de la portion dissoute de la matière organique lors de la formation de la glace en début de saison hivernale. La libération de matériel organique provenant de la glace de grands lacs peu profonds peut significativement augmenter la concentration de matériel organique dans l'eau sous-jacente. Par exemple, comme rapporté par Belzile *et al.* (2002), la concentration de COD mesurée dans l'eau du lac Kachishayoot en été était de 3.7 à 4.4 mg L⁻¹ (Gibson *et al.* 2001). Ce lac a une profondeur moyenne de 2 mètres et le couvert de glace atteint une épaisseur maximale d'un mètre à la fin de l'hiver. Une concentration de COD de 2 mg L⁻¹ a été mesurée dans la glace, ce qui implique une augmentation d'environ 50% de la concentration de COD dans la colonne d'eau. Cette importante augmentation de la concentration de COD dans l'eau a nécessairement d'importants effets sur les différents organismes de ce lac.

Ce relâchement de matière accumulée dans la glace pourrait également augmenter à l'avenir, à mesure que les pluies hivernales et le ruissellement provenant du bassin versant augmenteront dans les régions boréales, et que le sol gelé en permanence, le pergélisol, continue de dégeler en Arctique, exposant de nouveaux sols et du carbone organique à l'effet du vent. Le pergélisol des toundras représente l'un des plus grands réservoirs de carbone organique de la Terre et avec le réchauffement climatique, le pergélisol dégèle à un rythme accéléré (Walter *et al.* 2006). Il est en effet attendu que les apports allochtones provenant de la dégradation du pergélisol aient une influence marquée sur les processus internes des lacs et le réseau trophique pélagique.

Le réchauffement climatique cause des réductions importantes de l'épaisseur et de la durée du couvert de glace des lacs à travers le monde (Magnuson *et al.* 2000; Benson *et al.* 2012; Shuter

et al. 2013) sans que nous n'ayons une complète compréhension des processus écologiques actuels opérant dans ces écosystèmes. La revue de littérature réalisée par Hampton *et al.* (2017) montre que les environnements lacustres sous-glace sont biologiquement dynamiques et que, dans certains cas, comprendre les processus opérant en hiver peut servir à prédire les conditions de l'été suivant, ce qui souligne l'importance d'approfondir les connaissances relatives aux processus des écosystèmes couverts de glace.

Les résultats présentés dans ce mémoire sont des données illustrant l'importance de la glace d'eau douce dans les écosystèmes lacustres. Dans la réalité climatique actuelle, il y a un urgent besoin d'approfondir les connaissances relatives à cet environnement très peu étudié. Entre autres, le phénomène de relâchement de matière organique printanier de la glace vers l'eau sous-jacente des lacs nordiques mérite une attention particulière, considérant l'importance du carbone dans l'ensemble des écosystèmes lacustres. Aussi, une étude détaillée des processus de transformation du carbone dans la glace au cours de la saison serait nécessaire afin de bien prévoir l'impact de la réduction de la durée et de l'épaisseur de la glace des lacs à travers le monde.

LISTE DE RÉFÉRENCES

- Adams WP. 1981. Snow and ice on lakes. Handbook of Snow: Principles, Processes, Management and Use : 437-474.
- Alexander V. 1974. Primary productivity regimes of the nearshore Beaufort Sea, with reference to potential roles of ice biota. The Coast and Shelf of the Beaufort Sea : 609-632.
- Anderson M, Gorley RN et Clarke RK. 2008. Permanova+ for primer: Guide to Software and Statistical Methods. Primer-E Limited.
- Arrigo KR. 2014. Sea ice ecosystems. Annual Review of Marine Science, 6 : 439-467.
- Arrigo KR et Brown CW. 1996. Impact of chromophoric dissolved organic matter on UV inhibition of primary productivity in the sea. Marine Ecology Progress Series, 140 : 207-216.
- Arrigo KR et Thomas DN. 2004. Large scale importance of sea ice biology in the Southern Ocean. Antarctic Science, 16 : 471-486.
- Belzile C, Gibson JAE et Vincent WF. 2002. Colored dissolved organic matter and dissolved organic carbon exclusion from lake ice: Implications for irradiance transmission and carbon cycling. Limnology and Oceanography, 47 : 1283-1293.
- Belzile C, Johannessen SC, Gosselin M, Demers S et Miller WL. 2000. Ultraviolet attenuation by dissolved and particulate constituents of first-year ice during late spring in an Arctic polynya. Limnology and Oceanography, 45 : 1265-1273.
- Benson BJ, Magnuson JJ, Jensen OP, Card VM, Hodgkins G, Korhonen J, Livingstone DM, Stewart KM, Weyhenmeyer GA et Granin NG. 2012. Extreme events, trends, and variability in Northern Hemisphere lake-ice phenology (1855–2005). Climatic Change, 112 : 299-323.
- Boetius A, Anesio AM, Deming JW, Mikucki JA et Rapp JZ. 2015. Microbial ecology of the cryosphere: sea ice and glacial habitats. Nature Reviews Microbiology, 13 : 677.
- Boetius A, Albrecht S, Bakker K, Bienhold C, Felden J, Fernández-Méndez M, Hendricks S, Katlein C, Lalande C et Krumpen T. 2013. Export of algal biomass from the melting Arctic sea ice. Science, 339 : 1430-1432.
- Bondarenko N, Timoshkin O, Röpstorf P et Melnik N. 2006. The under-ice and bottom periods in the life cycle of *Aulacoseira baicalensis* (K. Meyer) Simonsen, a principal Lake Baikal alga Hydrobiologia, 568 : 107-109.
- Bruesewitz DA, Carey CC, Richardson DC et Weathers KC. 2015. Under-ice thermal stratification dynamics of a large, deep lake revealed by high-frequency data. Limnology and Oceanography, 60 : 347-359.

