



Caractérisation des communautés microbiennes dans les lacs de la vallée de Stuckberry située dans l'Extrême-Arctique canadien

Mémoire

Catherine Marois

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

Québec, Canada

© Catherine Marois, 2021

**Caractérisation des communautés microbiennes dans
les lacs de la vallée de Stuckberry située dans
l'Extrême-Arctique canadien**

Mémoire

Catherine Marois

Sous la direction de :

Alexander Culley, directeur de recherche

Résumé

L'Arctique est confronté à une importante période de transition en raison du réchauffement atmosphérique accéléré. Pour les lacs qui dominent ces régions, il en découle une prolongation de la durée sans couvert de glace. Cette couche de glace est déterminante pour les écosystèmes aquatiques arctiques. Son absence augmente la fréquence des brassages de la colonne d'eau, l'exposition à la lumière, en plus d'altérer la stratification thermique. Les microorganismes, les acteurs principaux du réseau trophique et des cycles biogéochimiques des lacs arctiques, doivent donc s'adapter aux déséquilibres de leur environnement. Il s'avère crucial de mieux comprendre les impacts des changements climatiques sur les communautés microbiennes des lacs polaires afin d'anticiper leur portée à l'échelle mondiale. Aux premières loges des changements climatiques, les quatre lacs de la vallée de Stuckberry (île d'Ellesmere) représentent des laboratoires naturels pour l'étude de ces perturbations. Bien que proches en distance, ils diffèrent par leurs caractéristiques physicochimiques, morphologie et apports en eau et nutriments. Le séquençage par amplicon du gène codant pour l'ARNr 16S a été réalisé afin de comparer les communautés microbiennes intra et interlacs. Deux lacs profonds (>25 m) et majoritairement oxygénés ont montré des assemblages de communautés similaires, possiblement expliqué par la présence d'un ruisseau les reliant. Ces communautés étaient également très distinctes de celles des lacs peu profonds (<10 m) et anoxiques en profondeur. Néanmoins, chaque lac était composé de sa propre distribution verticale microbienne définie par les propriétés limnologiques de sa colonne d'eau. Un des lacs profonds avait des proportions de *Cyanobacteria* et de *Thaumarchaeota* qui le distinguaient des autres. Des bactéries prédatrices ont été abondamment identifiées dans les deux lacs peu profonds, ainsi que des microbes contribuant aux cycles du soufre et du méthane. Ces travaux établissent un point de départ pour la caractérisation de cette région éloignée, extrême et vulnérable.

Abstract

The Arctic is undergoing a dramatic transition due to accelerated atmospheric warming. For the lakes that dominate this environment, it has resulted in an extension of the ice-free period. Ice cover is crucial for Arctic aquatic ecosystems. Its absence alters thermal stratification, increases the frequency of the upward mixing of nutrients, and results in a greater exposure to light. Microorganisms, the principal actors in the food webs and biogeochemical cycles of Arctic lakes, must therefore adapt to these changing conditions. It is crucial to better understand the impacts of climate change on the microbial communities of polar lakes to better prepare for the global impact of this massive perturbation. The Stuckberry Valley lakes, located on the northern coast of Ellesmere Island, are a natural laboratory to study the effects of climate change on freshwater microbial communities. Although they are close in distance, the lakes have distinct catchments, morphologies, and physicochemical characteristics. Amplicon sequencing of the 16S rRNA gene was performed to compare intra- and inter-lake microbial community diversity. Two deep (>25 m) and mostly oxygenated lakes showed highly similar community assemblages that were distinct from the two shallow lakes (<10 m) with anoxic bottom waters. Water exchange via a stream connecting these lakes most likely explains these similarities. Each lake, however, had its own unique vertically distributed assortment of microbes that was shaped by the limnological properties of its water column. One deep lake contained proportions of *Cyanobacteria* and *Thaumarchaeota* that distinguished it from the others. The shallow lakes had abundant communities of predatory bacteria, as well as microbes in their bottom waters contributing to the sulfur and methane cycles. This study establishes an important baseline characterization of microbial communities in lakes in a remote, extreme, and vulnerable region.

Table des matières

Résumé.....	iii
Abstract.....	iiiv
Table des matières.....	v
Liste des figures, tableaux, illustrations.....	vii
Liste des abréviations, sigles, acronymes.....	viii
Remerciements.....	xi
Avant-propos.....	xiii
Introduction.....	1
Les lacs.....	1
Les lacs arctiques.....	2
Écologie bactérienne des lacs arctiques.....	3
Les principaux cycles biogéochimiques.....	6
Cycle du carbone.....	7
Cycle de l'azote.....	8
Cycle du phosphore.....	9
Cycle du soufre.....	11
Les cycles biogéochimiques dans les lacs arctiques - un résumé.....	13
Sentinelles des changements environnementaux.....	13
Identification taxonomique des microorganismes par biologie moléculaire.....	14
Problématique.....	15
Les changements climatiques.....	15
Effets des changements climatiques sur les lacs arctiques.....	15
La vallée de Stuckberry.....	16
Description de la vallée et ses lacs.....	16
Intérêt des lacs de la vallée.....	18
Objectifs.....	19
Projet collaboratif.....	22
Chapitre 1 : Local habitat filtering shapes microbial community structure in four closely spaced lakes in the High Arctic.....	233
1.1 Résumé.....	23
1.2 Abstract.....	24
1.3 Introduction.....	24

1.4 Experimental procedures.....	26
1.4.1 Study site.....	26
1.4.2 Sampling.....	27
1.4.3 Sample processing.....	28
1.4.4 Sequence processing.....	29
1.4.5 Data availability statement.....	30
1.5 Results and discussion.....	31
1.5.1 Limnological characteristics.....	31
1.5.2 Intra-lake comparisons.....	32
1.5.2.1 Top Lake.....	35
1.5.2.2 Y Lake.....	35
1.5.2.3 2FB Lake.....	36
1.5.2.4. Bottom Lake.....	37
1.5.3 Inter-lake comparisons.....	38
1.6 Conclusions.....	39
1.7 Conflict of interest.....	40
1.8 Author contributions.....	40
1.9 Funding.....	40
1.10 Acknowledgments.....	40
1.11 Supplementary material.....	41
Chapitre 2 : Discussion générale.....	44
2.1 Sous-objectif de recherche A.....	44
2.2 Sous-objectif de recherche B.....	45
2.3 Sous-objectif de recherche C.....	46
2.4 Sous-objectif de recherche D.....	47
Conclusion	488
Bibliographie.....	49
Annexe A : Analyse des communautés microbiennes des lacs Thores et Ward Hunt.....	60

Liste des figures, tableaux, illustrations

Figure I.1 : Représentation des régions de l'Arctique.....	2
Figure I.2 : Réseau trophique dans les écosystèmes aquatiques.....	4
Figure I.3 : Cycle du carbone en milieu aquatique.....	7
Figure I.4 : Cycle de l'azote en milieu aquatique.....	9
Figure I.5 : Cycle du phosphore en milieu aquatique.....	10
Figure I.6 : Cycle du soufre en milieu aquatique.....	12
Figure I.7 : La vallée de Stuckberry et ses lacs.....	18
Figure 1.1 : Stuckberry Valley lakes.....	27
Figure 1.2 : Observed diversity and Shannon diversity in all four Stuckberry Valley lakes.....	33
Figure 1.3 : Biomarkers and relative abundances of major phyla in the four Stuckberry Valley lakes.....	34
Figure 1.4 : Constrained Analysis of Principal Coordinates of the lake microbial community composition constrained to five environmental variables.....	39
Figure 1.5 : Limnological profile of the four Stuckberry Valley lakes.....	41
Figure 1.6 : Relative abundance of orders in the classes <i>Delta</i> - and <i>Gammaproteobacteria</i>	43
Figure A.1 : Les lacs Thores et Ward Hunt et leur profil physicochimique.....	61
Figure A.2 : Analyse en coordonnées principales de la composition microbienne des quatre lacs de la vallée de Stuckberry, Thores Lake et Ward Hunt Lake.....	62
Table 1.1 : Limnological characteristics of sampled depths for each studied lake.....	32
Table 1.2 : Number of reads after treatment through the DADA2 pipeline.....	42

Liste des abréviations, sigles, acronymes

α	Alpha
ADN	Acide désoxyribonucléique
ARN	Acide ribonucléique
ARNr	Acide ribonucléique ribosomique
asl	<i>Above sea water</i> (au-dessus du niveau de la mer)
ASV	<i>Amplicon sequence variant</i>
β	Bêta
CAFF	<i>Conservation of Arctic Flora and Fauna</i>
cal ka AP	<i>Kiloannum</i> (1000 ans) avant le présent calibré
CAP	<i>Constrained analysis of principal coordinates</i>
CCIW	<i>Canada Centre or Inland Waters</i>
CH ₄	Méthane
Chl-a	<i>Chlorophyll a</i>
cm	Centimètre
CO ₂	Dioxyde de carbone
CO ₃ ²⁻	Carbonate
CRSNG	Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada
CV	<i>Coefficient of variation</i>
DIC	<i>Dissolved inorganic carbon</i>
DIN	<i>Dissolved inorganic nitrogen</i>
DO	<i>Dissolved oxygen</i>
DOC	<i>Dissolved organic carbon</i>
DON	<i>Dissolved organic nitrogen</i>
Fe ³⁺	Fer
FeS ₂	Pyrite
FRQNT	Fonds de recherche du Québec – Nature et technologies
GES	Gaz à effet de serre
GIEC	Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat
HCl	Chlorure d'hydrogène
HCO ₃	Bicarbonate
H ₂ S	Sulfure d'hydrogène
IBIS	Institut de biologie intégrative et des systèmes
IPCC	<i>Intergovernmental Panel on Climate Change</i>
ISMER	Institut des sciences de la mer de Rimouski
JSD	<i>Jenson-Shannon divergence</i>
km	Kilomètre
L	Litre
LDA	<i>Linear discriminant analysis</i>
LEfSe	<i>Linear discriminant analysis effect size</i>
m	Mètre
mL	Millilitre
mm	Millimètre

Mn ⁴⁺	Manganèse
MSc	<i>Master of Sciences</i>
N	Nord
N ₂	Diazote
NH ₃	Ammoniac
NH ₄ ⁺	Ammonium
NO ₂ ⁻	Nitrite
NO ₃ ⁻	Nitrate
NSERC	<i>Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada</i>
O	Ouest
PAR	<i>Photosynthetically active radiation</i>
pb	Paire de base
PCoA	<i>Principal Coordinates Analysis - Analyse en coordonnées principales</i>
PCR	<i>Polymerase chain reaction</i>
PCSP	<i>Polar Continental Shelf Program</i>
PFSN	Programme de formation scientifique dans le Nord
PO ₄ ³⁻	Phosphate
POC	<i>Particulate organic carbon</i>
PON	<i>Particulate organic nitrogen</i>
S ⁰	Sulfure élémentaire
S ₂ ⁻	Ion sulfure
S ₂ O ₃ ²⁻	Thiosulfate
SO ₄ ²⁻	Sulfate
SRA-NCBI	<i>Sequence Read Archive of National Center for Biotechnology Information</i>
TN	<i>Total nitrogen</i>
TP	<i>Total phosphorus</i>
µg	Microgramme
µm	Micromètre
µmol/L	Micromole
µS	Microsiemens
vol/vol	Volume/volume
VPR	<i>Virus-to-prokaryote ratio</i>
W	<i>West</i>
°	Degré
°C	Degré Celsius
%	Pour cent

Just keep swimming

Dory – Finding Nemo

Remerciements

Quel parcours cette maîtrise! J'ai eu la chance d'y avoir à mes côtés des personnes formidables qui m'ont transmis leur passion pour leur domaine d'étude, ouvert les yeux sur de nouvelles réalités, permis de devenir une meilleure scientifique, accompagnée dans cette grande expérience, et surtout, encouragée à ne jamais abandonner.

Un énorme premier merci à mon directeur de recherche, Alexander Culley. Dès l'été 2017, tu m'as fait confiance et accueilli dans ton laboratoire pour un stage. Mon entourage m'avait tant (trop!) entendu le répéter, je devais faire partie du *Viral Discovery and Ecology Laboratory*. L'écologie arctique me fascinait, et m'émerveille toujours autant. Je me suis sentie à ma place dans ce domaine d'étude qui implique découverte, société et avenir. Merci sincèrement Alex, d'avoir toujours été à l'écoute de mes besoins, d'avoir été si compréhensif, de m'avoir permis de vivre des expériences tellement enrichissantes durant mon parcours et d'avoir partagé avec moi ta passion pour cette région extraordinaire qu'est l'Arctique. Ma chère Catherine Girard, ce deuxième remerciement te revient sans hésitation! Tu as été ma compagne de bureau, ma mentore, mon modèle et ma confidente ces dernières années. Tu m'as appris l'essence de la recherche me permettant de devenir une meilleure scientifique, une meilleure personne. Merci d'avoir toujours cru en moi, surtout quand moi-même, je n'y croyais plus. Sans toi, ce mémoire n'aurait jamais existé.

Je tiens également à remercier les autres membres de mon comité d'encadrement. Merci Dermot Antoniadès pour tes judicieux conseils et ton audace d'avoir accueilli une microbiologiste dans ton équipe en paléolimnologie. Merci Warwick Vincent pour ton dévouement et ton enthousiasme contagieux pour les écosystèmes nordiques.

Alice, Myriam, Valérie, Anne-Marie et Juliette, mes acolytes du ViDEL (girl power!), j'ai été choyée d'avoir travaillé avec vous. Vous m'avez toutes aidée à votre manière durant mon cheminement, et j'en suis extrêmement reconnaissante. Un merci spécial à Anne-Marie, ma complice de bureau et de projet, nos multiples discussions (pas toujours d'ordre scientifique!) ont assurément égayé mes journées. Yohanna et Katherine, on peut être très fières du travail magistral accompli sur le terrain malgré toutes les péripéties survenues. À quatre, guidés par nos directeurs, on a fièrement mis sous les projecteurs la magnifique vallée de Stuckberry.

Merci au Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG), au Fond de recherche du Québec - Nature et technologies (FRQNT) et au Programme de formation scientifique dans le Nord (PFSN) de m'avoir soutenu financièrement. Un merci spécial au Polar Continental Shelf Program (PCSP) et Parcs Canada pour leur incroyable support logistique lors de la campagne d'échantillonnage. Cette recherche a été possible grâce au soutien du CRSNG, FRQNT, Réseaux de centres d'excellence du Canada ArcticNet et

programme Sentinelle Nord de l'Université Laval, financé, en partie, par le Fonds d'excellence en recherche Apogée Canada.

Finalement, merci à mes piliers, mes amis et ma famille. Papa, maman, vous m'avez encouragé durant tout ce périple avec tant de fierté, même si c'était principalement de l'inconnu à vos yeux. Audrey, Maude, il y a effectivement de la *vida* dans l'*aqua*! Merci de m'avoir soutenu à chaque instant dans la réalisation de ce projet issu de magie noire. Christina, Élodie, François et toutes ces fabuleuses personnes qui m'ont accompagnée ces dernières années, je ne vous remercierai jamais assez de faire partie de ma vie. Vous m'avez tous donné la force de continuer, le plus beau cadeau que vous pouviez m'offrir. À quand les prochaines festivités?

Avant-propos

Ce projet de maîtrise consiste à caractériser les communautés microbiennes des quatre lacs de la vallée de Stuckberry (île d'Ellesmere, Nunavut), une région du Haut-Arctique canadien qui subit les fortes pressions des changements climatiques. Ce mémoire de maîtrise est divisé en quatre parties. Il débute par une introduction générale abordant la théorie derrière les concepts traités dans ce mémoire. La problématique ainsi que les sous-objectifs de recherche y sont également présentés. Rédigé sous forme d'article scientifique, le chapitre 1 décrit la méthodologie, les résultats obtenus et l'analyse de ces derniers (discussion). Le chapitre 2 suit avec un retour sur les objectifs et les grandes conclusions du chapitre 1. Une conclusion clôt ce mémoire.

Un article scientifique rédigé en anglais a été inséré comme premier chapitre. Il a été soumis au journal *Frontiers in Microbiology* dans la section *Extreme Microbiology* en septembre 2021. Je suis la première auteure de l'article. Mes coauteurs sont Catherine Girard (CG), Yohanna Klanten (YK), Warwick F. Vincent (WFV), Alexander I. Culley (AIC) et Dermot Antoniadis (DA). DA, AIC et WFV ont reçu le financement pour la réalisation de cette étude. J'ai également eu un appui financier du Programme de formation scientifique dans le Nord (PFSN), Conseil de recherche en sciences naturelles et génie (CRSNG) et Fonds de recherche du Québec – Nature et technologie (FRQNT). J'ai conçu cette étude sous la supervision de AIC et DA. L'échantillonnage a été réalisé par CM, YK, DA et Katherine Triglav. J'ai fait les manipulations en laboratoire avec l'aide de la Plateforme d'analyse génomique de l'Institut de biologie intégrative et des systèmes (Université Laval). Les analyses des nutriments et des paramètres chimiques ont été accomplies par YK et le Canada Centre for Inland Waters (Ontario), et celles de cytométrie en flux par l'Institut des sciences de la mer de Rimouski (Université du Québec à Rimouski). CM et CG ont effectué les analyses bio-informatiques et statistiques. J'ai rédigé la première version de l'article et tous les coauteurs ont révisé et participé à son amélioration.

Introduction

LES LACS

Les lacs sont définis comme étant une étendue d'eau entourée de terre. Les scientifiques estiment qu'il en aurait 117 millions situés sur les sept continents, des régions glaciales de l'Antarctique aux chaudes du Moyen-Orient (Vincent, 2018). Il existe donc une grande variété de lacs dont leurs différences s'expliquent, entre autres, par une origine, un emplacement et un bassin versant qui leur sont propres (Hamilton et al., 2001; Tundisi and Tundisi, 2011; Brönmark and Hansson, 2017). La morphologie, la concentration des nutriments, la température, le pH et l'accessibilité de la lumière sont tous des exemples de facteurs abiotiques qui se distinguent d'un lac à l'autre (Brönmark and Hansson, 2017). Par le fait même, étant donné ses étroites interactions avec ces facteurs abiotiques, le vivant – les microorganismes, plantes et poissons – l'est également (Prescott et al., 2013; Vincent, 2018; Yang et al., 2019).

La composition des lacs ne reste jamais constante (Vincent, 2018). En effet, dépendant de la saison, ces étendues d'eau peuvent être stratifiées, c'est-à-dire que leur colonne d'eau présente des couches dont les propriétés physiques et chimiques diffèrent (ex. : température, salinité). Puis, au cours d'une année, cette stratification se brise lors des périodes de brassage. Le soleil, et donc la température, est le moteur de ce phénomène. Les vagues en surface causées par le vent et les vagues internes permettent aussi un mélange des composants de la colonne d'eau assurant ainsi l'apport de nutriments et le rejet des produits résiduels pour le vivant (Brönmark and Hansson, 2017; Vincent, 2018). Les lacs sont également connectés à leur environnement. En plus d'être sujets au climat de la région, ils sont affectés par les apports des cours d'eau environnants de leur bassin versant et les sorties d'eau (Tundisi and Tundisi, 2011; Brönmark and Hansson, 2017; Vincent, 2018). Les activités humaines telles que l'agriculture et l'urbanisation modifient aussi la composition des lacs. Ces dernières peuvent, entre autres, avoir pour impact l'eutrophisation, une diminution de la biodiversité ou une altération des cycles biogéochimiques (Tundisi and Tundisi, 2011). En somme, tous ces éléments prouvent qu'il est erroné de considérer les lacs comme des bassins d'eau stagnante et coupé du milieu terrestre. Il s'agit plutôt d'écosystèmes où les paramètres physiques (ex. : lumière), chimiques (ex. : nutriments) et biologiques (ex. : microorganismes) sont en étroite interaction (Tundisi and Tundisi, 2011; Vincent, 2018).