- Campbell JL, Mitchell MJ, Groffman PM, Christenson LM et Hardy JP. 2005. Winter in northeastern North America: a critical period for ecological processes. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 3 : 314-322.
- Carpenter SR, Cole JJ, Kitchell JF et Pace ML. 1998. Impact of dissolved organic carbon, phosphorus, and grazing on phytoplankton biomass and production in experimental lakes. *Limnology and Oceanography*, 43 : 73-80.
- Catalá TS, Reche I, Fuentes-Lema A, Romera-Castillo C, Nieto-Cid M, Ortega-Retuerta E, Calvo E, Alvarez M, Marrasé C et Stedmon CA. 2015. Turnover time of fluorescent dissolved organic matter in the dark global ocean. *Nature Communications*, 6 : 5986.
- Cavicchioli R. 2016. On the concept of a psychrophile. *Multidisciplinary Journal of Microbial Ecology*, 10 : 793.
- Clarke KR, Tweedley JR et Valesini FJ. 2014. Simple shade plots aid better long-term choices of data pre-treatment in multivariate assemblage studies. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 94 : 1-16.
- Clarke KR et Gorley RN. 2015. *PRIMER v7: User Manual/Tutorial*. PRIMER-E, Plymouth.
- Cloern JE, Alpine AE, Cole BE et Heller T. 1992. Seasonal changes in the spatial distribution of phytoplankton in small, temperate-zone lakes. *Journal of Plankton Research*, 14 : 1017-1024.
- Cole GA et Weihe PE. 2015. *Textbook of limnology*. Waveland Press.
- Curl H, Hardy JT et Ellermeier R. 1972. Spectral absorption of solar radiation in alpine snowfields. *Ecology*, 53 : 1189-1194.
- Duval B, Duval E et Hoham RW. 1999. Snow algae of the Sierra Nevada, Spain, and high Atlas mountains of Morocco. *International Microbiology*, 2 : 39-42.
- Felip M, Sattler B, Psenner R et Catalan J. 1995. Highly active microbial communities in the ice and snow cover of high mountain lakes. *Applied and Environmental Microbiology*, 61 : 2394-2401.
- Feller G et Gerday C. 2003. Psychrophilic enzymes: hot topics in cold adaptation. *Nature Reviews Microbiology*, 1 : 200.
- Fellman JB, Hood E et Spencer RG. 2010. Fluorescence spectroscopy opens new windows into dissolved organic matter dynamics in freshwater ecosystems: A review. *Limnology and Oceanography*, 55 : 2452-2462.
- Finstad AG, Forseth T, Næsje TF et Ugedal O. 2004. The importance of ice cover for energy turnover in juvenile Atlantic salmon. *Journal of Animal Ecology*, 73 : 959-966.
- Fountain AG, Campbell JL, Schuur EA, Stammerjohn SE, Williams MW et Ducklow HW. 2012. The disappearing cryosphere: impacts and ecosystem responses to rapid cryosphere loss. *BioScience*, 62 : 405-415.

- Frenette JJ, Thibeault P, Lapierre JF et Hamilton PB. 2008. Presence of Algae in Freshwater Ice Cover of Fluvial Lac Saint-Pierre (St. Lawrence River, Canada). *Journal of Phycology*, 44 : 284-291.
- Fryxell GA. 1983. Survival strategies of the algae. CUP Archive.
- Gibson JA, Vincent WF, Nieke B et Pienitz R. 2000. Control of biological exposure to UV radiation in the Arctic Ocean: Comparison of the roles of ozone and riverine dissolved organic matter. *Arctic*, 53 : 372-382.
- Gibson J, Vincent W et Pienitz R. 2001. Hydrologic control and diurnal photobleaching of CDOM in a subarctic lake. *Archiv für Hydrobiologie*, 152 : 143-159.
- Goldman CR, Elser JJ, Richards RC, Reuters JE, Priscu JC et Levin A. 1996. Thermal stratification, nutrient dynamics, and phytoplankton productivity during the onset of spring phytoplankton growth in Lake Baikal, Russia. *Hydrobiologia*, 331 : 9-24.
- Goss R et Jakob T. 2010. Regulation and function of xanthophyll cycle-dependent photoprotection in algae. *Photosynthesis Research*, 106 : 103-122.
- Grace Analytical Lab. 1994. Standard operating procedure for phytoplankton analysis.
- Grosbois G, Mariash H, Schneider T et Rautio M. 2017. Under-ice availability of phytoplankton lipids is key to freshwater zooplankton winter survival. *Scientific Reports*, 7 : 11543.
- Grosbois G et Rautio M. 2018. Active and colorful life under lake ice. *Ecology*, 99 : 752-754.
- Grosbois G, Vachon D, del Giorgio P et Rautio M. 2019. Efficiency of crustacean zooplankton in transferring allochthonous carbon in a boreal lake. *Ecology* (in revision).
- Hampton SE, Moore MV, Ozersky T, Stanley EH, Polashenski CM et Galloway AW. 2015. Heating up a cold subject: prospects for under-ice plankton research in lakes. *Journal of Plankton Research*, 37 : 277-284.
- Hampton SE, Galloway AW, Powers SM, Ozersky T, Woo KH, Batt RD, Labou SG, O'Reilly CM, Sharma S et Lottig NR. 2017. Ecology under lake ice. *Ecology Letters*, 20 : 98-111.
- Harding T, Jungblut AD, Lovejoy C et Vincent WF. 2011. Microbes in high arctic snow and implications for the cold biosphere. *Applied and Environmental Microbiology*, 77 : 3234-3243.
- Hawes I. 1985. Factors controlling phytoplankton populations in maritime Antarctic lakes. Dans : *Antarctic Nutrient Cycles and Food Webs*. Springer, p. 245-252.
- Helms JR, Stubbins A, Ritchie JD, Minor EC, Kieber DJ et Mopper K. 2008. Absorption spectral slopes and slope ratios as indicators of molecular weight, source, and photobleaching of chromophoric dissolved organic matter. *Limnology and Oceanography*, 53 : 955-969.
- Horner R et Alexander V. 1972. Algal populations in Arctic sea ice: An investigation of heterotrophy. *Limnology and Oceanography*, 17 : 454-458.

- Horner R et Schrader G. 1982. Relative contributions of ice algae, phytoplankton, and benthic microalgae to primary production in nearshore regions of the Beaufort Sea. *Arctic* : 485-503.
- Horner R, Ackley SF, Dieckmann GS, Gulliksen B, Hoshiai T, Legendre L, Melnikov IA, Reeburgh WS, Spindler M et Sullivan CW. 1992. Ecology of sea ice biota. *Polar Biology*, 12 : 417-427.
- Hsiao SI. 1980. Quantitative composition, distribution, community structure and standing stock of sea ice microalgae in the Canadian Arctic. *Arctic* : 768-793.
- Kohlbach D, Graeve M, Lange B, David C, Peeken I et Flores H. 2016. The importance of ice algae-produced carbon in the central Arctic Ocean ecosystem: Food web relationships revealed by lipid and stable isotope analyses. *Limnology and Oceanography*, 61 : 2027-2044.
- Kothawala DN, Stedmon CA, Müller RA, Weyhenmeyer GA, Köhler SJ et Tranvik LJ. 2014. Controls of dissolved organic matter quality: Evidence from a large-scale boreal lake survey. *Global Change Biology*, 20 : 1101-1114.
- Krembs C, Eicken H et Deming JW. 2011. Exopolymer alteration of physical properties of sea ice and implications for ice habitability and biogeochemistry in a warmer Arctic. *Proceedings of the National Academy of Sciences* : 201100701.
- Laurion I, Vincent WF et Lean DR. 1997. Underwater ultraviolet radiation: development of spectral models for northern high latitude lakes. *Photochemistry and Photobiology*.
- Lennon JT et Jones SE. 2011. Microbial seed banks: the ecological and evolutionary implications of dormancy. *Nature Reviews Microbiology*, 9 : 119.
- Leu E, Mundy C, Assmy P, Campbell K, Gabrielsen T, Gosselin M, Juul-Pedersen T et Gradinger R. 2015. Arctic spring awakening: Steering principles behind the phenology of vernal ice algal blooms. *Progress in Oceanography*, 139 : 151-170.
- Magnuson JJ, Robertson DM, Benson BJ, Wynne RH, Livingstone DM, Arai T, Assel RA, Barry RG, Card V et Kuusisto E. 2000. Historical trends in lake and river ice cover in the Northern Hemisphere. *Science*, 289 : 1743-1746.
- Markager S et Vincent WF. 2000. Spectral light attenuation and the absorption of UV and blue light in natural waters. *Limnology and Oceanography*, 45 : 642-650.
- Meguro H, Ito K et Fukushima H. 1966. Diatoms and the ecological conditions of their growth in sea ice in the Arctic Ocean. *Science*, 152 : 1089-1090.
- Meguro H, Ito K et Fukushima H. 1967. Ice flora (bottom type): a mechanism of primary production in polar seas and the growth of diatoms in sea ice. *Arctic* : 114-133.
- Melnikov V, Gennadinik V, Kulmala M, Lappalainen HK, Petäjä T, et Zilitinkevich S. 2018. Cryosphere: a kingdom of anomalies and diversity. *Atmospheric Chemistry and Physics*, 18.9: 6535-6542.