Pour les scientifiques, les lacs sont considérés comme un lieu d'étude de prédilection pour comprendre, entre autres, les interactions entre les espèces (du virus aux poissons), le réseau trophique, les processus écologiques, les cycles biogéochimiques et le climat du passé. Pour d'autres, il s'agit d'une source d'énergie, un réservoir de nourriture et d'eau potable, et même un lieu de plaisance pour réaliser des sports aquatiques

(Vincent et al., 2008; Vincent, 2018). Peu importe son utilité, les lacs sont donc un environnement à étudier, respecter et préserver.

Les lacs arctiques

Plusieurs caractéristiques distinguent les lacs arctiques des autres et doivent être considérées lors de l'étude de ces écosystèmes. Il faut d'abord noter que l'Arctique représente une grande région regroupant divers pays, conditions climatiques et végétation (**Figure I.1**). Elle débute avec la zone dite subarctique caractérisée par un biome de type taïga/forêt-toundra, enchaîne avec la toundra, puis se termine avec le Haut-Arctique et ses déserts polaires. L'origine des lacs arctiques varie grandement également, de la fonte de pergélisol à l'érosion des sols par les glaciers, en passant par l'impact d'une météorite et les cratères de volcans (Pienitz et al., 2008; Leppäranta, 2015). Certains lacs sont près de communautés humaines, tandis que d'autres se situent en régions très éloignées et inhabitées (Vincent et al., 2008). Par conséquent, étant donné les variations régionales, il ne fait aucun doute que le Nord regorge de lacs de toutes sortes qui se distinguent, entre autres, par leur taille, stratification ou gradients des caractéristiques chimiques ou physiques. Bien qu'ils diffèrent, il est tout même possible de mentionner quelques tendances similaires.

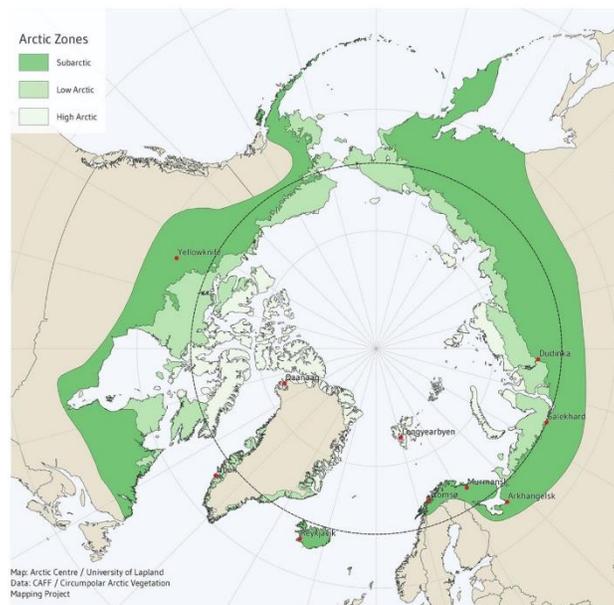


Figure I.1 : Représentation des régions de l'Arctique. Le Subarctique, le Bas-Arctique et le Haut-Arctique sont définis par les zones dégradées vertes. L'Arctique inclut l'océan Arctique et borde le Canada, les États-Unis (Alaska), le Danemark (Groenland), la Russie, la Norvège, l'Islande, la Suède et la Finlande (*Conservation of Arctic Flora and Fauna*, CAFF – Image librement disponible pour des utilisations non commerciales, dont la production de matériel éducatif, disponible à <https://www.arcticcentre.org/EN/arcticregion/Maps/definitions>)

En plus d'être soumis à de très faibles températures, les lacs des régions de hautes latitudes sont recouverts d'une épaisse couche de glace et de neige la majorité, si ce n'est pas toute l'année, diminuant ainsi la quantité de lumière disponible pour les producteurs primaires (Belzile et al., 2001; Hampton et al., 2017; Vincent, 2018). Durant les saisons où la neige et la glace prédominent, l'accès à l'eau à l'état liquide, un élément de base pour la vie, est moindre, bien que la plupart des lacs arctiques ne gèlent pas en entier (Vincent et al., 2008). La glace et la neige forment également une barrière avec l'environnement extérieur. Les apports du bassin versant (ex. : carbone, phosphore) sont donc limités (Vincent et al., 2008), tout comme l'action du vent empêchant le brassage de la colonne d'eau et favorisant une stratification (Schindler et al., 1974a; Thomas et al., 2008; Bégin et al., 2021a). L'Arctique connaît également des périodes avec 24 heures d'ensoleillement ou d'obscurité, et ses phases intermédiaires selon la latitude (Vincent et al., 2008). De plus, dans ces lacs, la concentration en nutriments est plus basse comparativement à ceux de régions tempérées (Vincent et al., 2008; Brönmark and Hansson, 2017).

Ces extrêmes variations de lumière, température et disponibilité en nutriments ont assurément des répercussions sur ces écosystèmes aquatiques nordiques. L'écologie microbienne de ces lacs et l'influence de l'environnement sur celle-ci sont décrites dans la **section Écologie bactérienne des lacs arctiques**.

Écologie bactérienne des lacs arctiques

On définit l'écologie bactérienne comme étant l'étude des microorganismes, ainsi que leur diversité, abondance et distribution. On s'intéresse également aux interactions des microorganismes entre eux et avec leur environnement. L'étude de l'écologie microbienne est cruciale puisque les microorganismes représentent la grande majorité de la diversité génétique et métabolique de la planète. Ils sont aussi à l'origine des processus biogéochimiques des écosystèmes (**Section Les principaux cycles biogéochimiques**) (Gray and Head, 2008).

Les lacs arctiques possèdent majoritairement un réseau trophique simplifié, souvent dominé par la boucle microbienne comparativement aux lacs tempérés (Vincent et al., 2008) (**Figure I.2**). Les microorganismes comprennent les virus, les bactéries, les archées et les eucaryotes unicellulaires. Grâce à leur diversité physiologique, tous sont impliqués à assurer un équilibre dans les écosystèmes aquatiques (Falkowski et al., 2008; Vincent, 2018). Au Bas-Arctique, on constatera un réseau plus complexe comprenant du zooplancton et des poissons. Au Haut-Arctique, il se terminera plutôt avec les flagellés, les ciliés et les rotifères (Vincent et al., 2008). Comme les manipulations ont priorisé l'étude des communautés bactériennes (**Section 1.4.3**), seule la théorie sur l'écologie bactérienne de la colonne d'eau des lacs arctiques sera introduite en détail dans le cadre

de ce mémoire. Celle sur les autres microorganismes (archées, virus et eucaryotes unicellulaires) sera mise de côté.

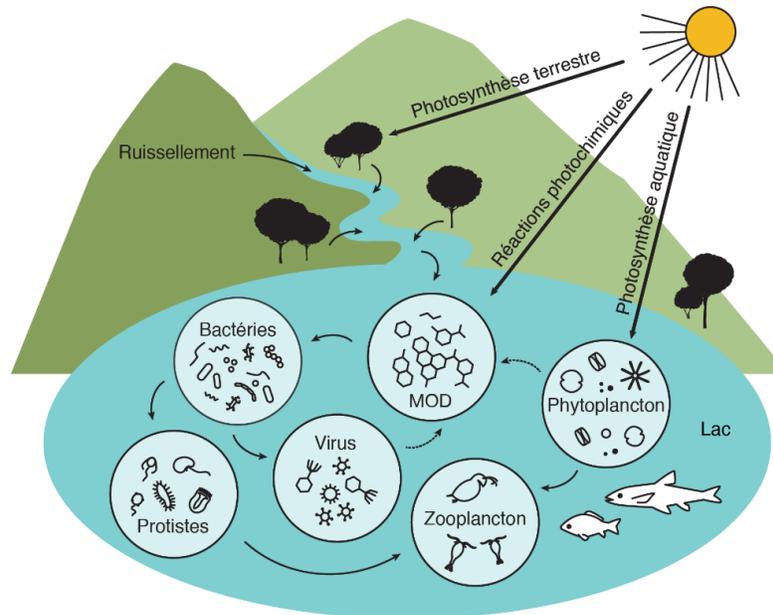


Figure I.2 : Réseau trophique dans les écosystèmes aquatiques. Le réseau trophique des lacs arctiques est plus simplifié comparativement à celui des lacs tempérés. La bouche microbienne domine les écosystèmes aquatiques nordiques. Elle est influencée par les conditions environnementales telles que la lumière du soleil ou les apports en nutriments et en eau des ruisseaux avoisinants. *From: Lakes: A very short introduction, Warwick F. Vincent, Copyright © 2018 and Imprint. Reproduced by permission of Oxford Publishing Limited.*

Il a été mentionné plus haut que la colonne d'eau des lacs présente un gradient des paramètres physiques et chimiques (ex. : lumière, pH, salinité, nutriments) influencé, entre autres, par le bassin versant (ex. : végétation, géologie) et le climat de la région (ex. : saisons, précipitations). Cette hétérogénéité de la colonne d'eau implique alors plusieurs niches écologiques pour les organismes (Crump et al., 2003; Shade et al., 2008; Comeau et al., 2012; Vincent, 2018; Bandh et al., 2019; Somers et al., 2020). Plusieurs facteurs anthropiques peuvent également influencer la composition microbienne des lacs arctiques tels que des déversements industriels et l'urbanisation de plus en plus importante au Nord (Antoniades et al., 2011; Dirszowsky and Wilson, 2016; Islam et al., 2019). Cette stratification et ces facteurs ne sont donc jamais les mêmes d'un lac à l'autre. C'est pourquoi la diversité des lacs arctiques rend une généralisation de l'écologie bactérienne plus difficile. Des tendances sont tout de même remarquées.

Dans les premières profondeurs de la colonne d'eau où la lumière a accès, les bactéries photosynthétiques s'y retrouvent. Les cyanobactéries, toujours et à tort appelées les algues bleues, sont les producteurs primaires les plus communs dans les lacs arctiques (Vincent, 2018). Elles produisent de l'oxygène grâce à leur pigment

chlorophylle *a*. La plupart se situent dans les profondeurs avec une bonne disponibilité en oxygène. Par contre, on peut en détecter dans les zones anoxiques. La photosynthèse anoxygénique permet aux cyanobactéries d'éviter la compétition avec les eucaryotes photosynthétiques aérobies (ex. : algues). *Nostocales* (comprenant les fixateurs d'azote), *Chroococcales* et *Oscillatoriales* sont les trois ordres les plus abondants et diversifiés (Lizotte, 2008). Le second groupe de bactéries photosynthétiques inclut celles réalisant cette réaction en zone anoxique. Il comprend les bactéries vertes et pourpres soufrées et non soufrées. Les vertes contiennent les pigments bactériochlorophylle *c*, *d* et *e*, et les pourpres, les bactériochlorophylles *a* et *b*. Les bactéries soufrées utilisent les composés soufrés réduits comme source d'électrons (Lizotte, 2008). On les retrouve donc sous l'oxycline, là où la concentration d'oxygène diminue, mais celle des composés soufrés réduits (ex. : H₂S) augmente (Schutte et al., 2016) (**Figure I.6**). Pour leur part, les non soufrées, opteront pour l'hydrogène ou des molécules organiques. Les bactéries vertes non soufrées ont seulement été retrouvées dans des tapis microbiens benthiques (Lizotte, 2008). Les trois autres ont particulièrement intéressé Lunina et al. (2005) et Lunina et al. (2013) dans les lacs arctiques Mogilnoe et Kislo-Sladkoe (Russie). Les bactéries photosynthétiques ont également été un sujet d'étude au Lake A (Canada), un lac oxygéné en surface et anoxique en profondeur. Les auteurs ont observé majoritairement des picocyanobactéries dans les premiers mètres de la colonne d'eau à partir de la surface. Les derniers mètres étaient plutôt dominés par les bactéries vertes soufrées (Antoniades et al., 2009).

Les autres bactéries varient beaucoup d'un lac arctique à l'autre en raison de leur grande diversité. Dans Toolik Lake en Alaska, les α - et β -*Proteobacteria*, le groupe des *Cytophaga-Flavobacteria-Bacteroides* et les *Actinobacteria* sont les plus communs (Crump et al., 2003). Les β -*Proteobacteria*, *Bacteroides*, *Microgenomates* (OP11) et *Planctomycetes* sont dominants dans les lacs Fuglebekken et Revvatnet (Svalbard) (Ntougias et al., 2016). Au Lake Hazen (île d'Ellesmere, Canada), il s'agit également des classiques phyla *Proteobacteria*, *Bacteroidetes* et *Actinobacteria* (Cavaco et al., 2019). Un grand représentant des environnements aquatiques nordiques est *Polaromonas*, un genre bactérien très polyvalent métaboliquement selon son habitat (Yagi et al., 2009; Darcy et al., 2011). Il a d'ailleurs été détecté en abondance dans le bassin versant de Ward Hunt Lake (île d'Ellesmere, Canada) (Comte et al., 2018). Ce lac détenait la plus grande diversité de ce genre dans le réseau hydrologique étant donné les diverses niches écologiques de sa colonne d'eau. Finalement, plusieurs taxons microbiens liés aux cycles biogéochimiques seront mentionnés dans la **section Les principaux cycles biogéochimiques** tels que les réducteurs de sulfate, les fixateurs d'azote ou les méthanogènes. Suivant le profil physicochimique de la colonne d'eau, ils peuvent également se retrouver dans les lacs arctiques (Schutte et al., 2016).

C'est pourquoi les lacs peuvent être considérés comme une géante colonne de Winogradsky. Plusieurs niches écologiques sont présentes au sein de la colonne d'eau et les bactéries s'y distribuent en fonction de leurs préférences métaboliques (ex. : quantité de lumière, concentration de soufre réduit, oxygène disponible), le tout formant un écosystème autosuffisant. Il faut également noter que d'autres facteurs peuvent être responsables de la distribution des communautés microbiennes tels que la compétition, la prédation, la lyse virale ou la dispersion (Pearce and Galand, 2008).

Il a été déjà mentionné à quelques reprises, un facteur très distinctif de l'Arctique est ses variations saisonnières extrêmes. Il faut considérer que les lacs arctiques sont recouverts de glace la majorité de l'année limitant l'accès à la lumière et modifiant le type de matière organique présent dans le lac (*allochthonous* ou *autochthonous organic matter*). Une différence dans la composition microbienne est alors remarquée entre les saisons. De façon générale, les autotrophes sont moindres, mais tout de même productifs en hiver, saison plutôt dominée par les hétérotrophes et les mixotrophes (Salonen et al., 2009; Leppäranta, 2015; Hampton et al., 2017). Crump et al. (2003) ont étudié la composition du bactérioplancton en fonction des changements saisonniers dans Toolik Lake en Alaska. Ils ont d'abord constaté une augmentation de la concentration de bactéries lors de l'arrivée massive de matière organique terrestre causée par la fonte de la neige au début du printemps. Au début de l'été, lorsque l'entrée des nutriments diminue et la glace fond complètement, un deuxième changement se produit, le phytoplancton prend le dessus. Ils ont également noté qu'il avait des communautés de bactérioplanctons permanentes tout au long de l'année et des communautés variables. Ces dernières profitent de la basse concentration du phytoplancton pour se développer au printemps, puis disparaissent au début de l'été, ou elles proviennent du bassin versant lors de l'écoulement des eaux. Une étude des communautés microbiennes du réseau hydrologique de Ward Hunt Lake (neige, cours d'eau entrants, lac, cours d'eau sortants, zone marine) a également confirmé que plus de 30% des phylotypes étaient retrouvés dans tous les environnements du bassin versant démontrant que de nombreux taxons originaires de la neige peuvent rester dans la fraction active des microbiomes en aval (Comte et al., 2018). Ainsi, on en conclut que les conditions environnementales de l'Arctique (ex. : neige, glace, quantité de lumière, grands changements saisonniers) exercent une influence considérable sur les communautés microbiennes de ses écosystèmes aquatiques.

Les principaux processus biogéochimiques

Un cycle biogéochimique est un recyclage cyclique des nutriments, plus précisément la transformation d'éléments chimiques nécessaires au développement du vivant (ex. : carbone, soufre) via des réactions d'oxydation et de réduction (Prescott et al., 2013). Les microorganismes sont les acteurs principaux de ces transformations chimiques grâce à leur vaste spectre de caractéristiques physiologiques (Falkowski et al., 2008; Tundisi and Tundisi, 2011). Dans un contexte d'écologie microbienne en milieu aquatique (**section Écologie**

bactérienne des lacs arctiques), les quatre cycles notables sont celui du carbone, azote, phosphore et soufre. Ils seront abordés dans les sections suivantes, et pour chacune s'ajoutera un lien entre les lacs arctiques et le cycle présenté.

Cycle du carbone

Le cycle de carbone est décrit comme le plus important parmi tous les cycles étant donné que le vivant se compose principalement de carbone (Rotmans and den Elzen, 1999). Le carbonate (CO_3^{2-}), le bicarbonate (HCO_3^-) et le dioxyde de carbone gazeux (CO_2) sont les trois formes inorganiques du carbone qui entreront dans les lacs. Les deux premières s'introduiront par l'effritement du calcaire et de la dolomite dû à l'écoulement des eaux du bassin versant. Pour sa part, le CO_2 est issu de l'atmosphère ou de la respiration via la décomposition de la matière organique par les microorganismes (Rotmans and den Elzen, 1999; Vincent, 2018) (**Figure I.3**). Le CO_2 dissout peut ensuite être transformé par les espèces photosynthétiques (ex. : algues, cyanobactéries) en composés organiques carbonés (*autochthonous carbon*). Ces derniers peuvent aussi provenir du bassin versant (*allochthonous carbon*) (Tundisi and Tundisi, 2011; Vincent, 2018). Dans les deux cas, ils sont utilisés par les espèces hétérotrophes comme source de carbone. Finalement, les excréments ou les déchets de décomposition du vivant peuvent retourner dans la boucle ou sédimenter au fond des lacs (Tundisi and Tundisi, 2011). Les virus jouent un rôle crucial dans la décomposition microbienne et le recyclage de la matière organique carbonée (Fuhrman, 1999; Breitbart et al., 2018).

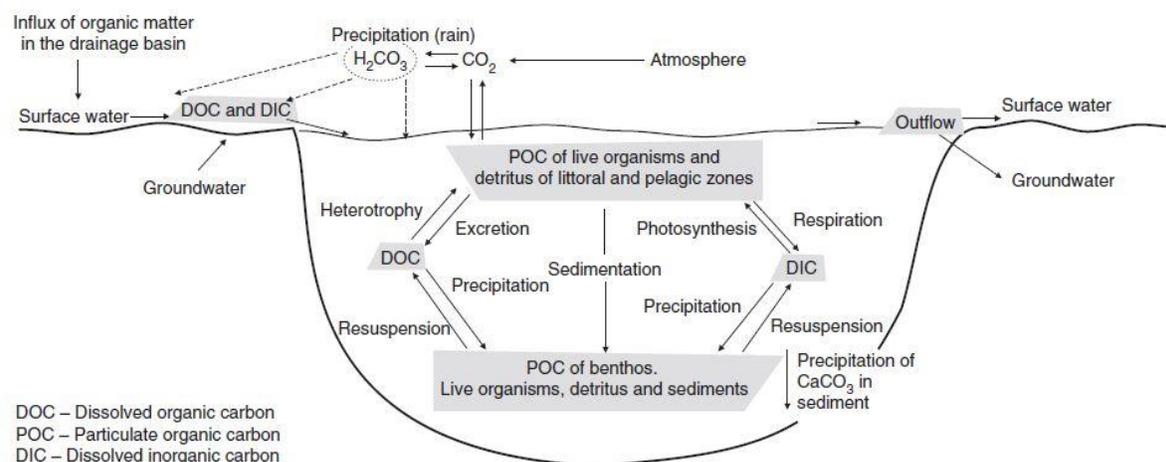


Figure I.3 : Cycle du carbone en milieu aquatique. Le cycle du carbone comprend des composés carbonés inorganiques et organiques. Les bactéries jouent un rôle principal dans la transformation chimique des composés carbonés. From: *Limnology*, José Galizia Tundisi and Takaki Matsumura Tundisi, Copyright © 2011 and Imprint. Reproduced by permission of Taylor & Francis Group.

Une partie du cycle du carbone comprend également un second gaz, le méthane (CH₄). Ce gaz à effet de serre est d'intérêt étant donné son potentiel de réchauffement planétaire plus important que le dioxyde de carbone (Huntingford et al., 2015). La méthanogenèse, c'est-à-dire la production de méthane, est réalisée par les archées à partir du CO₂ (respiration anaérobie) ou par décomposition de molécules organiques. Ces archées proviennent du phylum *Euryarchaeota*, plus précisément de cinq ordres, les *Methanobacteriales*, *Methanococcales*, *Methanomicrobiales*, *Methanosarcinales* et *Methanopyrales* (Prescott et al., 2013). De façon générale, cette réaction peut avoir lieu dans les sédiments de lacs riches en matière organique, dans des lacs au fond anoxique ou dans les sédiments et l'eau de lacs devenant anoxiques dû à une période de gel (Heslop et al., 2015; Vincent, 2018). On associe souvent la production de méthane aux environnements anoxiques, toutefois il a été prouvé qu'elle peut aussi survenir dans des eaux oxygénées (Grossart et al., 2011).

Phelps et al. (1998) ont d'ailleurs étudié le rejet du méthane dans l'atmosphère de onze lacs peu profonds situés à de hautes latitudes. Ils ont prouvé que durant la période dominée par la glace et la neige, la concentration d'oxygène diminue créant des conditions anoxiques. Étant dans des conditions favorables pour sa production (anoxie) et ne pouvant pas se libérer en raison de la glace, le méthane s'accumule dans le lac. Le gaz est ensuite rejeté en grande quantité lors de la fonte des glaces. Leurs résultats suggèrent même que la libération de méthane est aussi importante les premiers jours de dégel que durant le restant de la période sans glace à l'été, démontrant par le fait même qu'il ne faut pas sous-estimer le dégel comme source importante de méthane dans un contexte de changement climatique.

La réaction contraire à la méthanogenèse survient également dans les lacs. Ce sont les microorganismes dits méthanotrophes qui la réalisent (Vincent, 2018). Cette transformation chimique est essentiellement réalisée par des protéobactéries aérobies (ex. : *Methylobacter*), mais également par des archées et des bactéries en anaérobiose en association avec des réducteurs de sulfate, nitrate, fer (Fe³⁺), manganèse (Mn⁴⁺) ou substances humiques (Prescott et al., 2013; Martinez-Cruz et al., 2017).

Cycle de l'azote

L'azote est un élément essentiel pour le vivant, entre autres, pour la formation des acides aminés, purines et pyrimidines (Prescott et al., 2013). D'abord, les fixateurs d'azote tels que des bactéries et archées (ex. : *Azotobacter*) ou plus précisément des cyanobactéries (ex. : *Nostoc*) transforment le N₂ présent dans l'atmosphère en ammoniac (NH₃). Le NH₃ est ensuite incorporé dans la matière organique sous forme d'amine (Rotmans and den Elzen, 1999; Prescott et al., 2013) ou converti en ammonium (NH₄⁺) également assimilé par le vivant (Prescott et al., 2013; Vincent, 2018) (**Figure I.4**). Une autre voie d'entrée de l'azote dans les lacs est

par l'écoulement des eaux du bassin versant riches en nitrate, ammonium et matière organique azotée (Tundisi and Tundisi, 2011; Vincent, 2018).

Le cycle s'enchaîne avec la nitrification, c'est-à-dire l'oxydation de l'ammonium (NH_4^+) en nitrite (NO_2^-), puis en nitrate (NO_3^-). Jusqu'à très récemment, on croyait qu'aucun microorganisme n'était en mesure de réaliser les deux réactions. Par contre, en 2015, une bactérie du genre *Nitrospira* capable de les accomplir a été découverte et cultivée (Daims et al., 2015; Van Kessel et al., 2015). Plus couramment, il s'agit d'une combinaison de bactéries ou archées spécialisées (ex. : *Nitrosomonas* pour la première étape et *Nitrobacter* pour la seconde). La molécule finale, le nitrate, est assimilée par les microbes et plantes ou sert d'accepteur final d'électron dans la respiration anaérobie (Prescott et al., 2013).

L'étape qui complète le cycle de l'azote est la dénitrification qui permet le retour du N_2 à partir du NO_3^- . *Thiobacillus denitrificans* est un exemple d'organisme réalisant cette transformation (Tundisi and Tundisi, 2011).

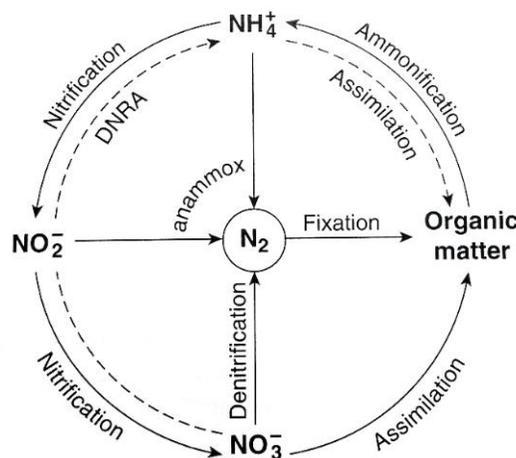


Figure I.4 : Cycle de l'azote en milieu aquatique. Les quatre grandes étapes du cycle de l'azote sont la fixation de l'azote gazeux (N_2), la nitrification, l'assimilation et la dénitrification. Tout comme les autres cycles, les microorganismes permettent la transformation chimique de l'azote. *From: Lakes: A very short introduction, Warwick F. Vincent, Copyright © 2018 and Imprint. Reproduced by permission of Oxford Publishing Limited.*

De façon générale, l'azote dans les lacs arctiques est dominé par la matière organique azotée dissoute (*DON – dissolved organic nitrogen*), tandis que la matière inorganique (*DIN – dissolved inorganic nitrogen*) est très faible (Dittmar and Kattner, 2003; Lyons, 2008). Alexander et al. (1989) l'ont d'ailleurs constaté en étudiant le cycle de l'azote dans le lac Toolik, un lac couvert de glace périodiquement situé en Alaska.

Cycle du phosphore

Les acides nucléiques (ADN, ARN), les lipides et certains polysaccharides sont tous des molécules composées de phosphore et cruciales pour les organismes vivants (Prescott et al., 2013). Contrairement au cycle du carbone et de l'azote, celui du phosphore ne comporte pas de molécules gazeuses. Le phosphore fait plutôt son entrée dans le cycle des environnements aquatiques par l'effritement des roches et par le sol via l'écoulement des eaux du bassin versant (Prescott et al., 2013; Vincent, 2018). Les sédiments sont également une source importante de phosphore (Sondergaard et al., 2003). Une petite partie de cet élément provient des aérosols lorsqu'il y a dissolution dans les gouttelettes de pluie (Rotmans and den Elzen, 1999) (**Figure I.5**).

Le phosphate (PO_4^{3-}), l'état inorganique du cycle du phosphore, crée facilement un complexe avec les cations tels que l'aluminium, le fer et le calcium. Étant relativement insoluble à un pH entre 6 et 7, cette forme est assimilée, puis convertie en sa forme organique par les microorganismes et les plantes. Elle est ensuite utilisée par les animaux. Subséquemment à leur mort, la décomposition des plantes ou des animaux libère les composés organiques phosphorés qui sont, par la suite, transformés en sa forme inorganique par les bactéries (Prescott et al., 2013).

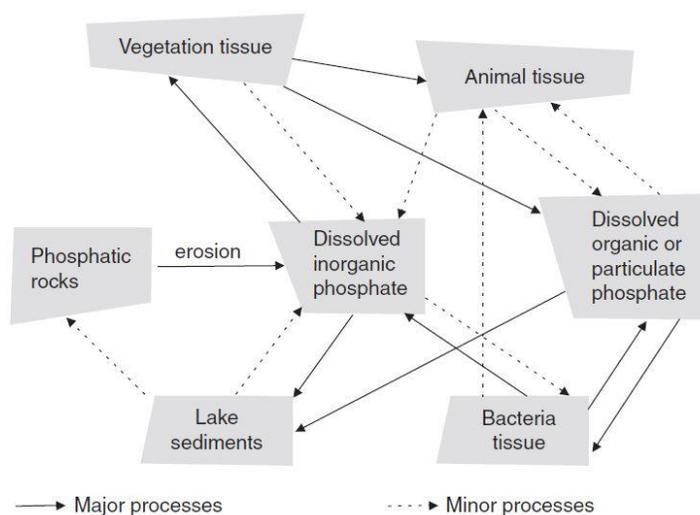


Figure I.5 : Cycle du phosphore en milieu aquatique. Il existe deux formes principales du phosphore : inorganique ou organique. Les bactéries permettent de passer vers l'une ou l'autre. Les roches, le sol et les sédiments sont les sources majeures de cet élément. *From: Limnology, José Galizia Tundisi and Takaki Matsumura Tundisi, Copyright © 2011 and Imprint. Reproduced by permission of Taylor & Francis Group.*

La concentration de phosphore est souvent très faible, il s'agit donc fréquemment de l'élément, accompagné de l'azote, qui limite la croissance des algues. C'est le cas pour les lacs tempérés, mais également pour les lacs arctiques (Lyons, 2008; Prescott et al., 2013). Par contre, s'il y a une augmentation majeure de ces éléments, souvent de causes anthropiques, le phénomène dit d'eutrophisation survient. Il est caractérisé par une

croissance excessive des algues, plantes et cyanobactéries en raison de la forte disponibilité de ces nutriments. En plus d'altérer la transparence de l'eau, et donc limiter la pénétration de la lumière, ces organismes consomment davantage l'oxygène disponible et restreignent ce gaz pour le restant du vivant. L'écosystème aquatique perd donc graduellement sa biodiversité et finit par mourir si aucune mesure n'est prise (Smith and Schindler, 2009).

L'éloignement des lacs du Haut-Arctique des grandes communautés humaines pourrait laisser penser qu'ils sont épargnés de l'eutrophisation. Ce n'est malheureusement pas le cas. En effet, le Nord expérimente actuellement une forte croissance du développement. On constate, entre autres, une augmentation de la population et des industries pétrolière, minière et hydroélectrique (Schindler and Smol, 2006). Les changements climatiques favorisent également l'entrée massive de nutriments dans les lacs, essentiellement dû à la fonte prématurée de la glace et de la neige (**Section Effets des changements climatiques sur les lacs arctiques**) (Prowse et al., 2006; Schindler and Smol, 2006). Un bon exemple est Meretta Lake situé à Resolute Bay sur l'île Cornwallis au Nunavut ayant subi les effets des déversements d'égouts de la base aérienne du Ministère des Transports durant quatre décennies (Schindler et al., 1974b; Antoniadou et al., 2011). Les chercheurs ont noté une accélération de la diminution d'oxygène comparativement aux lacs tempérés en état d'eutrophisation, et ce, causée par les longues périodes où le lac est recouvert de glace et de neige (disponibilité de la lumière, brassage et interactions avec l'atmosphère moindres). Dans ces conditions, les communautés benthiques dominent le phytoplancton. Toutefois, le phytoplancton reprend le dessus lorsque l'eutrophisation est causée plus particulièrement par les changements climatiques que par les déversements. En effet, à partir de 1998, des mesures ont été prises pour préserver Meretta Lake. Des améliorations ont été constatées, mais les bouleversements du climat ont toujours leur mot à dire (Antoniadou et al., 2011).

Cycle du soufre

Le cycle du soufre est relativement plus complexe que les autres en raison des multiples formes possibles de cet élément. Pour les organismes, le soufre est un constituant majeur des protéines (les acides aminés cystéine et méthionine). L'ion sulfure (S^{2-}), le sulfure élémentaire (S^0), le thiosulfate ($S_2O_3^{2-}$), le sulfate (SO_4^{2-}) et le sulfure d'hydrogène (H_2S) sont les formes inorganiques principales du cycle (Dodds and Whiles, 2010), les deux dernières étant les plus dominantes (Wetzel, 2001). Le H_2S , à de fortes concentrations, est un gaz toxique. Il a une odeur caractéristique d'œufs pourris, typique des sédiments anoxiques des lacs. Le cycle du soufre est très étroitement lié avec ceux de métaux inorganiques tels que le fer et le manganèse (Dodds and Whiles, 2010).

On retrouve le soufre dans les roches (ex. : pyrite FeS_2), le sol (majoritairement SO_4^{2-}) et l'atmosphère (par précipitation ou par des rejets volcaniques gazeux) (Wetzel, 2001). Essentiellement, en milieu aquatique, le

cycle se caractérise par des alternances entre l'oxydation du sulfure d'hydrogène et la réduction du sulfate (**Figure I.6**). Toutefois, le cycle du soufre comprend également une grande diversité de transformations chimiques démontrant la complexité de celui-ci (Wetzel, 2001; Dodds and Whiles, 2010). Certaines sont réalisées par des organismes, d'autres sans implication biotique. Certaines sont en conditions anoxiques, d'autres en présence d'oxygène.

Les bactéries sulfo-oxydantes réalisent l'oxydation du H_2S pour obtenir du SO_4^{2-} . Plus précisément, ce sont les bactéries photoautotrophes anaérobies, les bactéries pourpres et vertes sulfureuses (ex. : *Chlorobi*), et les bactéries chimioautotrophes (ex. : *Thiobacillus*) qui effectuent cette réaction (Wetzel, 2001; Dodds and Whiles, 2010; Prescott et al., 2013).

La réaction inverse, la réduction du SO_4^{2-} pour obtenir du H_2S , est pour sa part réalisée par les sulfato-réducteurs, plus particulièrement par des organismes qui utilisent le sulfate comme accepteur final d'électron lors de la respiration anaérobie. *Desulfovibrio*, *Desulfomonas* et l'archée *Archeoglobus* sont des exemples (Wetzel, 2001; Dodds and Whiles, 2010; Prescott et al., 2013).

Finalement, le SO_4^{2-} est assimilé par les organismes pour produire leurs acides aminés composés de soufre (cystéine et méthionine). La matière organique soufrée non utilisée sédimente.

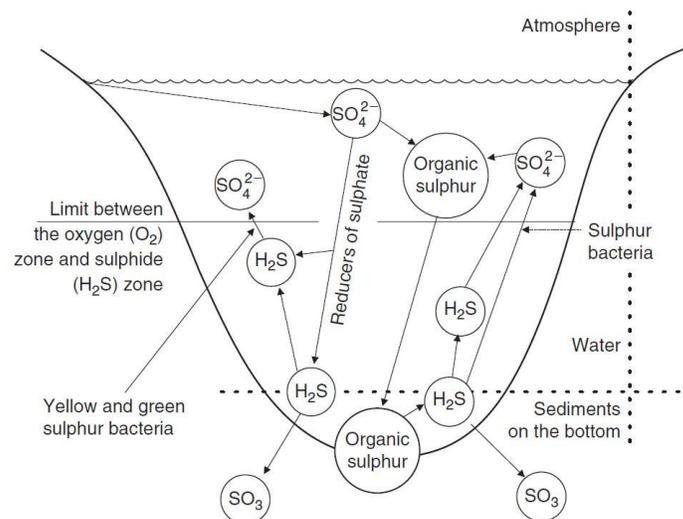


Figure I.6: Cycle du soufre en milieu aquatique. Le cycle du soufre se caractérise par deux formes principales, le sulfate (SO_4^{2-}) et le sulfure d'hydrogène (H_2S), et leur oxydation et réduction par les microorganismes. From: *Limnology*, José Galizia Tundisi and Takaki Matsumura Tundisi, Copyright © 2011 and Imprint. Reproduced by permission of Taylor & Francis Group.

Les sédiments jouent un rôle important dans le cycle du soufre (Holmer and Storkholm, 2001). Drevnick et al. (2010) ont donc décidé d'analyser le cycle du soufre dans les sédiments de neuf lacs situés dans l'Arctique canadien et à Svalbard (Norvège). Sur le total, huit lacs ont présenté une augmentation du soufre inorganique réduit depuis 1980. Les auteurs de l'étude ont émis l'hypothèse que ce serait en raison du réchauffement climatique. En effet, la croissance de température des dernières décennies implique la fonte précoce de la glace, et par le fait même, une plus grande exposition au soleil, le développement considérable des organismes photosynthétiques et une intensification de la sédimentation des déchets organiques riches en carbone qui accélèrent la réduction du sulfate. La stimulation de cette transformation peut également avoir de lourds impacts sur d'autres cycles biogéochimiques liés à celui du soufre, comme une formation supplémentaire de dioxyde de carbone, méthane ou méthylmercure (Compeau and Bartha, 1985; Loseto et al., 2004; Cole et al., 2007; Drevnick et al., 2010).

Les cycles biogéochimiques dans les lacs arctiques – un résumé

En 2001, Hamilton et al. (2001) ont recensé et analysé les paramètres physiques et chimiques de 204 lacs de l'archipel arctique canadien. Plusieurs tendances sont ressorties. D'abord, ils ont remarqué que la composition du bassin versant influence grandement la nature et la quantité des ions présents dans le lac (phosphore, carbone, métaux), ainsi que sa productivité. Les ratios de particules carbonées et azotées, ainsi que la chlorophylle *a* indiquent que les microorganismes planctoniques ne sont pas nécessairement les producteurs majeurs du carbone organique dans les lacs arctiques. Dans les petits et moyens lacs, la matière venant du bassin versant (*allochthonous matter*) contribue significativement à la quantité totale de carbone et de phosphore, favorisant par le fait même l'activité biologique, l'accumulation de cette matière et la contribution aux cycles biogéochimiques. Le phosphore est d'ailleurs généralement limité. Finalement, de façon générale, les lacs arctiques sont ultra-oligotrophes.

Les sections précédentes ont également démontré que les microorganismes jouent un rôle crucial dans les réactions d'oxydation et de réduction des cycles biogéochimiques. Enfin, les cycles biogéochimiques ont tous un lien étroit avec les changements climatiques dans les régions arctiques – le cycle du carbone avec sa production de méthane, ceux de l'azote et du phosphore avec leur eutrophisation et celui du soufre avec son accumulation de soufre inorganique dans les sédiments.

Sentinelles des changements environnementaux

Les limnologues définissent les lacs comme étant des sentinelles des changements environnementaux (Williamson et al., 2008; Vincent, 2018). En effet, étant au point le plus bas dans le bassin versant, les lacs intègrent tout de leur environnement les rendant ainsi vulnérables aux changements. En effet, ils sont, entre

autres, affectés par la géologie, la végétation, les apports en nutriments, le climat et les activités humaines de leur réseau hydrologique. Ainsi, les lacs répondent et s'adaptent aux modifications de leur environnement, d'où leur vulnérabilité. Ils sont en fait un indicateur de la santé de la région avoisinante. Williamson et al. (2008) affirmaient que les eaux qui s'écoulent dans les lacs sont des signaux critiques des perturbations du présent et du passé, permettant de mieux comprendre les impacts futurs. Les lacs sont donc un lieu d'étude par excellence pour approfondir notre compréhension des impacts des changements climatiques sur les écosystèmes aquatiques. La **section Problématique** met d'ailleurs en lumière des exemples de changements que subissent les lacs nordiques et les conséquences qui en découlent.