- Michel C, Nielsen TG, Nozais C et Gosselin M. 2002. Significance of sedimentation and grazing by ice micro-and meiofauna for carbon cycling in annual sea ice (northern Baffin Bay). *Aquatic Microbial Ecology*, 30 : 57-68.
- Möhlmann DT. 2009. Are nanometric films of liquid undercooled interfacial water bio-relevant? *Cryobiology*, 58 : 256-261.
- Morris DP, Zagarese H, Williamson CE, Balseiro EG, Hargreaves BR, Modenutti B, Moeller R et Queimalinos C. 1995. The attenuation of solar UV radiation in lakes and the role of dissolved organic carbon. *Limnology and Oceanography*, 40 : 1381-1391.
- Murphy KR, Stedmon CA, Graeber D et Bro R. 2013. Fluorescence spectroscopy and multi-way techniques. PARAFAC. *Analytical Methods*, 5 : 6557-6566.
- Murphy KR, Stedmon CA, Wenig P et Bro R. 2014. OpenFluor—an online spectral library of auto-fluorescence by organic compounds in the environment. *Analytical Methods*, 6 : 658-661.
- Murphy KR, Butler KD, Spencer RG, Stedmon CA, Boehme JR et Aiken GR. 2010. Measurement of dissolved organic matter fluorescence in aquatic environments: an interlaboratory comparison. *Environmental Science and Technology*, 44 : 9405-9412.
- Nusch E. 1980. Comparison of different methods for ICES mar. Sei. Symp.. 197 (1'9W) Estimation of in situ primary production 195 chlorophyll and phacopigment determination. *Archiv für Hydrobiologie—Beiheft Ergebnisse der Limnologie*, 14 : 14-36.
- Obolkina L, Bondarenko N, Doroshchenko L, Gorbunova L et Molozhavaya O. On finding of cryophilic community of Lake Baikal. Dans : *Doklady Akademii Nauk*, 2000. *Mezhdunarodnaya Kniga 39 Dimitrova UL.*, 113095 Moscow, Russia, p. 815-817.
- Osburn CL et Stedmon CA. 2011. Linking the chemical and optical properties of dissolved organic matter in the Baltic–North Sea transition zone to differentiate three allochthonous inputs. *Marine Chemistry*, 126 : 281-294.
- Patton CJ et Kryskalla JR. 2003. Methods of analysis by the U.S. Geological Survey National Water Quality Laboratory – Evaluation of alkaline persulfate digestion as an alternative to Kjeldahl digestion for determination of total and dissolved nitrogen and phosphorus. *Water-Resources Investigations Report*, 3 : 4174.
- Perovich DK, Roesler CS et Pegau WS. 1998. Variability in Arctic sea ice optical properties. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 103 : 1193-1208.
- Pörtner H, Roberts D, Masson-Delmotte V, Zhai P, Tignor M, Poloczanska E, Mintenbeck K, Nicolai M, Okem A et Petzold J. 2019. IPCC Special Report on the Ocean and Cryosphere in a Changing Climate. IPCC Intergovernmental Panel on Climate Change: Geneva, Switzerland.
- Poulin M, Daugbjerg N, Gradinger R, Ilyash L, Ratkova T et von Quillfeldt C. 2011. The pan-Arctic biodiversity of marine pelagic and sea-ice unicellular eukaryotes: a first-attempt assessment. *Marine Biodiversity*, 41 : 13-28.

- Price PB. 2007. Microbial life in glacial ice and implications for a cold origin of life. *FEMS Microbiology Ecology*, 59 : 217-231.
- Priscu JC, Fritsen CH, Adams EE, Giovannoni SJ, Paerl HW, McKay CP, Doran PT, Gordon DA, Lanoil BD et Pinckney JL. 1998. Perennial Antarctic lake ice: an oasis for life in a polar desert. *Science*, 280 : 2095-2098.
- Priscu JC, Adams EE, Lyons WB, Voytek MA, Mogk DW, Brown RL, McKay CP, Takacs CD, Welch KA et Wolf CF. 1999. Geomicrobiology of subglacial ice above Lake Vostok, Antarctica. *Science*, 286 : 2141-2144.
- Salonen K, Pulkkanen M et Salmi P. 2010. Humic fingers - water pockets migrating through lake ice. *Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie: Verhandlungen*, 30 : 1664-1669.
- Salonen K, Leppäranta M, Viljanen M et Gulati R. 2009. Perspectives in winter limnology: closing the annual cycle of freezing lakes. *Aquatic Ecology*, 43 : 609-616.
- Schmidt S, Moskal W, De Mora S, Howard-Williams C et Vincent WF. 1991. Limnological properties of Antarctic ponds during winter freezing. *Antarctic Science*, 3 : 379-388.
- Schneider T, Grosbois G, Vincent WF et Rautio M. 2017. Saving for the future: Pre-winter uptake of algal lipids supports copepod egg production in spring. *Freshwater Biology*, 62 : 1063-1072.
- Sharma S, Magnuson JJ, Batt RD, Winslow LA, Korhonen J et Aono Y. 2016. Direct observations of ice seasonality reveal changes in climate over the past 320–570 years. *Scientific Reports*, 6 : 25061.
- Sharma S, Blagrove K, Magnuson JJ, O'Reilly CM, Oliver S, Batt RD, Magee MR, Straile D, Weyhenmeyer GA et Winslow L. 2019. Widespread loss of lake ice around the Northern Hemisphere in a warming world. *Nature Climate Change*, 9.3: 227-231.
- Shuter B, Minns CK et Fung SR. 2013. Empirical models for forecasting changes in the phenology of ice cover for Canadian lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 70 : 982-991.
- Shutova Y, Baker A, Bridgeman J et Henderson RK. 2014. Spectroscopic characterisation of dissolved organic matter changes in drinking water treatment: from PARAFAC analysis to online monitoring wavelengths. *Water Research*, 54 : 159-169.
- Staley JT et Gosink JJ. 1999. Poles apart: biodiversity and biogeography of sea ice bacteria. *Annual Reviews in Microbiology*, 53 : 189-215.
- Stibal M et Elster J. 2005. Growth and morphology variation as a response to changing environmental factors in two Arctic species of Raphidionema (*Trebouxiophyceae*) from snow and soil. *Polar Biology*, 28 : 558-567.
- Stibal M, Hasan F, Wadham JL, Sharp MJ et Anesio AM. 2012. Prokaryotic diversity in sediments beneath two polar glaciers with contrasting organic carbon substrates. *Extremophiles*, 16 : 255-265.