IDENTIFICATION TAXONOMIQUE DES MICROORGANISMES PAR BIOLOGIE MOLÉCULAIRE

Auparavant, l'identification des microorganismes se faisait par culture pour différencier la morphologie, croissance et activité métabolisme, et ainsi déterminer le genre microbien. Par contre, cette méthode implique des erreurs, une faible précision et une piètre diversité. En effet, très peu de microorganismes sont cultivables (Rappe and Giovannoni, 2003; Petti et al., 2005). C'est pourquoi l'arrivée des méthodes d'identification par biologie moléculaire révolutionne le travail des écologistes. Ils peuvent maintenant identifier la majorité des microorganismes dans leurs échantillons sans les cultiver, mais plutôt en séquençant leur génome. Le gène codant pour la sous-unité 16S du ribosome est particulièrement intéressant en écologie bactérienne. En effet, ce gène d'environ 1550 pb comprenant neuf régions hypervariables séparées de régions constantes est présent chez toutes les bactéries (Woese et al., 1990; McCabe et al., 1999). Grâce à des amorces universelles s'hybridant aux régions conservées et à la technique d'amplification en chaîne par polymérase (*polymerase chain reaction* – PCR en anglais), il est possible d'amplifier les régions hypervariables d'intérêt de relativement toutes les bactéries présentes dans un échantillon, puis de séquencer le tout. Par comparaison avec une base de données, on obtient alors une liste presque exhaustive des bactéries d'un environnement spécifique (Laudadio et al., 2019). La spécificité des amorces est toutefois une limite de cette méthode (Tremblay et al., 2015), tout comme la restriction des informations génomiques obtenues (Laudadio et al., 2019). En effet, le séquençage par amplicon du gène de l'ARNr16S cible seulement cette partie du génome, d'où son nom, la métagénomique ciblée (ou métataxonomie). On obtient alors que l'identité, souvent à un rang taxonomique peu précis, des espèces bactériennes présentes dans l'échantillon (Yarza et al., 2014). Au contraire, la nouvelle technologie, appelée métagénomique globale, séquence les génomes donnant ainsi accès à des informations plus explicites sur la taxonomie et les fonctions métaboliques du microbiome par exemple. Ici, la limite est plutôt l'archivage des données, la puissance computationnelle et le prix (Hillmann et al., 2018; Laudadio et al., 2019). Dépendant de la profondeur de séquençage, la détection des espèces rares peut s'avérer moins sensible dans une communauté bactérienne en utilisant la métagénomique globale (Hillmann et al., 2018). Dans le cadre de

cette maîtrise, on a opté pour le séquençage par amplicon. Cette méthode est idéale pour établir le premier portrait de la diversité microbienne des lacs d'une région jamais étudiée auparavant (Tessler et al., 2017; Hillmann et al., 2018) (**Section La vallée de Stuckberry**).

PROBLÉMATIQUE

Les changements climatiques

Selon le Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (GIEC – en anglais *IPCC*), les changements climatiques sont une variation de l'état du climat qui persiste sur une longue période (plusieurs décennies ou plus). Les causes peuvent être naturelles ou anthropiques. Dans son rapport synthèse de 2014 sur les changements climatiques, le GIEC a toutefois émis la conclusion que l'influence de l'homme sur le système climatique actuel est clairement établie et serait la première cause du réchauffement planétaire. Les émissions anthropiques de gaz à effet de serre (GES) sont les plus élevées jamais observées. Depuis au moins les années 1950, les conséquences du réchauffement sont sans précédent, pour ne nommer que l'augmentation de la température des océans et de l'atmosphère, la diminution de la glace et la montée du niveau de la mer. Malheureusement, de nombreuses répercussions des changements climatiques continueront de se manifester pendant des siècles, et ce, même si les émissions anthropiques de GES sont arrêtées. Actuellement, les risques des effets irréversibles augmentent à mesure que le réchauffement s'amplifie (GIEC, 2014).

Effets des changements climatiques sur les lacs arctiques

L'Arctique est la région la plus affectée par l'importante accélération du réchauffement planétaire. On estime que la température atmosphérique augmente plus de deux fois plus rapidement au Nord que partout ailleurs (Meredith et al., 2019). Les conséquences sont énormes pour cet environnement polaire. La fonte des glaciers, la perturbation du parcours migratoire des espèces et l'érosion des sols sont trois exemples parmi tant d'autres (Vincent, 2018), et malheureusement, les lacs arctiques ne sont pas épargnés.

La répercussion notable du réchauffement sur ces écosystèmes aquatiques est la prolongation de la période sans glace. La glace fond plus tôt au début du printemps et gèle à nouveau plus tard à la fin de l'été (Magnuson et al., 2000; Vincent, 2018), entraînant de multiples conséquences subséquentes. L'absence de la glace, jouant un rôle de barrière entre les lacs et leur environnement, augmente la fréquence des brassages des nutriments, l'exposition à la lumière, les apports en nutriments via l'écoulement de l'eau du bassin versant, en plus d'altérer la stratification thermique (Prowse et al., 2006; Mueller et al., 2009; Vincent, 2018; Luoto et al., 2019; Bégin et al., 2021a; Bégin et al., 2021b). Étroitement liés aux conditions physiques de leur environnement, les microorganismes lacustres en subissent les conséquences et s'adaptent. On peut remarquer un renforcement

de certaines réactions des cycles biogéochimiques (Luoto et al., 2019) et une croissance importante des producteurs primaires (Prowse et al., 2006). Grâce à l'étude des sédiments, Michelutti et al. (2005) ont effectivement noté une récente augmentation de la production de six lacs situés sur l'île Baffin (Canada) concordant avec les records de température atteints en Arctique et causés par le réchauffement planétaire. Ce déséquilibre des conditions limnologiques de la colonne d'eau des lacs peut même mener à un dérèglement de la synchronisation de la succession des espèces au cours du printemps. Les chaudes températures devançant les efflorescences du phytoplancton déstabilisant la croissance du zooplancton (ex. : daphnies), consommateurs des organismes autotrophes (Winder and Schindler, 2004). On pourrait également s'attendre à ce que les microorganismes psychrotropes, capables de vivre dans les environnements froids, mais préférant des températures autour de 20°C (Prescott et al., 2013), prennent le dessus sur les microorganismes psychrophiles restreints à une croissance en basse température (Vincent, 2010). Le réchauffement entraînera aussi un changement de la végétation. La limite entre la forêt boréale et la toundra montera en latitude, passant de la mousse et lichen aux arbustes et arbres, intensifiant la quantité de matière organique, et donc, la productivité des lacs (Prowse et al., 2006). De plus, les chercheurs se sont intéressés au ratio précipitation/évaporation en contexte de changements climatiques. Ils ont remarqué que même si les précipitations sont majoritairement plus élevées, le ratio l'est toujours, signifiant une évaporation accrue. À certains endroits, pour les petits lacs et étangs, elle est si importante qu'elle occasionne l'assèchement, et peut aller jusqu'à la perte complète de ces écosystèmes aquatiques (Prowse et al., 2006; Schindler and Smol, 2006; Smol and Douglas, 2007). Finalement, dans les années 70, les communautés autochtones ont constaté un changement de la qualité de l'eau de leurs lacs. Avec le développement de ces régions et le transport atmosphérique, le dépôt de polluants anthropiques (ex. : sulfate, pesticides, mercure) dans les lacs est considérable. Plusieurs de ces polluants se bioaccumulent et bioamplifient dans la chaîne trophique. La prolongation de l'absence de la glace favorise davantage le dépôt de ces contaminants (Schindler and Smol, 2006).

On s'aperçoit alors que les effets des changements climatiques sur lacs arctiques affectent grandement les communautés microbiennes et leur distribution. Ces dernières s'adaptent rapidement aux changements, se modifient pour répondre aux variations de leur environnement. Elles représentent donc d'excellents indicateurs pour mieux comprendre, et peut-être même prédire, les impacts de ces perturbations (Yadav et al., 2019).

LA VALLÉE DE STUCKBERRY

Description de la vallée et ses lacs

La vallée de Stuckberry se situe sur la côte nord de l'île d'Ellesmere (Nunavut, Canada), l'île la plus au nord de l'archipel arctique canadien (82° 54'N; 66° 56'O). Le nom Stuckberry vient de Thomas Stuckberry, *Captain of*

the Maintop sur la *HMS Alert* de la *Royal Navy* lors de l'exploration de l'Arctique canadien de 1874 à 1876. Thomas Stuckberry a été membre du groupe auxiliaire voyageant en traîneau pour découvrir la côte ouest de l'île d'Ellesmere (Hattersley-Smith, 1998).

La vallée de Stuckberry fait partie du parc national Quttinirpaaq. Au cours de l'Holocène, la région a subi les effets d'une importante variabilité climatique. Le glacier principal s'est retiré ~11.4 cal ka AP entraînant la formation graduelle de quatre lacs par le phénomène de rebond postglaciaire (Dyke, 2004). Ne subissant plus le poids de la glace, la croûte terrestre s'est élevée formant par le fait même des cavités dans lesquelles l'eau de l'océan Arctique y est restée emprisonnée (Pienitz et al., 2008). Les quatre lacs ont été nommés Top Lake, Y Lake, 2FB Lake et Bottom Lake par l'équipe, Top Lake étant le plus élevé au-dessus du niveau de la mer (56 m asl) et Bottom Lake le plus près de l'océan (30 m asl) (**Figure I.7**). Les lacs Top, Y, 2FB et Bottom auraient été isolés de l'océan il y a ~6.5, 5.4, 4.0 et 4.0 cal ka AP respectivement (Bednarski, 1986; Klanten et al., 2021). Un glacier alimente Top Lake. Les lacs Top et Y sont connectés par un ruisseau et 2FB et Bottom sont, pour leur part, isolés des autres lacs. L'eau des lacs Y, 2FB et Bottom se jette dans l'océan Arctique. Comme décrit par Klanten et al. (2021), ces lacs sont groupés en deux catégories selon leur profil limnologique. Il y a d'abord les lacs profonds (> 25 m) (Top et Y lakes) possédant des concentrations d'oxygène dissout relativement élevées de la surface au fond. Leurs valeurs de conductivité spécifique sont plus faibles (moyenne de $\sim 141 \pm 7 \mu\text{Scm}^{-1}$), tout comme les concentrations de carbone organique dissout (moyenne de $\sim 0.4 \pm 0.2 \text{ mgL}^{-1}$). 2FB et Bottom lakes font partie du deuxième groupe, les lacs peu profonds. Dans ces derniers, on remarque une importante stratification oxygène. Des conditions anoxiques sont présentes au fond de ces lacs. Comparativement aux lacs profonds, leurs conductivités spécifiques (moyenne de $\sim 395 \pm 19 \mu\text{Scm}^{-1}$) et leurs concentrations en carbone organique dissout (moyenne de $\sim 1.8 \pm 0.5 \text{ mgL}^{-1}$) sont plus élevées.

Aucune station météorologique n'est installée à la vallée. Par contre, elle est enregistrée à Alert, à environ 78 km à l'est de Stuckberry (Environnement Canada, données disponibles à <https://climate.weather.gc.ca/>). De 1981 à 2010, la moyenne annuelle des températures était de $-17,7^\circ\text{C}$ (minimum moyen en février de $-37,0^\circ\text{C}$ et maximum moyen en juillet de $6,1^\circ\text{C}$). La moyenne annuelle des précipitations était de 158,3 mm. De novembre à mai, la couverture de neige moyenne est de 33 cm. D'octobre à la fin février, il s'agit de la nuit polaire, c'est-à-dire la période où le soleil ne se lève pas. D'avril à août, c'est plutôt le contraire, les journées sont exposées à 24 heures d'ensoleillement.

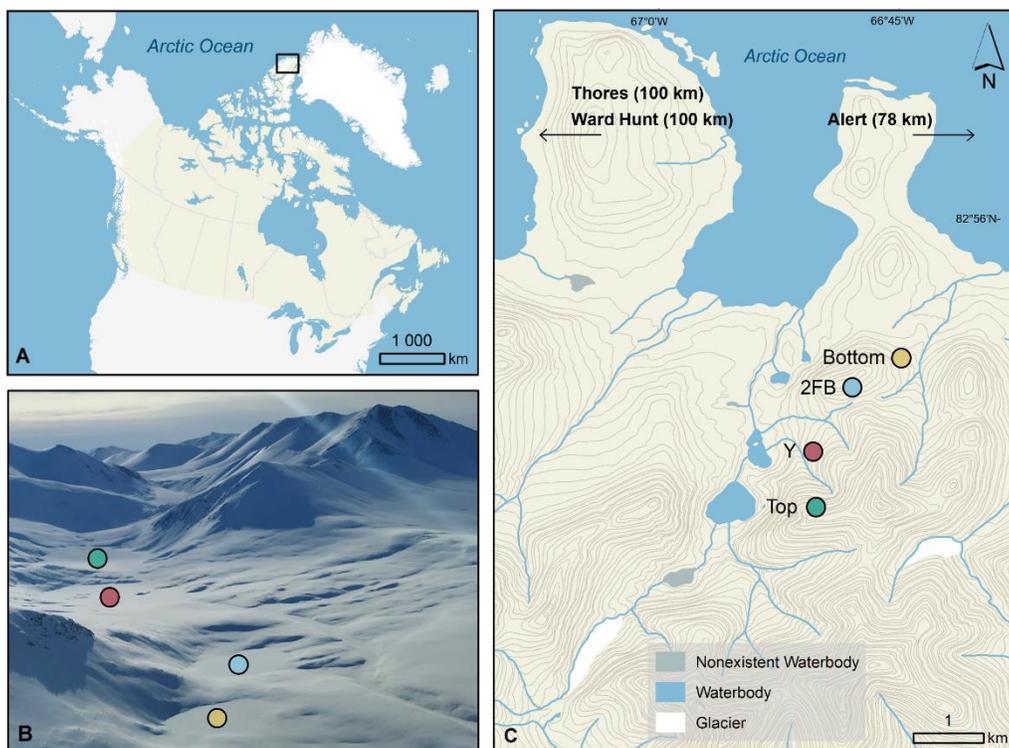


Figure I.7 : La vallée de Stuckberry et ses lacs. (A) La vallée se situe au nord de l'île d'Ellesmere, dans l'archipel arctique canadien. Elle borde l'océan Arctique (B) Photographie aérienne des lacs entourés par les montagnes. À la fin du mois de mai, les lacs étaient toujours recouverts de glace et de neige (photographie fournie et reproduite avec la permission d'Addison Gilpin-Payne) (C) La vallée comprend quatre lacs. Thores, Ward Hunt et Alert sont situés de part et d'autre de la vallée (à 100 km à l'ouest, 100 km à l'ouest et 78 km à l'est respectivement). Les cartes ont été créées avec le logiciel ESRI ArcMap (v. 10.7). Le modèle numérique de terrain est tiré des Ressources naturelles Canada (2001) et les fichiers des limites de Statistique Canada (2016).

Intérêt des lacs de la vallée

La vallée de Stuckberry et sa série de quatre lacs n'ont jamais été étudiées auparavant. En 2017, il s'agissait de la toute première campagne d'échantillonnage dans cette région. Dans le cadre de cette maîtrise, seuls les échantillons récoltés en 2018 ont été traités et analysés. Cette étude donnera donc un premier portrait des communautés microbiennes au sein des quatre lacs. Ces résultats s'ajouteront à ceux de mes collègues étudiantes de formations variées qui se sont plutôt intéressées à la composition des sédiments (biologique, chimique et physique) et à la distribution des pigments dans la colonne (**Section Projet collaboratif**).

Tels que décrits plus haut, les quatre lacs diffèrent par leurs caractéristiques physicochimiques, morphologie, et apports en eau et nutriments. Ainsi, nous avons la chance d'avoir quatre lacs proches en distance, donc influencés par les mêmes variables environnementales (ex. : précipitation, temps d'ensoleillement), mais

possédant des caractéristiques limnologiques distinctes (ex. : profondeur, concentration d'oxygène dissout). Ceci s'avère très pertinent dans une étude en contexte de changements climatiques (**Section Problématique**). En effet, la vallée de Stuckberry située sur la côte nord de l'île d'Ellesmere est aux premières loges des perturbations en Arctique (White and Copland, 2018; Moore et al., 2019). À titre d'exemple, en juillet 2020, le dernier plateau de glace intact de l'Arctique canadien, appelé Milne, a perdu 43% de sa superficie (Vincent and Mueller, 2020), et depuis le début du 20^e siècle, plus de 90% des plateaux de glace situés sur la côte de l'île d'Ellesmere ont disparu (Vincent et al., 2001; Copland and Mueller, 2017). Ces deux exemples témoignent de la vulnérabilité de cette région face aux changements climatiques. Ce projet de maîtrise posera donc les bases pour mieux comprendre l'impact de ces bouleversements sur les communautés microbiennes habitant des lacs arctiques aux caractéristiques limnologiques différentes, et ce, sans se préoccuper lors de leur comparaison, des variables environnementales locales qui auraient pu différer d'un lac à l'autre.

De plus, l'échantillonnage s'est réalisé à la fin du printemps (28 mai au 3 juin 2018) lorsque la neige et la glace étaient toujours présentes, un contexte assez rare en recherche arctique étant donné les conditions météorologiques rigoureuses et l'accessibilité restreinte pour les scientifiques. On pourrait penser que les basses températures et les apports réduits en nutriment limitent la croissance des communautés microbiennes en hiver. Elles sont pourtant toujours actives durant cette saison (Bertilsson et al., 2013). Considérant que ces conditions environnementales prédominent au cours d'une année dans les régions de hautes latitudes (Vincent, 2018), nos résultats pourront être ajoutés aux données déjà recueillies sur les lacs arctiques canadiens en conditions hivernales et permettront de dresser une meilleure représentation de ces environnements aquatiques extrêmes.

OBJECTIFS

Considérant la situation actuellement précaire de l'Arctique en raison des changements climatiques (**Section Problématique**), il s'avère crucial de mieux comprendre leurs impacts sur cette région polaire, et ainsi mieux anticiper leur portée à l'échelle mondiale. Dans la **section Sentinelles des changements environnementaux**, il a été établi que les lacs sont justement des sentinelles pour améliorer notre compréhension de ces bouleversements climatiques. Ces environnements aquatiques extrêmes renferment un réseau trophique dominé par les microorganismes (**Section Écologie bactérienne des lacs arctiques**), acteurs majeurs des cycles biogéochimiques (**Section Les principaux cycles biogéochimiques**). Avec l'accélération du réchauffement en Arctique, on constate actuellement une prolongation de la période sans glace des lacs déstabilisant les communautés microbiennes qui y vivent. Ces dernières doivent se modifier pour répondre aux perturbations environnementales. On définit alors les microorganismes comme des indicateurs écologiques de la qualité de l'eau dans les environnements aquatiques (**Section Effets des changements climatiques sur**

les lacs arctiques). Finalement, la vallée de Stuckberry située sur l'île d'Ellesmere a été décrite dans la **section La vallée de Stuckberry** comme une région particulièrement intéressante et pertinente pour l'étude des impacts de ces perturbations climatiques dû à la diversité morphologique de ses lacs. Par conséquent, cette prémisse était nécessaire pour justifier l'objectif principal de ce projet de recherche : **caractériser les communautés microbiennes des lacs de la vallée de Stuckberry**. Ce dernier peut se diviser en quatre sous-objectifs :

A. Caractériser et comparer les communautés microbiennes en fonction de la profondeur de la colonne d'eau pour les quatre lacs de la vallée (comparaisons intralacs)

La colonne d'eau des quatre lacs présente un gradient des paramètres chimiques et physiques (ex. : température, pH, salinité). Cette hétérogénéité implique plusieurs niches écologiques pour les organismes. On s'attend alors à constater des communautés microbiennes propres à chaque niche, c'est-à-dire à chaque profondeur. Cette conclusion a d'ailleurs été remarquée dans plusieurs lacs en Arctique et ailleurs (Vila et al., 1998; Tammert et al., 2005; Shade et al., 2008; Comeau et al., 2012; Schutte et al., 2016).