- Syvertsen EE. 1991. Ice algae in the Barents Sea: types of assemblages, origin, fate and role in the ice-edge phytoplankton bloom. *Polar Research*, 10 : 277-288.
- Taipale SJ, Peltomaa E, Hiltunen M, Jones RI, Hahn MW, Biasi C et Brett MT. 2015. Inferring phytoplankton, terrestrial plant and bacteria bulk $\delta^{13}\text{C}$ values from compound specific analyses of lipids and fatty acids. *PLoS ONE*, 10 : e0133974.
- Tanabe Y, Kudoh S, Imura S et Fukuchi M. 2008. Phytoplankton blooms under dim and cold conditions in freshwater lakes of East Antarctica. *Polar Biology*, 31 : 199-208.
- Twiss M, McKay R, Bourbonniere R, Bullerjahn G, Carrick H, Smith R, Winter J, D'souza N, Furey P et Lashaway A. 2012. Diatoms abound in ice-covered Lake Erie: An investigation of offshore winter limnology in Lake Erie over the period 2007 to 2010. *Journal of Great Lakes Research*, 38 : 18-30.
- Underwood GJ, Aslam SN, Michel C, Niemi A, Norman L, Meiners KM, Laybourn-Parry J, Paterson H et Thomas DN. 2013. Broad-scale predictability of carbohydrates and exopolymers in Antarctic and Arctic sea ice. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110 : 15734-15739.
- Vaughan DG, Comiso JC, Allison I, Carrasco J, Kaser G, Kwok R, Mote P, Murray T, Paul F et Ren J. 2013. Observations: cryosphere. *Climate Change*, 2103 : 317-382.
- Verpoorter C, Kutser T, Seekell DA et Tranvik LJ. 2014. A global inventory of lakes based on high-resolution satellite imagery. *Geophysical Research Letters*, 41 : 6396-6402.
- Vincent WF. 2004. *Microbial ecosystems of Antarctica*. Cambridge University Press.
- Vincent WF, Callaghan TV, Dahl-Jensen D, Johansson M, Kovacs KM, Michel C, Prowse T, Reist JD et Sharp M. 2011. Ecological implications of changes in the Arctic cryosphere. *Ambio*, 40 : 87-99.
- von Quillfeldt CH, Hegseth EN, Johnsen G, Sakshaug E et Syvertsen EE. 2009. Ice algae. *Ecosystem Barents Sea*.
- Walker SA, Amon RM, Stedmon C, Duan S et Louchouart P. 2009. The use of PARAFAC modeling to trace terrestrial dissolved organic matter and fingerprint water masses in coastal Canadian Arctic surface waters. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 114.
- Walter KM, Zimov S, Chanton JP, Verbyla D et Chapin FS. 2006. Methane bubbling from Siberian thaw lakes as a positive feedback to climate warming. *Nature*, 443 : 71.
- Wehr JD, Sheath RG et Kociolek JP. 2015. *Freshwater algae of North America: ecology and classification*. Elsevier.
- Weishaar JL, Aiken GR, Bergamaschi BA, Fram MS, Fujii R et Mopper K. 2003. Evaluation of specific ultraviolet absorbance as an indicator of the chemical composition and reactivity of dissolved organic carbon. *Environmental Science and Technology*, 37 : 4702-4708.

Welch HE et Legault JA. 1986. Precipitation chemistry and chemical limnology of fertilized and natural lakes at Saqvaquac, NWT. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 43 : 1104-1134.

Wetzel RG et Likens GE. 2000. *Limnological analyses*. Springer Press, p. 97-98.

Weyhenmeyer GA, Livingstone DM, Meili M, Jensen O, Benson B et Magnuson JJ. 2011. Large geographical differences in the sensitivity of ice-covered lakes and rivers in the Northern Hemisphere to temperature changes. *Global Change Biology*, 17 : 268-275.

Wharton Jr RA, McKay CP, Clow GD et Andersen DT. 1993. Perennial ice covers and their influence on Antarctic lake ecosystems. *Physical and Biogeochemical Processes in Antarctic Lakes*, 59 : 53-70.

Williamson CE, Morris DP, Pace ML et Olson OG. 1999. Dissolved organic carbon and nutrients as regulators of lake ecosystems: resurrection of a more integrated paradigm. *Limnology and Oceanography*, 44 : 795-803.

ANNEXES

Tableau A1. Ice sampling laboratory manipulations summary table for the total ice core, ice separated parts (interfaces and top parts) and the under-ice water column.

		Manipulations	Volume	Repl	Filters	Preservative	Bottle	Storage	Notes	
TOTAL ICE CORE and WATER COLUMN	BULK WATER (integrated lake water and each section of ice)	pH								
		TP	Exactly 40 ml	1	no	40µl 5M H ₂ SO ₄	AW vials with caps	4°C	Label on electrical tape	
		TN	Exactly 40 ml	1	no	40µl 5M H ₂ SO ₄	AW vials with caps	4°C	Label on electrical tape	
		Phytoplankton	200 ml	1	no	Lugol's ~ 5 ml	Dark glass bottle	4°C		
		Chl- <i>a</i>	1000 ml	3	GF/F 47mm	no	Aluminum	-80°C		
		Fatty acids seston	2000 ml (or as much as possible)	2	PwPc GF/F 47mm	no	Aluminum	-80°C	Presieve 200 µm for the water, but not for the ice	
		POC	2000 ml (or as much as possible)	1	PwPc GF/F 47mm	no	Aluminum	-80°C	Presieve 200 µm for the water, but not for the ice	
		HPLC	1000 ml (or as much as possible)	2	GF/F 25 mm		Aluminium	-80 °C		
	FILTRATED WATER	All samples in acid washed (AW) glass bottles. First 50 mL to rinse Erlenmayer OR a 50 mL syringe with a 0.45 µm Sarstedt Filtropus S syringe filter								
		Blank 1	40 ml	1	GF/F 47mm	no	AW glass bottle	4°C		
		Blank 2	40 ml	1	GF/F 47mm	40µl 5M H ₂ SO ₄	AW glass bottle	4°C		
		DOC	40 ml	1	GF/F 47mm	40µl 5M H ₂ SO ₄	AW glass bottle	4°C, dark		
		CDOM	50 ml	1	GF/F 47mm	no	Brown AW glass bottle	4°C	no bubbles	
		SRP	Exactly 40 ml	1	GF/F 47mm	40µl 5M H ₂ SO ₄	AW glass bottle	4°C		
NO ₃ +NO ₂		Exactly 40 ml	1	GF/F 47mm	40µl 5M H ₂ SO ₄	AW glass bottle	4°C			
SEPARATED PARTS	Chl- <i>a</i>	Interf.	1000 ml	3	GF/F 47mm	no	Aluminum	-80°C	3 replicates = 1 per sample	
		Top parts	1000 ml (or as much as possible)	3	GF/F 47mm	no	Aluminum	-80°C	3 replicates = 1 per sample	
	Phytoplankton (Only interface)	200 ml	1	no	Lugol's ~ 5 ml	Dark glass bottle	4°C			
*Acid Washed (AW)										
* Prewighted and precombusted (PwPc)										

Tableau A2. Sampled lake information.

Lake name	Localization	Coordinates	Maximum depth (m)	Size (ha)	Altitude (m)	Number of sampling dates
Simoncouche	Saguenay, QC	48°13'49.75"N 71°15'2.36"W	8	87	325	10
Herbes	Saguenay, QC	48°12'10.80"N 70°33'11.83"W	1.9	2.1	265	2
Allen	Saguenay, QC	48°10'21.55"N 70°32'51.22"W	11.0	8.2	255	2
ELB	Saguenay, QC	48°13'38.84"N 70°38'24.99"W	1.8	5.0	233	2
Lac 1	Saguenay, QC	48°36'41.98"N 70°36'45.86"W	2.2	10.2	687	2
Drapeau	Saguenay, QC	48°35'7.23"N 70°39'45.71"W	4.4	11.3	726	2
Perdrix	Saguenay, QC	48°30'48.86"N 70°11'20.40"W	3.2	16.7	725	2
Dépôt	Saguenay, QC	48°13'11.16"N 71°13'51.45"W	11.0	18.7	398	1
Îlets	Saguenay, QC	48°11'57.38"N 71°14'11.76"W	14.0	168	398	1
Écureuil	Saguenay, QC	48°31'52.19"N 70°37'51.22"W	9.9	11.3	698	2
CLC	Saguenay, QC	48°29'13.55"N 70°9'8.64"W	2.2	10.2	687	2
Greiner	Cambridge Bay, NU	69°10'35.77"N 104°55'54.52" W	12	4600	15	2
First Lake	Cambridge Bay, NU	69°12'2.43"N 104°43'19.55"W	14	343	9	2
Second Lake	Cambridge Bay, NU	69°10'43.86"N 104°39'23.27"W	5	266	17	2
ERA 4	Cambridge Bay, NU	69°16'12.22"N 104°52'22.71"W	11.8	73	31	2
ERA 1	Cambridge Bay, NU	69°10'35.77"N 104°55'54.52"W	4.4	18	38	2
CBL 5	Cambridge Bay, NU	69°14'11.65"N 104°45'44.51"W	15.2	89	10	2
Ward Hunt	Ward Hunt Island, NU	83°5'10.20"N 74°9'19.98"W	10.5	33.2	1	1
Thores	Ellesmere Island, NU	82°39'59.80"N 73°42'39.20"W	76	1858.0	379	1

Fig. A1. Split-half validation of the 6 splits in the 4 component PARAFAC model.