B. Déterminer les paramètres environnementaux qui influencent les communautés microbiennes des quatre lacs de la vallée

L'hypothèse émise au sous-objectif A est que l'on constatera des communautés microbiennes différentes en fonction de la profondeur étant donné les différentes niches écologiques présentes. Grâce au profil limnologique de la colonne d'eau de chaque lac, il sera alors possible de juxtaposer ces données à celles obtenues suite à l'amplification du gène codant pour l'ARNr 16S, et ainsi mieux comprendre la distribution verticale des communautés microbiennes dans les lacs selon leurs propriétés abiotiques. Puisque la concentration d'oxygène varie grandement d'un lac à l'autre et au sein d'un même lac, on suppose que cette variable affectera la composition et distribution des communautés. La quantité de lumière et la concentration de nutriments sont également des paramètres environnementaux qui varient beaucoup dans les quatre lacs de la vallée et pourraient avoir un impact sur les communautés. Ces paramètres ont d'ailleurs déjà été mentionnées dans des études antérieures (Crump et al., 2003; Shade et al., 2008; Comeau et al., 2012; Vincent, 2018; Bandh et al., 2019; Somers et al., 2020)

C. Caractériser et comparer les communautés microbiennes des quatre lacs de la vallée entre eux (comparaisons interlacs)

Chaque lac a une morphologie et un bassin versant différents (profondeurs, profil physicochimique, aire du bassin versant, apports en eau et nutriments). Il sera intéressant de constater les répercussions

de ces distinctions au niveau microbien. Des limnologues ont d'ailleurs documenté des différences entre des lacs d'une même région (ou proche), mais ayant des apports en nutriments et un réseau trophique différents (Lindstrom, 2000; Van der Gucht et al., 2005). On s'attend tout de même à observer des ressemblances entre les deux paires de lacs, les profonds et les peu profonds, en raison de leur profil limnologique similaire. On hypothesise également des communautés microbiennes davantage similaires entre les lacs Top et Y étant donné leur connectivité par un ruisseau. Des études sur des réseaux hydrologiques arctiques avaient aussi émis cette conclusion (Comte et al., 2018; Cavaco et al., 2019).

D. Comparer les communautés microbiennes des quatre lacs de la vallée de Stuckberry avec celles des lacs Thores et Ward Hunt.

Tout comme les lacs de la vallée de Stuckberry, les lacs Thores et Ward Hunt sont situés sur la côte nord de l'île d'Ellesmere. Étant donné leur proximité et morphologie pouvant s'apparenter aux lacs de Stuckberry, les données recueillies sur les communautés microbiennes de la vallée seront comparées avec celles des deux autres lacs. Gracieuseté de mes collègues du laboratoire d'Alexander Culley (Université Laval) et de Catherine Girard (Université du Québec à Chicoutimi) qui s'intéressent également aux écosystèmes aquatiques arctiques, les échantillons de la colonne d'eau ont été recueillis avec la même méthode à des profondeurs équivalentes (échantillons de surface, intermédiaires et de fond), puis séquencés en même temps que ceux des lacs de Stuckberry. Les séquences ont ensuite passé à travers les mêmes étapes d'analyses bio-informatiques. Toutes variables liées aux manipulations ont donc été éliminées, idéal pour la comparaison des sites. Ainsi, cette comparaison permettra d'avoir une compréhension approfondie des lacs situés au nord de l'île d'Ellesmere. En effet, ces lacs, proglaciaires ou peu profonds, sont représentatifs de ceux dominant la région polaire (Pienitz et al., 2008). En raison de leur morphologie et leurs apports en eau et nutriments similaires, nous pensons que les communautés microbiennes de Thores Lake ressembleront à celles des lacs profonds de Stuckberry (Top et Y lakes). Pour les mêmes raisons, on suppose que le profil microbien de Ward Hunt Lake sera comparable à celui des lacs peu profonds de la vallée (2FB et Bottom lakes). L'**Annexe A** présente le profil limnologique des lacs Thores et Ward Hunt, le résultat quant à la diversité des communautés microbiennes entre les échantillons des six lacs à l'étude (diversité β) et une courte discussion.

PROJET COLLABORATIF

Cette maîtrise est issue d'un grand projet mettant en collaboration des étudiants et chercheurs de divers domaines. Essentiellement, c'est une étroite collaboration entre le Département de microbiologie, biochimie et bio-informatique (laboratoire d'Alexander Culley – *Viral Discovery and Ecology Laboratory*) et celui de géographie (laboratoire de Dermot Antoniades - Laboratoire de paléocéologie aquatique). Le thème principal du projet est, sans surprise, les lacs de la vallée de Stuckberry. Grâce aux expertises des collaborateurs, ils seront étudiés sous toutes leurs facettes. Les profils verticaux bactériens et pigmentaires de la colonne d'eau, les données physicochimiques de la colonne d'eau et des sédiments et le profil vertical microbien des sédiments seront tous également étudiés, puis éventuellement comparés pour discerner la présence de liens entre les données. La mise en commun des résultats permettra d'obtenir une représentation complète des lacs de cette région arctique en changement et d'améliorer notre compréhension de ces écosystèmes aquatiques extrêmes.

Chapitre 1: Local habitat filtering shapes microbial community structure in four closely spaced lakes in the High Arctic

Catherine Marois^{1,2,3}, Catherine Girard^{2,4}, Yohanna Klanten^{2,5}, Warwick F. Vincent^{2,3,6}, Alexander I. Culley^{1,2,3} & Dermot Antoniadou^{2,5}

1. Département de biochimie, microbiologie et bio-informatique, Université Laval, Québec, QC, Canada
2. Centre d'études nordiques (CEN), Université Laval, Québec, QC, Canada
3. Institut de biologie intégrative des systèmes (IBIS), Université Laval, Québec, QC, Canada
4. Département des sciences fondamentales, Université du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi, QC, Canada
5. Département de géographie, Université Laval, Québec, QC, Canada
6. Département de biologie, Université Laval, Québec, QC, Canada

Keywords : Diversity, Connectivity, Amplicon sequence variant, Proglacial lake, Predatory bacteria, Ellesmere Island, Stuckberry Valley

1.1 RÉSUMÉ

Les lacs arctiques s'avèrent des sites idéaux pour l'étude des impacts des changements climatiques sur l'écologie microbienne. Nous présentons la première caractérisation des communautés microbiennes de quatre lacs situés au nord de l'île d'Ellesmere. Bien que proches en distance, ces lacs diffèrent par leurs caractéristiques physicochimiques, morphologie, et apports en eau et nutriments. Le séquençage par amplicon du gène codant pour l'ARNr 16S a été réalisé afin de comparer les communautés microbiennes intra et interlacs. Deux lacs profonds (>25 m) et majoritairement oxygénés ont montré des assemblages de communautés similaires, possiblement expliqué par la présence d'un ruisseau les reliant. Ces communautés étaient également très distinctes de celles des lacs peu profonds (<10 m) et anoxiques en profondeur. Au sein des quatre lacs, les propriétés limnologiques de la colonne d'eau structuraient la distribution verticale des communautés microbiennes. Un des lacs profonds avait des proportions de *Cyanobacteria* et de *Thaumarchaeota* qui le distinguaient des autres. Des bactéries prédatrices ont été abondamment identifiées dans les deux lacs peu profonds, ainsi que des microbes contribuant aux cycles du soufre et du méthane.

1.2 ABSTRACT

Arctic lakes are ideal sites to study the effects of climate change on microbial ecology. We present the first characterization of the microbial communities of four lakes on the northern Ellesmere Island. These closely spaced lakes differed in their physicochemical, morphological and catchment characteristics. We performed high-throughput amplicon sequencing of the 16S rRNA gene to provide inter- and intra-lake comparisons. Two deep (>25 m) and mostly oxygenated lakes showed highly similar community assemblages that were distinct from the two shallow lakes (<10 m) with anoxic bottom waters. Water exchange via a stream connecting these lakes most likely explains these similarities. In all four lakes, the limnological properties of the water column shaped the vertical distribution of the microbial communities. One deep lake contained proportions of *Cyanobacteria* and *Thaumarchaeota* that distinguished it from the others. The shallow lakes had abundant communities of predatory bacteria, as well as microbes in their bottom waters contributing to the sulfur and methane cycles.

1.3 INTRODUCTION

The Arctic is among the regions on Earth most affected by the rapid acceleration of global warming. It is estimated that air temperature is increasing more than twice as fast as the global average due to Arctic amplification (Meredith et al., 2019). The region is facing changes in its oceanic and atmospheric circulation, ice and snow extent and duration, permafrost, hydrology, vegetation and carbon cycling (Wrona et al. 2016; Vincent et al., 2020; Cai et al. 2021). These changes have repercussions for ecosystem function at different spatial and temporal scales that are still not fully understood.

Lakes are sentinels of environmental change because they are integrators of watershed and airshed processes (e.g., plant and soil dynamics, nutrient loading, climate shifts, anthropogenic impacts; Williamson et al., 2008; Vincent, 2018). They are important and highly diverse features of the Arctic landscape, ranging from deep proglacial lakes to shallow thermokarst ponds (Pienitz et al., 2008). Due to warming climates, the abundance and area of glacial lakes are increasing (Shugar et al., 2020), while other types of lakes are disappearing (Smith et al., 2005). With their simplified food webs and unique physical and chemical characteristics (low water temperature, prolonged ice cover and highly seasonal photoperiods; Vincent 2018), these extreme waterbodies represent key habitats that can be used to better understand the polar biome in transition.

A notable impact of warming on Arctic lakes is the extension of the ice-free period (Magnuson et al., 2000; Vincent, 2018). Ice acts as a barrier against exchanges between the lake and its surroundings. Its absence therefore results in increased light penetration, altered stratification regimes, greater nutrient inputs from

watersheds and increased frequency of the upward mixing of nutrients (e.g, Mueller et al., 2009; Luoto et al., 2019; Bégin et al., 2021b).

Microorganisms dominate the food webs of Arctic lakes (Vincent, 2010), and their physiological diversity underpins the four major biogeochemical cycles that occur in aquatic ecosystems: carbon (including methane), sulfur, phosphorus, and nitrogen (Falkowski et al., 2008). Microbial distribution is determined by competition for heterogeneous niches created throughout the water column by chemical and physical gradients and other controlling forces such as predation and viral lysis (e.g., Shade et al., 2008; Comeau et al., 2012; Somers et al., 2020). Despite their extreme conditions, High Arctic Lakes host a relatively high diversity of microbial phyla, many of which are also found in temperate environments. For example, *Actinobacteria*, *Bacteroidetes*, *Cyanobacteria*, *Proteobacteria* and *Verrucomicrobia* are phyla that are commonly found in temperate freshwater microbial communities (Zwart et al., 2002; Newton et al., 2011), but have also been identified in Arctic lakes such as Fuglebekken and Revvatnet (Norway) (Ntougias et al., 2016), Lake Hazen (Canada) (Cavaco et al., 2019), and Ward Hunt Lake (Canada) (Comte et al., 2018). Mat-producing and free-living (picoplanktonic) *Cyanobacteria* are the major bacterial primary producers in high-latitude lakes, and conduct oxygenic photosynthesis (Vincent, 2018). Green and purple sulfur and non-sulfur bacteria carry out photosynthesis in low-oxygen hypolimnia (Lizotte, 2008). Methanogens and methanotrophs, as well as sulfur reducers, sulfur oxidizers and nitrifiers may be more abundant below oxyclines, for example as demonstrated by Schutte et al. (2016) in Potentilla Lake, a seasonally ice-covered dimictic lake in Greenland.

Microorganisms help us to better understand, and perhaps even predict, the impacts of climate disturbances in polar regions because they are responding rapidly to these changing conditions (Yadav et al., 2019). For example, climate warming may alter the timing of seasonal species succession (Winder and Schindler, 2004), psychrophilic microorganisms may be replaced by psychrotrophic ones (Vincent, 2010), and the northward expansion of the boreal and tundra vegetation boundaries may contribute greater inputs of organic matter and increase lake productivity (Wrona et al., 2016). Climate change is also expected to modify the microbially-driven biogeochemical cycles. Indeed, mainly due to increased ice-free periods, perturbations have been observed, including the intensification of methane emissions (Tan and Zhuang, 2015) and the accumulation of reduced sulfur in sediments (Drevnick et al., 2010). In short, in addition to being key components of lake ecosystems, Arctic lacustrine microbial communities are greatly affected by climate change. However, the way they are affected, and the consequences of these changes remain poorly understood.

To better understand microbial ecology in High Arctic lakes, we examined four lakes in Stuckberry Valley that are closely spaced and physicochemically and morphologically diverse (Top, Y, 2FB and Bottom lakes). Located

on the northern coast of Ellesmere Island (Nunavut, Canada), approximately 780 km from the North Pole, these lakes are under great pressure due to climate change (White and Copland, 2018; Moore et al., 2019). The vulnerability of this area to environmental change is evidenced by the recent loss of 43% of the Milne Ice Shelf, the last intact Canadian ice shelf (Vincent and Mueller, 2020), and the over 90% reduction of the coastal ice shelves of Ellesmere Island since the beginning of the 20th century (Copland and Mueller, 2017). The four Stuckberry Valley lakes were successively isolated from the Arctic Ocean by glacioisostatic rebound, a process in which glacial retreat leads to rising of the Earth's crust, trapping water, and thus creating lakes. Based on regional emergence curves, the four lakes were formed approximately 5.6, 5.4, 4.0 and 4.0 ka calibrated years before present (cal BP), respectively (Klanten et al., 2021). The two oldest lakes (Top and Y) are deep (> 25 m) and mostly oxygenated throughout their water columns. The two younger lakes (Bottom and 2FB) are shallow (< 10 m) and have anoxic bottom waters (Klanten et al., 2021). The deeper lakes are located at the head of the Stuckberry Valley, and presumably have different hydrological and nutrient inputs than the shallower lakes located at the mouth of the Valley, closer to the ocean (**Figure 1.1**).

The objective of this study was to characterize and compare the microbial communities within and between the four Stuckberry Valley lakes. We hypothesized that local habitat filtering based on the distinct chemical and physical gradients, as well as the unique catchment and morphological characteristics of each waterbody would be the primary determinant of microbial diversity, despite their close proximity. To test this hypothesis, we performed deep sequencing of the V4 region of the 16S rRNA gene on samples collected at several depths in each water column. We then determined richness and evenness within communities, the identified dominant phyla, and similarities in microbial community composition in the context of physicochemical water column variability. These data also enabled us to disentangle the effects of local and regional forcings, and thus lay the foundation for a better understanding of the ecological impacts of a warming Arctic.

1.4 EXPERIMENTAL PROCEDURES

1.4.1 Study site

Stuckberry Valley (82° 54'N, 66° 56'W) is located on the northern coast of Ellesmere Island in the Canadian High Arctic (**Figure 1.1**). The four study sites (unofficially named Top, Y, 2FB, and Bottom lakes) were formed gradually by glacioisostatic rebound following glacial retreat (Bednarski, 1986; Dyke, 2004). Top Lake is the highest above sea level (56 m asl) and Bottom Lake is the closest to the ocean (31 m asl). About 4 km separates the far end of Top Lake to the opposite end of Bottom Lake. Top Lake, whose catchment contains a small glacier remnant, has an outlet stream that flows into Y Lake, while 2FB and Bottom are isolated from the other lakes and from each other. Y, 2FB and Bottom lakes have outlets that flow directly into the Arctic Ocean. The limnology, geomorphology, and hydrology of Stuckberry Valley and its lakes are detailed in Klanten et al. (2021).

The nearest weather station is located at Alert (78 km to the east, Ellesmere Island). From 1981 to 2010, the annual average air temperature was $-17.7\text{ }^{\circ}\text{C}$ (mean minimum in February of $-37\text{ }^{\circ}\text{C}$ and mean maximum in July of $6.1\text{ }^{\circ}\text{C}$), and annual precipitation averaged 158 mm. From November to May, the average snow cover reached 33 cm (Environment Canada, data available at <http://climate.weather.gc.ca>). The polar night of continuous total darkness occurs from October to late February, while the polar summer of continuous daylight lasts from April to August.

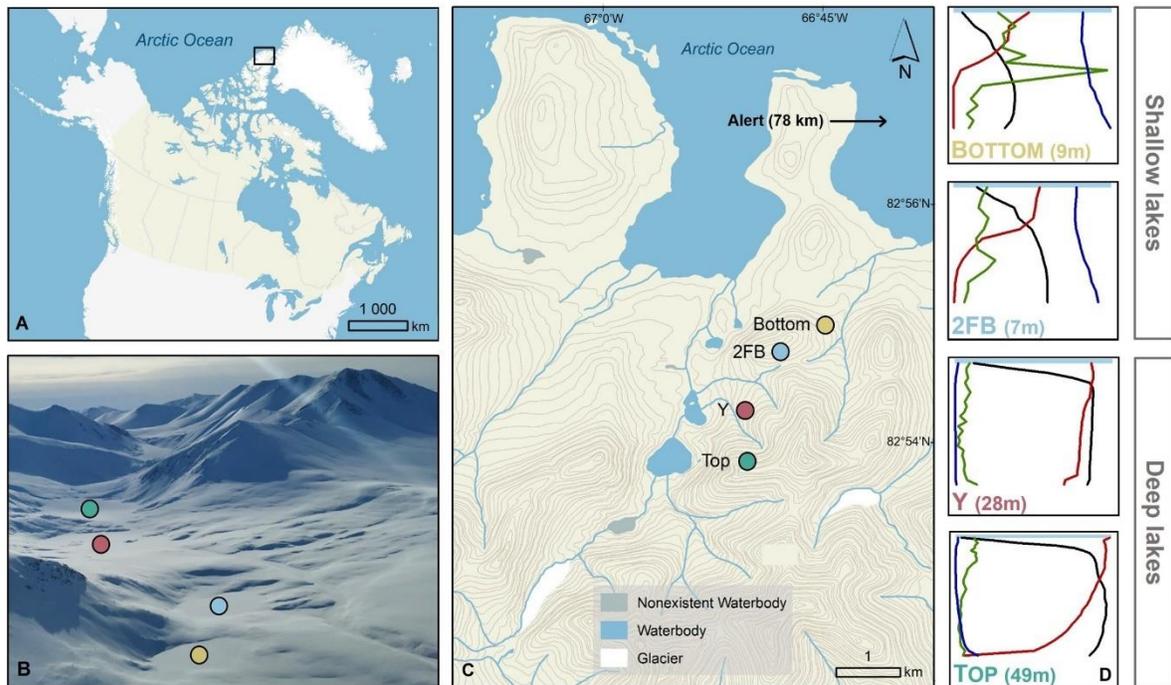


Figure 1.1 : Stuckberry Valley lakes. (A) Stuckberry Valley is located on the northern coast of Ellesmere Island on the edge of the Arctic Ocean (B) Aerial photograph of the four lakes surrounded by mountains. In late May, lakes were still covered with ice and snow (photograph provided and reproduced with permission of Addison Gilpin-Payne). (C) The valley includes four lakes. (D) Chemical and physical gradients in the water columns of the four Stuckberry Valley lakes. For all four lakes, the maximum depth is in parentheses. Each profile parameter is associated with a color: green, chlorophyll *a*; blue, specific conductivity; black, temperature; red, dissolved oxygen. Complete profiles with values are available in **figure 1.5**. Maps were created using ESRI ArcMap (v.10.7). The digital elevation model comes from Natural Resources Canada (2001) and the boundary files are from Statistics Canada (2016).

1.4.2 Sampling

Samples were collected from May 28th to June 3rd, 2018. Parameters for physicochemical profiles of the water column were measured using an EXO2 Multiparameter Sonde (YSI). Temperature, specific conductivity, chlorophyll *a* fluorescence, and dissolved oxygen profiles are summarily presented in **figure 1.1** (complete profiles available in **figure 1.5**). Photosynthetically active radiation (PAR) was measured using a cosine-

corrected underwater quantum sensor (Li-189, LI-CO), as described in Klanten et al. (2021). The full data set for physical and chemical variables is archived in Antoniadou et al. (2021).

Three 20-cm-diameter holes (1 m apart) were bored through the snow and ice cover with a manual ice auger at the deepest known point of each lake. Water samples were collected in triplicate with a 6.2L-Kemmerer bottle at multiple depths within the water column that were selected according to the physicochemical profiles (**Figures 1.1. and 1.5**). Samples were stored in cubitainers that had been previously washed with 2% (vol/vol) Contrad™ 70 liquid detergent (DeconLabs), 10% (vol/vol) ACS-grade HCl (Sigma-Aldrich), and distilled water, and then rinsed three times with water from the lake. Three to four depths were sampled in each lake (0, 10, 20, and 45 m for Top Lake; 0, 10, and 25 m for Y Lake; 0, 2, 3, and 5 m for 2FB Lake; 0, 3, 4, and 7.5 m for Bottom Lake). Cubitainers were kept in the dark during sampling and transportation to the field laboratory.