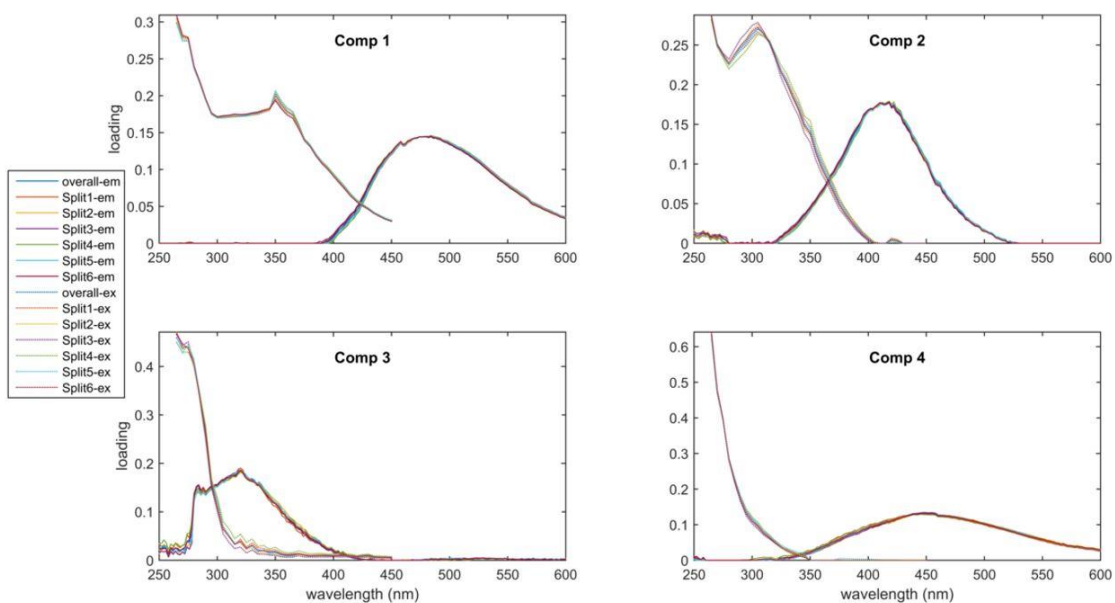


Fig. A2. Fluorescence signatures of the 4 components identified by the PARAFAC model.