Within 20 hours of sampling, whole water samples were filtered at the field camp on Sterivex™ 0.22 µm capsule filters (Millipore) using a Masterflex® Peristaltic Tubing Pump (Cole-Parmer) and Contrad-washed tubing. Samples were preserved by adding 2 mL RNA/ater™ Solution (Thermo Fisher Scientific) to the filters and then frozen. They were stored subsequently at -80 °C once back from the field until extraction.

Water subsamples were mixed with EM grade glutaraldehyde (Canemco) to obtain a final concentration of 1% (vol/vol) for flow cytometry counts. For dissolved organic carbon (DOC), dissolved inorganic carbon (DIC), particulate organic carbon (POC), particulate organic nitrogen (PON), total phosphorus (TP), total nitrogen (TN), major ions and metals analyses, subsamples of water were collected, treated, and stored as described in Klanten et al. (2021). Partial data are listed in **table 1.1**, with complete data available in Klanten et al. (2021).

1.4.3 Sample processing

Chemical and nutrient analyses were performed at the Canada Centre for Inland Waters (CCIW, Burlington, Canada) following standard protocols (Environment Canada, 1994). Flow cytometry samples were processed at the Institut des sciences de la mer de Rimouski (ISMER, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, Canada) following methods detailed in Belzile et al. (2008) and Brussaard et al. (2010). After removing RNA/ater™ Solution from Sterivex™ filters, nucleic acids were extracted using the AllPrep DNA/RNA Mini kit (QIAGEN). The manufacturer's protocol was modified as described in Cruaud et al. (2017). DNA concentrations were quantified using the Qubit 3.0 Fluorometer (Thermo Fisher Scientific) as per the manufacturer's protocol. Out of three replicates, the two with the highest DNA concentrations were used for the next steps.

Library preparation and sequencing were performed by the Plateforme d'analyse génomique at the Institut de biologie intégrative et des systèmes (IBIS, Université Laval, Québec, Canada). The V4 region of the 16S rRNA gene was amplified by a 2-step PCR using the 515F forward primer (5'-GTGYCAGCMGCCGCGTAA-3') (Parada et al., 2016), the 806R reverse primer (5'-GGACTACNVTGGTWTCTAAT-3') (Apprill et al., 2015), and the Q5 High-fidelity polymerase (NEB). Amplicons were purified on sparQ PureMag beads (QuantaBio) and sequenced on an Illumina MiSeq by paired-end sequencing (2X300 pb). The total sequencing yield was 8,447,001 reads (**Table 1.2**).

1.4.4 Sequence processing

Sequences were processed using the DADA2 package (v.1.14.0) (Callahan et al., 2016) in R (v.3.5.0) (R Core Team, 2020). Within the package, reads were subjected to quality filtering, trimming, error-rate learning, dereplication, amplicon sequence variant (ASV) inference (Callahan et al., 2017), paired-read merging, chimeras removal and taxonomy assignment. The default parameters were used except for the *filterAndTrim()* function with a *truncLen* = (220,195) and *trimLeft* = (19,20). Taxonomy was assigned using the SILVA reference database (v.132) (Quast et al., 2013; Yilmaz et al., 2014). 30 samples were sequenced in total, but due to low counts of initial reads (< 2000 reads compared to > 240,000 reads for others) (**Table 1.2**), three were discarded (Top_0B, Bot_7.5A and Bot_7.5B). The DNA extracts from the two replicates at 7.5 m from Bottom Lake could not be re-sequenced and compared to the other samples due to the different methods that should have been used to remove PCR inhibitors.

Species richness (α diversity) estimates were calculated and plotted using the *plot_richness()* function with the Observed and Shannon diversity metrics in the package phyloseq in R (v.1.32.0) (McMurdie and Holmes, 2013). The Observed metric considers the numbers of different ASVs (richness) and the Shannon diversity index estimates the ASV richness and evenness (Hill et al., 2003). For both metrics, a t-test was used to compare surface and bottom water diversity estimates using the *T.TEST* formula (two-sample assuming equal variances) in Microsoft® Excel® (Microsoft 365; v. 2103) for all lakes separately except for Top Lake. The test could not be performed for Top Lake because there was only a single surface sample. Grouped samples within each lake were compared to others using a Kruskal-Wallis test (*stats*{}; v.4.0.2) (R Core Team, 2020) followed by a Dunn's test using the FSA package (v.0.8.30) (Ogle et al., 2020), since parametric tests could not be carried out. The assumptions of normality and homoscedasticity were tested with Shapiro-Wilk and Bartlett's tests (*stats*{}). The data met the assumption of normality but not homoscedasticity.

A bar plot was produced using `ggplot2` (v.3.2.2) (Wickham, 2016). The ASV table was converted to relative abundances and manipulated using `tidyr` (v.1.1.2) (Wickham, 2020), `dplyr` (v.1.0.2) (Wickham et al., 2020) and `tibble` (v.3.0.3) (Müller and Wickham, 2020) in R.

To identify microbiome biomarkers that characterized the differences within each lake, we performed linear discriminant analyses (LDAs) using LEfSe (LDA Effect Size) (Segata et al., 2011) within the Galaxy web application and workflow framework of the Huttenhower laboratory (available at <https://huttenhower.sph.harvard.edu/galaxy/>). The LEfSe analysis comprises three steps. First, it uses the non-parametric factorial Kruskal-Wallis sum-rank test to identify discriminant features (ASVs) with significant differential abundances between the four Stuckberry Valley lakes. Second, to investigate the biological consistency of these features, pairwise tests are performed using the unpaired Wilcoxon rank-sum test. Finally, a LDA estimates the effect size of each differentially abundant feature. The Kruskal-Wallis, Wilcoxon, and LDA tests cut-offs were set at 0.05, 0.05 and 2.0, respectively (the default values).

Community-wide diversity (β diversity) was calculated with the Jenson-Shannon divergence (JSD) method (`phyloseq`) using a filtered relative abundance ASV table (ASVs with a mean relative abundance across all samples < 0.00001 % were rejected). Vectors showing limnological characteristics within the water columns were calculated with `vegan` (v.2.5.6) (Oksanen et al., 2019). Metadata collinearity was verified by the use of backward selection and the `vif.cca()` function. Adjusted R^2 values were calculated with the `RsquareAdj()` function. They were visualized along with β diversity in Constrained Analysis of Principal Coordinates (CAP) using Jenson-Shannon divergence with `ggplot2`. Groups were compared by permutational analysis of variance with `adonis()`, and within-group dispersion homogeneity was verified with `betadisper()`, both functions in the `vegan` package.

Statistical significance was determined using $\alpha = 0.05$, and only statistically significant results are reported, unless stated otherwise.

1.4.5 Data availability statement

Limnological data are archived in Nordicana D83 (Antoniades et al., 2021). Raw 16S rRNA gene sequences are available in the Sequence Read Archive of National Center for Biotechnology Information (SRA-NCBI) under BioProject accession number PRJNA726255. The analytical pipeline for amplicon sequence variant inference and statistical analysis are available on GitHub (<https://github.com/LabViDEL/Microbial-diversity-Stuckberry-Valley-lakes>).

1.5 RESULTS AND DISCUSSION

1.5.1 Limnological characteristics

The Stuckberry Valley lakes fell into two categories based on their limnological and physical characteristics: deep and shallow (**Figure 1.1**). The deep lakes (Top and Y) had maximum depths of 49 and 28 m, respectively, large watershed areas (14.4 and 17.5 km²) and oxygenated water columns. At the time of sampling, dissolved oxygen (DO, % saturation) levels were between 85% and 100% at the surface and declined steadily with depth, reaching hypoxic conditions in Top Lake (5.6%) at 45 m (**Figure 1.5**). Hypoxic conditions were not reached in Y Lake. Both lakes had low specific conductivities (mean of the data from both lakes = $141 \pm 7 \mu\text{Scm}^{-1}$) and dissolved organic carbon (DOC) concentrations (mean of the data from both lakes = $0.4 \pm 0.2 \text{ mgL}^{-1}$). The shallow lakes (2FB and Bottom) were less than 10 m deep and had smaller watershed areas (each $\sim 0.4 \text{ km}^2$). They had steep oxyclines, with DO concentrations of $\sim 50\%$ just below the surface that decreased sharply at a depth of $\sim 2 \text{ m}$ before becoming anoxic near the lake bottoms. The shallow lakes had higher specific conductivities (mean of the data from both lakes = $395 \pm 19 \mu\text{Scm}^{-1}$) and DOC concentrations (mean of the data from both lakes = $1.8 \pm 0.5 \text{ mgL}^{-1}$) than the deeper lakes.

Although the lakes were separated into two groups (shallow and deep) based on morphological properties, one of the shallow lakes (Bottom Lake) had unique characteristics, including a chlorophyll *a* peak at 4 m and higher total phosphorus (TP) and nitrogen (TN) concentrations (**Table 1.1**). In contrast, nutrient concentrations in Top, Y and 2FB were typical of Arctic oligotrophic lakes (Lizotte, 2008). Viral particle and heterotrophic bacterial counts from flow cytometry were approximately five and four times higher, respectively, in Bottom Lake than in the others. We also observed a peak in photosynthetic eukaryotes at 4 m in Bottom Lake (**Table 1.1**), which was much deeper in the water column relative to the other lakes.

In all lakes, viral particles were approximately two to nine times more abundant than cellular microbes (**Table 1.1**), which corresponds with the averages observed elsewhere (Sawstrom et al., 2008). The virus-to-prokaryote ratio (VPR) can be influenced by multiple factors that affect viral and bacterial abundances (e.g. depth, season) (Wommack and Colwell, 2000).

Table 1.1 : Limnological characteristics of sampled depths for each studied lake. The limits of detection were 0.1 mgL⁻¹ for dissolved organic matter (DOC), 0.5 µgL⁻¹ for total phosphorus (TP), 15 µgL⁻¹ for total nitrogen (TN), 0.01 µgL⁻¹ for chlorophyll *a* and 0.1 mgL⁻¹ for the sulfate concentration (SO₄²⁻). The virus-to-prokaryote ratio (VPR) was calculated by dividing the virus counts by the sum of photosynthetic and heterotrophic bacteria counts. Values represent the mean of two replicates with percent coefficient of variation (CV) in parentheses.

Lake	Depth (m)	WATER CHEMISTRY					MICROBIAL ABUNDANCE				
		DOC (mgL ⁻¹)	TP (µgL ⁻¹)	TN (µgL ⁻¹)	Chlorophyll <i>a</i> (µgL ⁻¹)	SO ₄ ²⁻ (mgL ⁻¹)	Photosynthetic eukaryotes (10 ³ mL ⁻¹)	Photosynthetic bacteria (10 ³ mL ⁻¹)	Heterotrophic bacteria (10 ³ mL ⁻¹)	Viruses (10 ³ mL ⁻¹)	VPR
Top	0	0.3	12.5	236	1.08	22.5	6.1 (7)	15.3 (16)	338.9 (15)	1137.9 (65)	3.2
	10	0.3	7.8	218	1.02	21.9	4.1 (16)	6.8 (3)	172.3 (15)	1125.6 (19)	6.3
	20	0.3	3.2	231	0.60	22.1	1.6 (18)	4.9 (10)	241.1 (5)	879.6 (17)	3.6
	45	0.7	5.6	285	0.42	22.1	1.2 (3)	2.3 (1)	333.9 (8)	807.3 (7)	2.4
Y	0	0.9	4.0	237	0.84	23.0	2.4 (0)	1 (3)	359.5 (1)	944.0 (21)	2.6
	10	0.3	7.1	236	0.53	21.6	1.2 (15)	1.5 (26)	349.2 (1)	1720.3 (47)	4.9
	25	0.6	4.4	280	1.27	21.9	1.2 (12)	9.2 (8)	275.3 (19)	1147.8 (59)	4.0
2FB	0	1.4	8.7	154	1.91	42.8	1.8 (20)	0.6 (22)	358.5 (22)	2153.3 (10)	6.0
	2	1.4	8.5	176	1.74	42.6	2.9 (38)	0.4 (28)	327.6 (8)	2791.4 (46)	8.5
	3	1.2	4.4	183	1.39	41.2	2.4 (61)	0.7 (7)	314.2 (39)	2384.3 (29)	7.6
	5	1.3	7.1	235	0.82	38.6	2.7 (13)	11.7 (35)	419.1 (15)	1570.5 (47)	3.6
Bottom	0	2.1	23.8	310	2.54	32.9	6.8 (23)	3.4 (4)	1027.7 (2)	8084.5 (13)	7.8
	3	2.1	19.3	329	4.10	33.0	7.4 (29)	2.3 (16)	1056.0 (19)	7640.5 (9)	7.2
	4	1.9	22.8	362	8.78	30.9	10.4 (0)	11.7 (11)	1581.2 (10)	7215.8 (3)	4.5
	7.5	2.4	37.5	1020	1.13	20.1	1.8 (43)	103.6 (14)	936.4 (4)	7215.1 (6)	6.9

1.5.2 Intra-lake comparisons

All four lakes had chemical and physical gradients in their water column (**Figure 1.1** and **Table 1.1**). This heterogeneity suggests that there were distinct ecological niches for organisms (e.g., Shade et al., 2008; Comeau et al., 2012; Somers et al., 2020). Others have observed distinct bacterial communities at different depths in both non-Arctic and Arctic lakes with gradients (e.g., Shade et al., 2008; Schutte et al., 2016; Vigneron et al., 2021) and our results are consistent with these studies.

We investigated whether the microbial community composition, which contained a total of 4155 unique amplicon sequence variants (ASVs) (**Table 1.2**), reflected the observed partitioning along depth and chemical gradients. We did this by estimating the microbial diversity and characterizing the major phyla at each depth for the four lakes. We also identified biomarkers, which are differentially abundant features that most likely explain the differences noted between lakes, using Linear discriminant analysis Effect Size (LEfSe) analysis (Segata et al., 2011) (**Section 1.4.4**). A total of 20 biomarkers were identified among the four lakes (5, 3, 8 and 4 in Top, Y, 2FB and Bottom lakes, respectively).

ASV richness increased significantly with depth in Y, 2FB and Bottom lakes (Observed species index) (**Figure 1.2A**). 2FB Lake had the richest microbial communities with 1706 different ASVs, versus 610, 1093 and 909 for Top, Y and Bottom lakes, respectively. When evenness was considered (Shannon diversity index), only microbial communities in the bottom waters of the shallow lakes were significantly more diverse compared to the surface (**Figure 1.2B**). In Top Lake, we observed a decrease in evenness at depths of 20 m and below,

while richness increased. Overall, the microbial community evenness was lower in Bottom than in 2FB and Y lakes, while richness remained similar, however none of these differences were significant. One explanation for increases in microbial diversity with depth is that the ice cover prevents wind-driven mixing. This leads to higher nutrient concentrations at depth where they are released from the sediments and from the decomposition and recycling processes performed by bacteria higher in the water column. This nutrient supply likely enhances bacterial growth and contributes to greater microbial diversity (Cardinale et al., 2009; Duffy et al., 2017). A similar trend was observed by Schutte et al. (2016), who reported richer and more even communities at depth in Potentilla Lake in Greenland, which had strongly stratified oxygen conditions similar to 2FB and Bottom lakes.

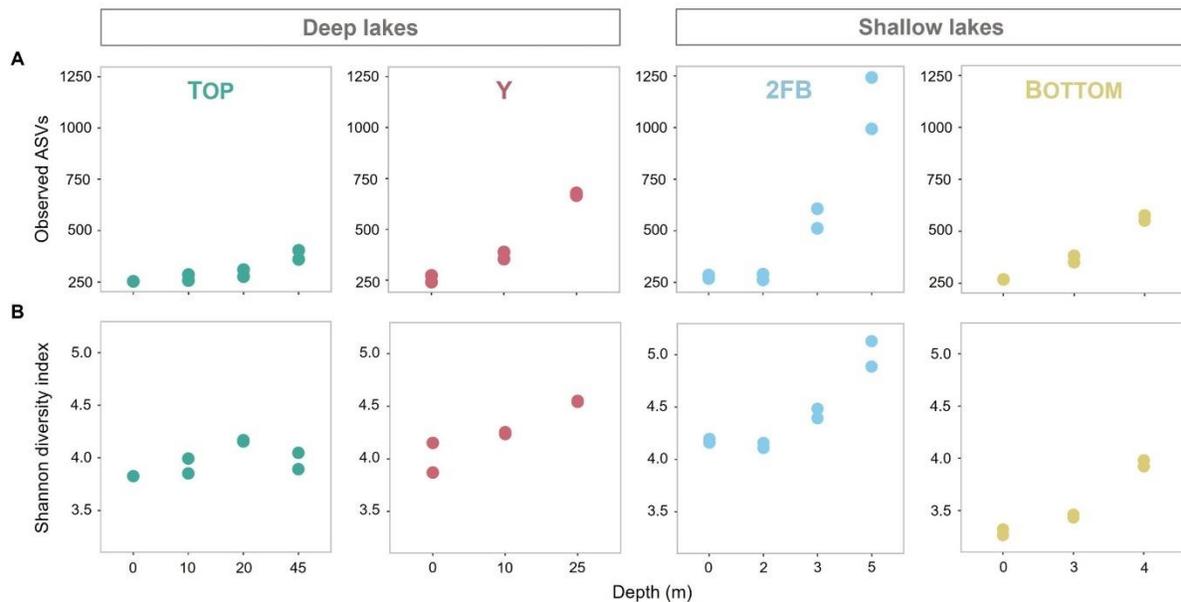


Figure 1.2 : Observed diversity and Shannon diversity in all four Stuckberry Valley lakes. (A) Microbial richness calculated with Observed species index **(B)** Microbial richness and evenness calculated with Shannon diversity index. Colors are associated with each lake: turquoise, Top; pink, Y; blue, 2FB; yellow, Bottom. Note that each sample had two replicates (except 0 m in Top Lake).

Hallmark phyla of freshwater environments were all observed in the Stuckberry Lakes system, including *Actinobacteria*, *Bacteroidetes*, *Cyanobacteria*, *Proteobacteria* and *Verrucomicrobia* (**Figure 1.3**). *Actinobacteria* and *Bacteroidetes* maintained relatively constant relative abundances throughout the water columns of all the lakes, averaging 16 and 9% of reads, respectively. These phyla are widespread in freshwater lakes (Zwart et al., 2002; Newton et al., 2011), including High Arctic lakes (Ntougias et al., 2016; Comte et al., 2018; Cavaco et al., 2019).

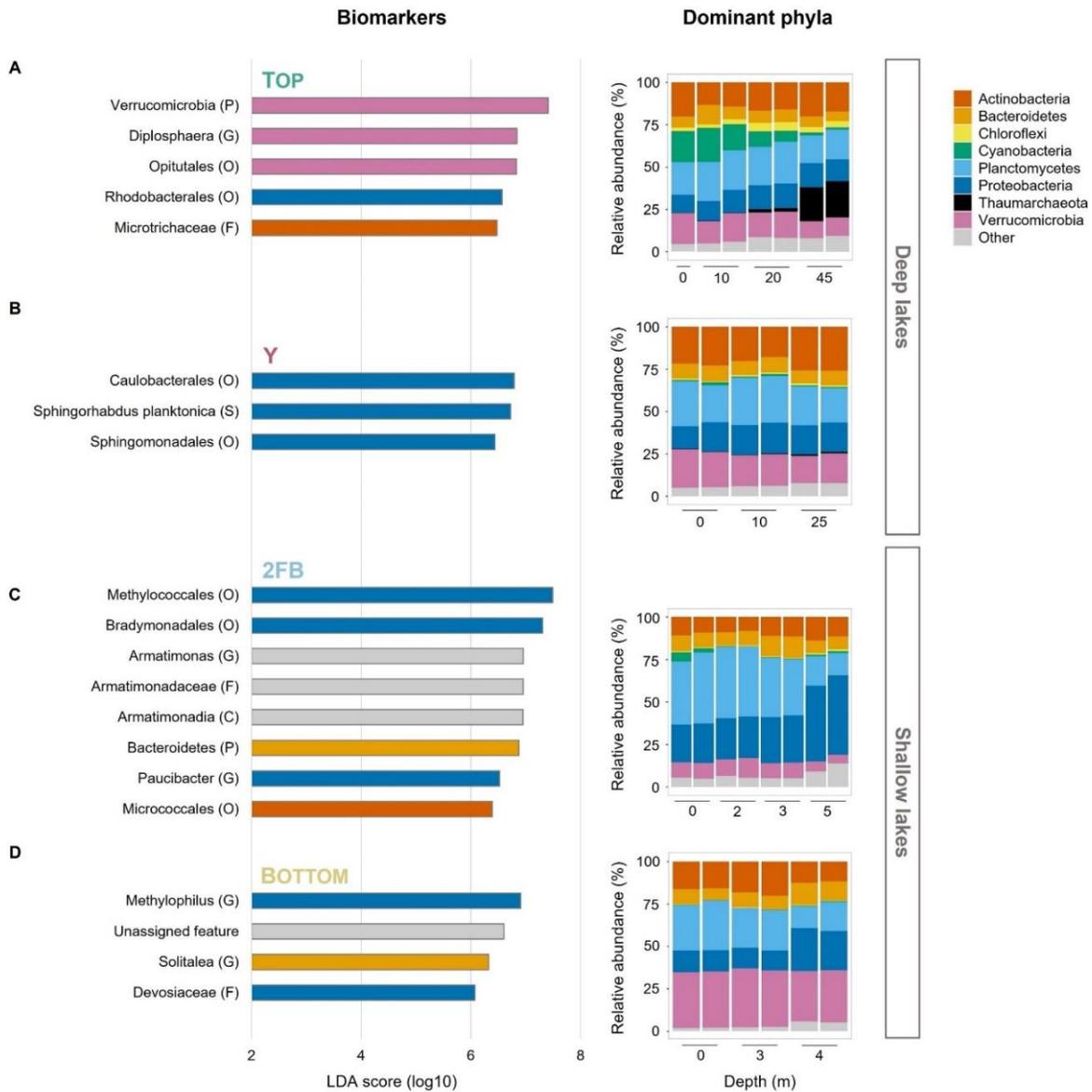


Figure 1.3 : Biomarkers and relative abundances of major phyla in the four Stuckberry Valley lakes. (A) Top Lake, (B) Y Lake, (C) 2FB Lake, and (D) Bottom Lake. The linear discriminant analysis (LDA) score (log 10) was used to estimate the size effect of each biomarker. The letters in parentheses correspond to the taxonomic rank (P, phyla; C, class; O, order; F, family; G, genus; S, species) and colors correspond to phyla. The color of the lake name is consistent with the map in **figure 1.1**. In Bottom Lake, the unassigned feature represents an ASV without any taxonomic assignment. In the relative abundance graphs, phyla that represent less than 5% of reads in at least one sample were grouped together as “Other”. Note that each sample had two replicates (except 0 m in Top Lake).

1.5.2.1 Top Lake

Cyanobacteria, often major primary producers in Arctic and Antarctic inland waters (Vincent, 2018), were relatively more abundant at the surface of Top Lake than in the other waterbodies (**Figure 1.3A**). This is likely due to a higher concentration of TP, an important nutrient for cyanobacterial growth (**Table 1.1**) (Downing et al., 2001; Hakanson et al., 2007; Smith and Schindler, 2009; Comeau et al., 2012), combined with a greater water transparency, which allows better light penetration through the water column (Klanten et al., 2021). The green nonsulfur bacteria *Chloroflexi* (a major phylum) were mostly found at 20 m in Top Lake. *Rhodobacterales*, which include purple nonsulfur bacteria and numerous chemoorganotrophs (Kersters et al., 2006), were identified as important biomarkers (**Figure 1.3A**). Their presence indicates that they likely contributed to total primary production in this deep lake.

We observed a high relative abundance of *Thaumarchaeota* in the hypolimnion of Top Lake, the only major phylum of *Archaea* identified in any of the lakes. These ammonia-oxidizing archaea prefer aquatic habitats with low dissolved oxygen, pH, nutrients, and light (Erguder et al., 2009; Hatzenpichler, 2012; Auguet and Casamayor, 2013; Hollibaugh, 2017; Juottonen et al., 2020). These conditions occurred only at the bottom of Top Lake (**Figure 1.1 and Table 1.1**), in which pH was 7.59 at 45 m (in 2019) and the assumed photosynthetically active radiation (PAR) value was ~0% at 45 m (Klanten et al., 2021). The greater pH (7.94 and 8.15 for 2FB and Bottom lakes, respectively) and PAR values under the ice (3.46% at 5 m and 0.15% at 7 m for 2FB and Bottom lakes, respectively) may explain why *Thaumarchaeota* relative abundance was not as high at the bottom of 2FB and Bottom lakes. The importance of this group as ammonia oxidizers has been shown in multiple studies (Erguder et al., 2009; Hatzenpichler, 2012; Stahl and de la Torre, 2012) and these results suggest that *Thaumarchaeota* drove nitrogen cycling in this part of the lake. *Diplosphaera*, a differentially abundant feature in Top Lake (**Figure 1.3A**), is capable of nitrogen fixation in microaerophilic conditions (Wertz et al., 2012), suggesting it might also contribute to nitrogen cycling.

Verrucomicrobia and its representatives (e.g. *Opitutales*) were identified as biomarkers only in Top Lake (**Figure 1.3A**). This suggests their important biological contribution to the carbon cycle, since they are known to metabolize a wide range of carbon compounds (He et al., 2017).

1.5.2.2 Y Lake

In Y Lake, all the major phyla had relatively constant relative abundances throughout the water column, reflecting the minimal variations in the limnological profile of this lake (**Figure 1.3B**). Here, three biomarkers from the *Alphaproteobacteria* were identified: *Caulobacterales*, *Sphingorhabdus planktonica* and *Sphingomonadales*.

1.5.2.3 2FB Lake

Planctomyces were present in all four Stuckberry Lakes (**Figure 1.3**), as expected given the wide freshwater distribution of this group (Zwart et al., 2002; Newton et al., 2011). These heterotrophs have various important ecosystem functions, including contributing to the degradation of complex organic compounds (Schlesner et al., 2004; Fuchsman et al., 2012), and they are mostly found in the hypolimnia of deep oxygenated lakes (Okazaki and Nakano, 2016; Karlov et al., 2017; Okazaki et al., 2017; Storesund et al., 2020). By contrast, 2FB Lake, where *Planctomyces* reached their greatest relative abundances according to our dataset (40%) (**Figure 1.3C**), was shallow and hypoxic. However, there appeared to be a relationship between *Planctomyces* communities and DO concentrations in Stuckberry Valley lakes, as proportions were relatively constant throughout the water columns of the deep, oxygenated lakes, and declined markedly below the oxyclines of the two shallow lakes.

Proteobacteria constitute the largest and most phenotypically diverse phylum of bacteria. Members of this taxon are essential contributors to key lacustrine biogeochemical cycles (Kerstens et al., 2006). This explains their dominance among the biomarkers that are responsible for differences between lakes (**Figure 1.3**). Some of these bacteria had high relative abundances in the Stuckberry Valley lakes, but mainly in the deep anoxic waters of 2FB Lake (46%) (**Figure 1.3C**). Key *Proteobacteria* in this shallow lake are discussed below.

In 2FB Lake, as in Bottom Lake, sulfate concentrations decreased with depth (**Table 1.1**) suggesting the presence of sulfate-reducing bacteria. This is consistent with the pronounced odor of hydrogen sulfide observed in the anoxic deep waters during sampling. *Deltaproteobacteria*, which include sulfate-reducing bacteria (e.g. *Desulfuromonadales*) (Kerstens et al., 2006), were indeed present in the hypolimnia of 2FB and Bottom lakes (**Figure 1.6A**). These bacteria have also been shown to dominate the lower water columns in polar lakes with anoxic bottoms, such as Arctic Potentilla Lake (Schutte et al., 2016), and Antarctic Lake Fryxell (Karr et al., 2005).

Gammaproteobacteria (35%) were among the *Proteobacteria* that dominated the bottom of 2FB Lake. These included the biomarker *Methylococcales*, which use methane and methanol as carbon and energy sources (Kerstens et al., 2006) (**Figure 1.3C and 1.6B**), and *Chromatiales*, which are photosynthetic purple sulfur bacteria that typically grow under anoxic conditions (Kerstens et al., 2006). The high relative abundance of sulfate-reducing (**Figure 1.6A**) and purple sulfur bacteria (*Chromatiales*) (**Figure 1.6B**) suggest that these groups were important contributors to the cycling of sulfur in the anoxic bottom waters of 2FB Lake. The major role of the sulfur cycle in this lake is also indicated by the association of its microbial communities with the sulfate vector in

the ordination analysis (**Figure 1.4**). Schutte et al. (2016) found a similar distribution in Potentilla Lake, where microbes involved in the sulfur and methane cycles were most abundant below the oxycline.

Viruses and eukaryotic grazers are well-known agents of bacterial mortality in aquatic ecosystems (Fuhrman and Noble, 1995; Ram et al., 2014). However, additional sources of top-down control, such as predatory bacteria, have remained relatively poorly characterized in freshwater lakes. In Stuckberry Valley, we observed high relative abundances of the *Deltaproteobacteria* orders *Bdellovibrionales* and *Bradymonadales* in 2FB Lake (**Figure 1.6A**), which are known predators of other Gram-negative bacteria (Mu et al., 2020). Interestingly, higher relative abundances of these taxa appeared to correspond with lower counts of heterotrophic bacteria which include their prey (Kersters et al., 2006), and vice versa (**Table 1.1**). The identification of *Bradymonadales* as biomarkers also supports the biological significance of these taxa as a top-down control in this shallow lake (**Figure 1.3C**). The opportunistic predators *Myxococcales* (Perez et al., 2016) were also detected in the bottom waters of the shallow lakes (**Figure 1.6A**), and their relative abundances proportionally increased as *Bdellovibrionales* and *Bradymonadales* decreased. Abundant communities of predatory bacteria in lakes have been observed elsewhere, including in Lake Geneva (Paix et al., 2019; Ezzedine et al., 2020). The data from Lake Geneva and from our study suggest that the community composition of prey bacteria (Chen et al., 2011) and the competition between predators (Chase et al., 2002; Johnke et al., 2017) may shape the community structure of these predators and their prey.

1.5.2.4 Bottom Lake

Verrucomicrobia were present in all Stuckberry Valley lakes at all depths, despite the pronounced limnological differences. These bacteria are common in freshwater ecosystems (Zwart et al., 2002; Newton et al., 2011), including in the Arctic (Ntougias et al., 2016; Comte et al., 2018; Cavaco et al., 2019), and are found throughout water columns regardless of nutrient concentrations (Kolmonen et al., 2011). This group includes aerobic, facultative anaerobic, and obligate anaerobic heterotrophs. With their high potential for degrading polysaccharides, they are able to use multiple carbon sources (He et al., 2017). This metabolic plasticity likely explains why they were so widely distributed in Stuckberry Valley lakes and why they were identified as biomarkers in Top Lake (**Figure 1.3**). However, we observed the highest relative abundances of *Verrucomicrobia* in Bottom Lake (33%) (**Figure 1.3D**), where phosphorus and nitrogen concentrations reached their maxima in our dataset (**Table 1.1**) and where the microbial assemblages were associated with the TP vector (**Figure 1.4**). This is consistent with the prevalence of this phylum in high-latitude lakes such as Lake Siggeforasjön (Sweden), Lake Vesijärvi (Finland), and Lake Joutikas (Finland) (Kolmonen et al., 2004; Lindstrom et al., 2004; Haukka et al., 2006). With longer ice-free periods due to warming (Magnuson et al., 2000; Vincent, 2018) that will increase

organic carbon and nutrient inputs into lakes (Luoto et al., 2019), we hypothesize that generalist taxa such as *Verrucomicrobia* will make up a larger portion of the bacterial flora in Arctic aquatic ecosystems.

As in 2FB Lake, the high abundance of sulfate-reducing bacteria and decrease in the sulfate concentration in Bottom Lake (**Figure 1.6A and Table 1.1**) suggest that sulfur was being actively metabolized at depth. The differentially abundant taxa *Methylophilus* and *Devosiaceae* (**Figure 1.3D**) may contribute to the carbon (methane) and nitrogen cycles, respectively (Kersters et al., 2006).

Although microbial activities can often be inferred from taxonomy, we did not measure transcription or microbial processes directly, and note that our inferences are limited to the genetic potential for biogeochemical functions.

1.5.3 Inter-lake comparisons

Constrained Analysis of Principal Coordinates (CAP) showed that differences between lakes explained a high proportion of community composition variance ($R^2 = 0.90$), with non-significant within-lake dispersal (**Figure 1.4**). A high proportion of total variance (63.9%) was explained by the first axis, and samples were closely grouped on this axis according to lake type (deep vs. shallow). However, while samples from Top and Y lakes overlapped on the second axis (18.8% of variance explained), microbial communities in Bottom and 2FB lakes showed clear separation. In Stuckberry Valley, the outflow stream associated with Top Lake flows into Y Lake, which likely contributes to their similar microbial communities. In contrast, 2FB and Bottom lakes have no hydrological connection (**Figure 1.1**). Studies of microbial connectivity across Arctic watersheds have shown that some microbial communities in upstream habitats, such as snow and rivers, were also present in downstream microbiomes, suggesting a landscape-level microbial seeding effect (Cavaco et al., 2019). In some locations, up to 30% of phylotypes were shared along the hydrologic continuum (Comte et al., 2018). Lake metabolic processes have been shown to be depth-dependent, with smaller ecosystems showing greater variability than larger ecosystems (Staehr et al., 2012), further explaining why the shallow lakes had fewer similarities between them.

Although the Stuckberry Valley lakes could be easily divided into two groups according to their limnological and physical properties, no such clear divisions were evident in their microbial community composition due to differing relative abundances of major phyla and biomarkers (**Figure 1.3**). Previous studies of lakes with distinct limnological characteristics in larger regions (Lindstrom, 2000; Van der Gucht et al., 2001; Van der Gucht et al., 2005; Somers et al., 2020) have reached similar conclusions about the primary role of physicochemical and morphological parameters in determining microbial communities. Those studies identified patterns like those

observed in **figure 1.4** where samples clustered by lake type (deep vs. shallow). However, within these broader trends, our study found that each Stuckberry Valley lake also had an individual microbial community structure that was influenced by contrasting environmental conditions within the lakes. This is similar to observations in a study of 67 Finnish lakes, which suggests that individual responses towards environmental factors may occur among the bacterioplankton (Kolmonen et al., 2011).

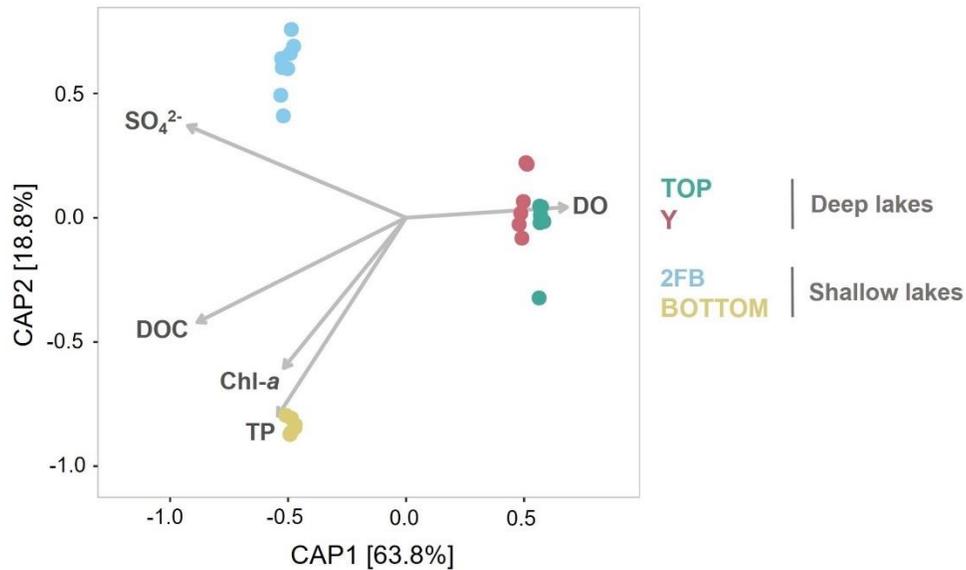


Figure 1.4 : Constrained Analysis of Principal Coordinates of the lake microbial community composition constrained to five environmental variables. Vectors for dissolved oxygen (DO), dissolved organic matter (DOC), total phosphorus (TP), chlorophyll a (Chl-a) and the sulfate concentrations (SO_4^{2-}) illustrate correlations between samples and each of these limnological properties. Colors are associated with each lake: turquoise, Top; pink, Y; blue, 2FB; yellow, Bottom. Note that each sample had two replicates (except 0 m in Top Lake).

1.6 CONCLUSIONS

The northern coast of Ellesmere Island is undergoing fundamental changes due to accelerated regional warming. The lakes of Stuckberry Valley in this region are natural laboratories to better understand the impacts of climate change on aquatic ecosystems in the High Arctic. For example, the increase of microbial diversity with depth that occurred in all lakes that we examined in this study is likely linked to ice cover, whose thickness and duration are decreasing as temperatures continue to increase. Vertical distributions of microbial communities were shaped by the distinct limnological properties of each lake, although similar microbial compositions were observed in the two deeper lakes, likely due to the presence of a stream that connects the two basins. There were notable patterns in the taxa that were present in the lakes. These included the high relative abundance of *Cyanobacteria* and *Thaumarchaeota* at the surface and at depth, respectively, in Top Lake, the high relative

abundance of predatory bacteria in 2FB Lake, the dominance of *Verrucomicrobia* throughout the Bottom Lake water column and the high proportion of microbes involved in sulfur and methane cycles in deep waters of the two shallow lakes. Although more direct measurements of microbial function and more detailed molecular studies are needed to fully elucidate the microbial ecology of this system, these data establish an important baseline characterization for lakes in this remote, extreme, and vulnerable area.

1.7 CONFLICT OF INTEREST

The authors declare that the research was conducted in the absence of any commercial or financial relationships that could be construed as a potential conflict of interest.

1.8 AUTHOR CONTRIBUTIONS

CM conceived the study, with input from DA, CG and AC. CM, YK and DA conducted the field work and sampling. CM processed the samples and performed the lab work and the data analyses, with assistance from YK and CG. CM wrote the first draft of the manuscript which was edited and revised by CM, DA, CG, and WV. All the authors approved the submitted version.

1.9 FUNDING

We thank the Polar Continental Shelf Program (PCSP, Natural Resources Canada) and Parks Canada for logistical and in-kind support. This research was funded by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC), the Fonds de recherche du Québec – Nature et technologies (FRQNT), the Networks of Centres of Excellence program ArcticNet, and the Sentinel North program at Université Laval (Canada First Research Excellence Fund). CM and YK were supported by the Northern Scientific Training Program. CM was supported by MSc scholarships from NSERC and FRQNT.

1.10 ACKNOWLEDGMENTS

We thank Jérôme St-Cyr from the Plateforme d'analyse génomique at IBIS (Université Laval) for library preparation and sequencing, Claude Belzile for flow cytometry, Marianne Potvin for laboratory support, Derek Muir and Xiowa Wang from the CCIW for chemical and nutrient analyses and Katherine Triglav for help in the field.