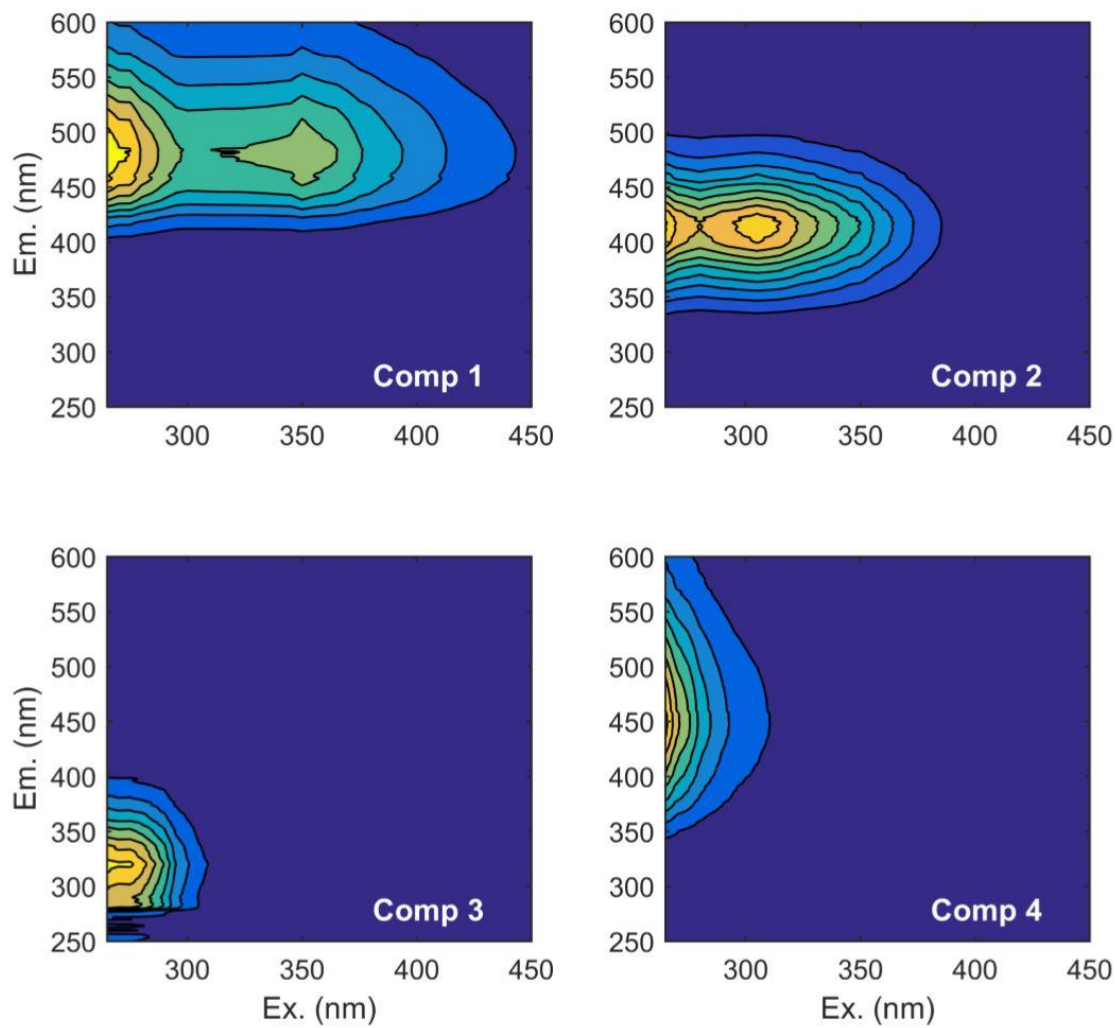


Tableau A3. Spectral characteristics of the four components validated by PARAFAC modeling, number of matches in OpenFluor (minimum similarity of 0.95), assignment source and common origin according literature. Number in brackets refers to the secondary peak of excitation.

Component	Maximum excitation (nm)	Maximum emission (nm)	Number of <i>Open Fluor</i> Matches ^a	Assignment Source	Common origin ^b
C1	<265	484	26	Humic-like	T ^{1,2}
C2	<265 (305)	418	26	Humic-like	T ^{1,2,3}
C3	<265	320	15	Amino acid or protein-like	T, Au, M ^{4,5,6}
C4	<265	446	12	Humic-like	T ^{3,4}

^a<http://www.openfluor.org>; test conducted October 3, 2018. ^bT: terrestrial; Au: autochthonous; M: microbial.

¹Catalá *et al.* (2015); ²Shutova *et al.* (2014); ³Kothawala *et al.* (2014); ⁴Osburn et Stedmon (2011); ⁵Fellman *et al.* (2010); ⁶Walker *et al.* (2009)

Tableau A4. CDOM parameters and PARAFAC compounds of water and ice from Saguenay (N=11), Cambridge Bay (N=6), Ward Hunt Lake (N=1) and Thores Lake (N=1) areas. Ice values are from the total ice cores. Values are means \pm SD for each area and sample form (water or ice). Results for Cambridge Bay area combine October and April data. N is the number of lakes and n is the number of samples. Abbreviations are in the text.

Parameters	Saguenay N=11		Cambridge Bay N=6		Ward Hunt Lake N=1		Thores Lake N=1	
	Water n=11	Ice n=11	Water n=12	Ice n=9	Water n=4	Ice n=2	Water n=3	Ice n=1
% C1	27.5 \pm 10.9	27.7 \pm 12.5	3.9 \pm 2.4	3.3 \pm 1.0	11.2 \pm 3.4	3.3 \pm 1.8	3.4 \pm 2.2	7.6
% C2	42.5 \pm 10.0	41.9 \pm 10.0	23.3 \pm 5.8	17.7 \pm 6.7	34.8 \pm 9.6	13.3 \pm 8.7	6.5 \pm 1.3	49.6
% C3	16.4 \pm 11.8	13.0 \pm 8.5	31.1 \pm 8.5	76.5 \pm 6.8	44.9 \pm 8.0	83.4 \pm 6.9	89.5 \pm 0.4	36.8
% C4	13.5 \pm 11.0	17.5 \pm 16.0	41.7 \pm 10.0	2.5 \pm 1.7	9.1 \pm 4.0	0.0 \pm 0.0	0.6 \pm 1.0	6.1

Tableau A5. Summary of SIMPER (percentage of similarity) of three variables that contribute most to the cumulative distances between a) compartments ice and water, b) regions SAG and CB and c) regions SAG and WH. Av. val.: average value; Av. diss.: average dissimilarity; Diss/SD: dissimilarity divided by standard deviation; Contrib.%: percentage of contribution; Cum.%: cumulated percentage of contribution. Abbreviations are defined in the text.

a) Properties	Av. val. ice	Av. val. water	Av. diss.	Diss/SD	Contrib.%	Cum.%
<i>Ter FA</i>	0,47	-0,537	3,03	0,68	12,14	12,14
<i>Dry weight</i>	0,56	-0,64	2,96	0,86	11,87	24,01
<i>SRP</i>	-0,539	0,616	2,62	0,95	10,48	34,49

Note: average dissimilarity between ice and water = 24,98

b) Properties	Av. val. ice	Av. val. water	Av. diss.	Diss/SD	Contrib.%	Cum.%
<i>Chl-a</i>	-0,046	0,26	4,15	0,96	17,61	17,61
<i>Algal FA</i>	-0,21	0,672	2,95	0,56	12,53	30,13
<i>Total FAME</i>	-0,167	0,736	2,38	0,83	10,10	40,24

Note: average dissimilarity between SAG and CB = 23,56

c) Properties	Av. val. ice	Av. val. water	Av. diss.	Diss/SD	Contrib.%	Cum.%
<i>A₃₂₀</i>	0,455	-1,41	4,09	1,33	15,21	15,21
<i>DOC</i>	0,369	-1,41	3,69	1,51	13,69	28,90
<i>% Protein-like</i>	-0,492	1,18	3,58	1,11	13,31	42,21

Note: average dissimilarity between SAG and WH = 26,91