1.11 SUPPLEMENTARY MATERIAL

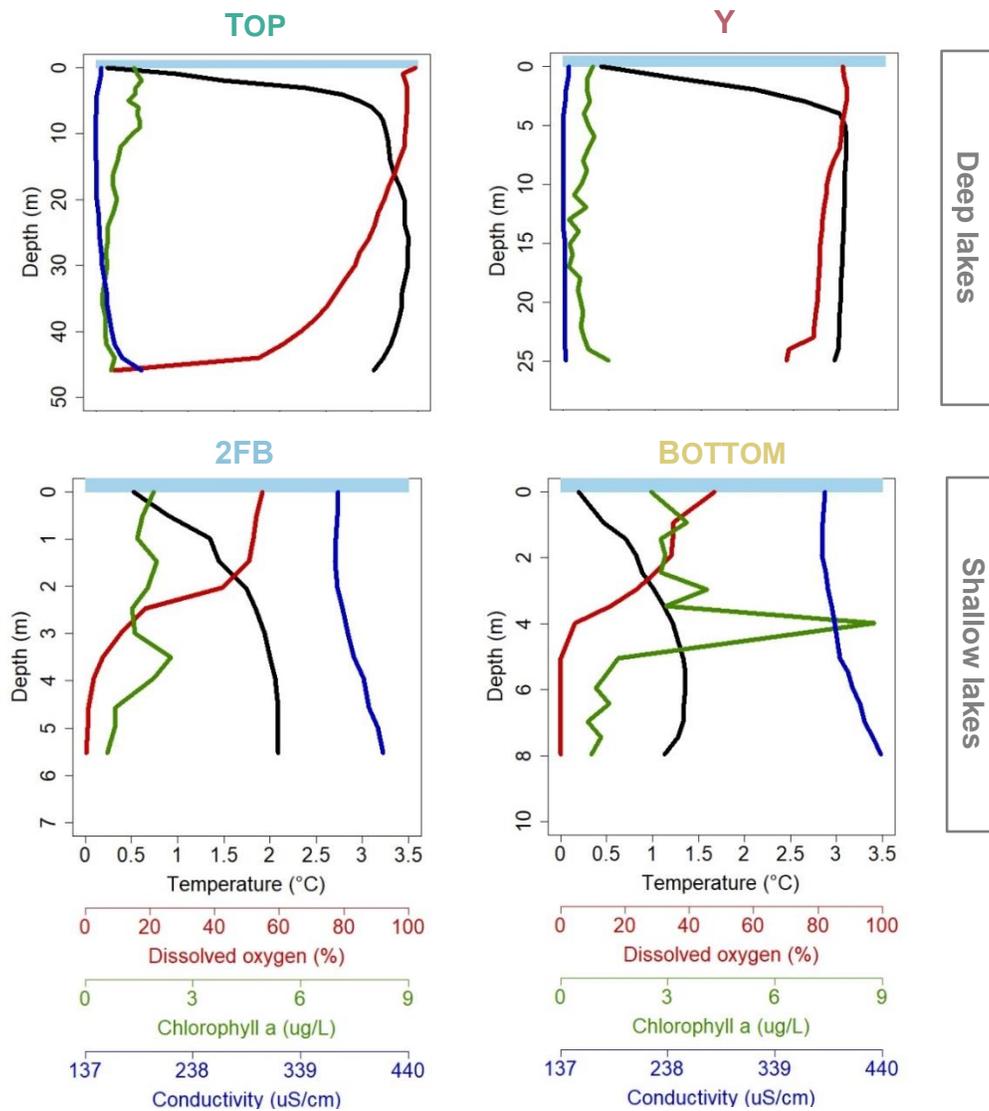


Figure 1.5 : Limnological profile of the four Stuckberry Valley lakes. The water column of the four Stuckberry Valley lakes had chemical and physical gradients. Lakes formed two groups based on limnological properties (deep vs. shallow). The light blue rectangle represents the ice thickness (1.11 m for Top and 0.90 m for Y, 2FB, and Bottom lakes). Note the changing graduations of the y-axis established according to the maximum depth of the four lakes.

Table 1.2 : Number of reads after treatment through the DADA2 pipeline. DNA concentrations (DNA, ng μ L⁻¹) were quantified using the Qubit 3.0 Fluorometer (Thermo Fisher Scientific). Lines in grey are removed samples due to sequencing issues. The total sequencing yield was 8,447,001 reads. A total of 4155 ASVs were identified among the samples.

LAKE	SAMPLE (Depth + Replicate)	DNA (ng/ μ L)	DADA2 PIPELINE						
			Input	Quality control filtering	Denoising (Forward)	Denoising (Reverse)	Merging	Chimeras removing	ASVs
Top	0A	16,3	270086	234108	230311	230675	196701	126537	253
	0B	11,4	2094	451	294	265	205	205	8
	10A	8,5	370246	322712	317788	318216	281800	193721	286
	10B	7,46	269812	237472	233339	233676	200086	129689	257
	20A	11,5	260445	226557	222008	222689	190566	129861	276
	20B	5,56	324309	282289	277175	277475	240544	159328	310
	45A	8,06	296200	260089	255042	255360	220355	157679	404
	45B	7,28	314445	276476	271234	271533	233196	161349	360
Y	0A	8,08	373539	324956	319028	319571	260295	135643	241
	0B	7,94	284666	251289	246775	246817	208753	126862	274
	10A	5,02	329536	286615	280395	281006	234843	143213	354
	10B	8,48	375248	329970	322654	323793	275130	171000	389
	25A	4,46	291894	254631	246411	247086	202632	126363	679
	25B	7,12	284508	248115	240132	240813	200014	129005	666
2FB	0A	42,3	274847	240971	236696	237296	208161	144694	286
	0B	50,4	297559	264972	260174	260901	227175	144465	269
	2A	23,4	243445	211289	207090	207572	180166	118781	262
	2B	16,8	355554	314288	309052	309724	271903	175563	290
	3A	20,4	345453	302497	295084	295938	248971	153150	512
	3B	18,2	364507	325733	318575	318964	278383	184922	607
	5A	20,6	314804	277948	268973	269004	220938	141461	994
	5C	21	304425	271267	262032	261610	217005	148388	1243
Bottom	0A	23,4	313066	273595	270384	270783	245420	170242	268
	0B	18,6	345946	301494	298458	298314	271353	186535	267
	3A	18,7	389735	344562	340507	340263	309677	209478	382
	3B	16,1	313386	276828	273333	273358	247021	166367	350
	4A	12,4	269108	237861	231868	232385	202417	136517	576
	4B	13,1	265993	234909	228888	229397	199006	133242	551
	7,5A	7,7	773	378	264	239	201	201	12
	7,5B	10,4	1372	997	868	837	725	725	30

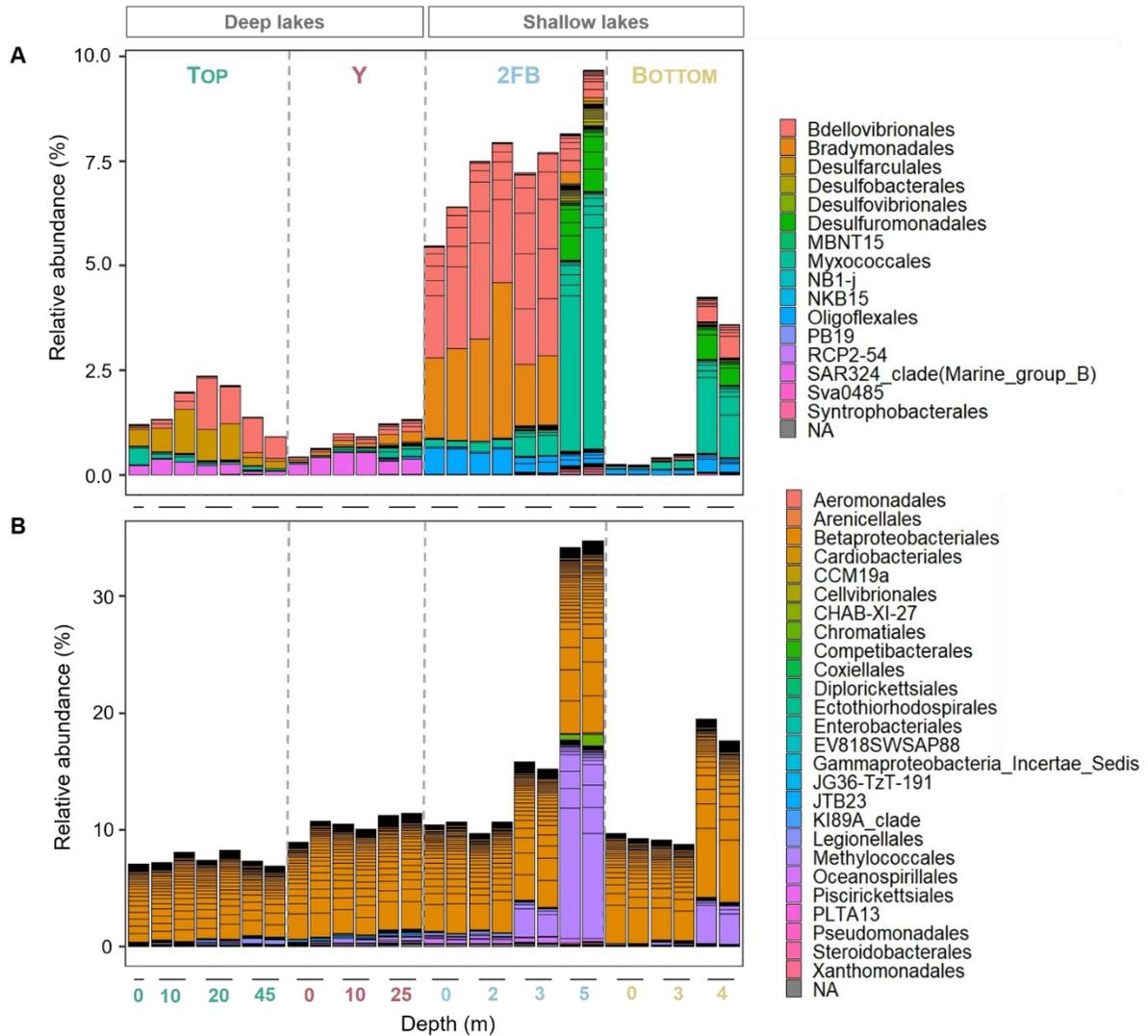


Figure 1.6 : Relative abundance of orders in the classes *Delta*- and *Gammaproteobacteria*
 (A) *Deltaproteobacteria* (B) *Gammaproteobacteria*

Chapitre 2 : Discussion générale

Le nord de l'île d'Ellesmere subit actuellement les fortes pressions des changements climatiques (White and Copland, 2018; Moore et al., 2019). Pour les lacs de cette région, il en découle un allongement de la période annuelle sans couvert de glace et de neige (Magnuson et al., 2000; Vincent, 2018). Sa présence influence la quantité de lumière pénétrant la colonne d'eau, la stratification, le brassage et les échanges avec l'environnement extérieur (ex. : gaz, nutriments) (Prowse et al., 2006; Mueller et al., 2009; Vincent, 2018; Luoto et al., 2019; Bégin et al., 2021a; Bégin et al., 2021b). Sa fonte précoce déstabilise les écosystèmes lacustres, et donc les microorganismes les habitant.

Ce projet de recherche met de l'avant la distribution verticale des communautés microbiennes dans la colonne d'eau des quatre lacs de la vallée de Stuckberry, soit Top, Y, 2FB et Bottom lakes. Ces derniers diffèrent par leurs morphologie, profil physicochimique et position dans la vallée. Situés au nord de l'île d'Ellesmere, ces lacs représentent un modèle pour mieux comprendre l'impact des changements climatiques sur les communautés microbiennes. Cette première étude microbienne des lacs de la vallée se divise en quatre sous-objectifs de recherche. Ils seront rappelés dans chaque section de ce chapitre, puis suivis d'un retour sur les principales conclusions détaillées au **chapitre 1** nous permettant de confirmer les hypothèses.

2.1 SOUS-OBJECTIF DE LA RECHERCHE A

Caractériser et comparer les communautés microbiennes en fonction de la profondeur de la colonne d'eau pour les quatre lacs de la vallée (comparaisons intralacs)

Les lacs ne sont pas des bassins d'eau homogène (Vincent, 2018). De la surface au fond, les paramètres physicochimiques de la colonne d'eau varient. Dans un même lac, on y retrouve donc de multiples niches écologiques différentes. Considérant cette hétérogénéité de la colonne d'eau, on s'attendait à caractériser des communautés microbiennes propres à chaque profondeur, et ce, pour les quatre lacs. À la lumière des résultats, cette hypothèse a été confirmée. Cette conclusion a d'ailleurs été documentée dans des études antérieures sur des lacs en Arctique et ailleurs (Vila et al., 1998; Crump et al., 2003; Tammert et al., 2005; Shade et al., 2008; Comeau et al., 2012; Schutte et al., 2016; Somers et al., 2020).

On constatait déjà une différence entre les profondeurs avec la **figure 1.2** qui illustre la diversité en sein de chaque échantillon, d'une part avec l'indice de diversité Observed (richesse) et d'autre part avec Shannon (richesse et proportionnalité). Les échantillons récoltés en profondeur présentaient des communautés microbiennes beaucoup plus diverses qu'en surface.

La **figure 1.3** présente les principaux phyla occupant les colonnes d'eau des quatre lacs de la vallée de Stuckberry. On constatait instantanément une variation des abondances relatives selon la profondeur pour chaque phylum. Les cyanobactéries ont majoritairement été détectées à la surface de Top Lake, tout comme les *Thaumarchaeota* au fond de ce même lac profond. Parmi les quatre lacs, Y Lake était le seul dont les phyla majeurs étaient présents en proportions relativement constantes de 0 à 25 m. Les protéobactéries dominaient les profondeurs de 2FB Lake. En surface, il y avait plutôt une grande représentation des *Planctomycetes*. On pouvait également constater cette tendance dans le second lac peu profond (Bottom Lake), mais à plus petite échelle. Ce dernier accueillait aussi une très grande abondance relative de *Verrucomicrobia*.

Ces variations de la composition des communautés microbiennes au sein d'une même colonne d'eau nous amènent au prochain sous-objectif. Ce dernier nous permet de mieux comprendre la distribution verticale des microorganismes en fonction du profil physicochimique des colonnes d'eau.

2.2 SOUS-OBJECTIF DE RECHERCHE B

Déterminer les paramètres environnementaux qui influencent les communautés microbiennes des quatre lacs de la vallée

Le sous-objectif de recherche A a confirmé une distribution verticale hétérogène des communautés microbiennes dans les quatre lacs de la vallée de Stuckberry. Les mêmes principaux phyla ont majoritairement été identifiés, toutefois leur abondance relative variait entre les profondeurs. On supposait que les gradients physiques et chimiques des colonnes d'eau influençaient grandement cette répartition, d'où le sous-objectif de recherche B. Nous avons donc juxtaposé nos récentes connaissances sur les communautés microbiennes au profil physicochimique des quatre lacs.

On rappelle qu'on a constaté une augmentation de la diversité microbienne en profondeur des lacs (**Figure 1.2**). L'échantillonnage s'est réalisé lorsque les lacs de Stuckberry étaient couverts de glace et de neige, limitant le brassage par le vent. Les nutriments avaient donc tendance à s'accumuler en profondeur, libérés par les sédiments et issus des processus de décomposition et recyclage des bactéries dans la colonne d'eau, contribuant à la croissance bactérienne et sa diversité (Vincent et al., 2008; Cardinale et al., 2009; Duffy et al., 2017). Puis, la présence des cyanobactéries dans Top Lake pourrait être expliquée par la concentration élevée en phosphore total (TP) (Downing et al., 2001; Hakanson et al., 2007; Smith and Schindler, 2009; Comeau et al., 2012) (**Tableau 1.1**), en plus d'avoir une eau plus transparente permettant une meilleure pénétration de la lumière jusqu'à au moins 10 m de profondeur (Klanten et al., 2021). Pour leur part, les *Thaumarchaeota* préfèrent les environnements aquatiques avec un faible pH, exposition à la lumière, quantité d'oxygène dissout

et concentration de nutriments (Erguder et al., 2009; Hatzepichler, 2012; Auguet and Casamayor, 2013; Hollibaugh, 2017; Juottonen et al., 2020). Cet ensemble de conditions était seulement présent en profondeur de Top Lake. Le second lac profond, Y Lake, avait des proportions relativement constantes des principaux phyla. Cette observation concordait avec son profil limnologique qui se distinguait par ses faibles fluctuations. En profondeur des deux lacs peu profonds, les composés soufrés et les conditions anoxiques assuraient la présence de bactéries appartenant au cycle du soufre, telles que les réductrices de sulfate (Karr et al., 2005; Kersters et al., 2006; Schutte et al., 2016). Le sulfate était d'ailleurs un paramètre environnemental en association avec les communautés microbiennes des échantillons de 2FB Lake (**Figure 1.4**). Les membres du phylum *Planctomycetes* sont communément retrouvés dans tous les écosystèmes d'eau douce justifiant leur présence dans tous les lacs (Zwart et al., 2002; Newton et al., 2011). En revanche, l'oxygène semble influencer la présence des *Planctomycetes*. En effet, les zones où les concentrations d'oxygène dissout étaient les plus élevées correspondaient également aux zones où les *Planctomycetes* étaient les plus abondants, c'est-à-dire sous la glace des lacs 2FB et Bottom, ainsi que dans la presque totalité de la colonne d'eau des lacs profonds et oxygénés (Top et Y). Même si les *Verrucomicrobia* sont un phylum ubiquitaire des lacs d'eau douce (Zwart et al., 2002; Newton et al., 2011), ils ont une préférence pour les lacs eutrophes (Kolmonen et al., 2004; Lindstrom et al., 2004; Haukka et al., 2006). Ceci pourrait expliquer leur plus grande abondance relative dans Bottom Lake, le lac de la vallée de Stuckberry avec les concentrations en azote et phosphore les plus élevées, en plus de justifier l'association entre le vecteur du TP et les échantillons de ce lac (**Figure 1.4**).

La présence des principaux phyla peut être expliquée par les paramètres physicochimiques de la colonne d'eau des quatre lacs de la vallée de Stuckberry. La concentration d'oxygène dissout, celle des nutriments (ex. : TP et TN), la lumière et le pH sont tous des exemples de propriétés qui ont démontré avoir possiblement un impact sur la distribution verticale des communautés microbiennes.

2.3 SOUS-OBJECTIF DE RECHERCHE C

Caractériser et comparer les communautés microbiennes des quatre lacs de la vallée entre eux (comparaisons interlacs)

Les quatre lacs de la vallée de Stuckberry ont une morphologie, des apports en eau et en nutriments et un profil limnologique distincts. On s'attendait donc à constater des différences entre la composition des communautés microbiennes des quatre lacs, avec toutefois des ressemblances entre les paires de lacs aux caractéristiques similaires (profonds vs peu profonds). Cette hypothèse a été confirmée par les résultats présentés au **chapitre 1**. Ces conclusions avaient d'ailleurs déjà été émises dans des études antérieures (Lindstrom, 2000; Van der Gucht et al., 2001; Van der Gucht et al., 2005; Kolmonen et al., 2011; Somers et al., 2020).

Les échantillons se regroupent effectivement par type de lacs (profonds vs peu profonds) tel que présenté dans la **figure 1.4**. On constate toutefois une séparation entre les échantillons des lacs peu profonds comparativement aux lacs Top et Y. Les similarités entre les communautés microbiennes de ces derniers pourraient s'expliquer par le ruisseau qui les relie (Comte et al., 2018; Cavaco et al., 2019). Les lacs Bottom et 2FB sont, pour leur part, séparés individuellement dans le système hydrologique de la vallée. Les processus métaboliques des lacs peu profonds ont également tendance à varier plus que les lacs profonds (Staeher et al., 2012). On constate donc que les communautés microbiennes des lacs de la vallée de Stuckberry présentaient des similarités selon le type de lacs. Cependant, chaque lac était composé de son propre profil vertical microbien défini par ses conditions environnementales comme discuté dans les **sections 2.1 et 2.2**.

2.4 SOUS-OBJECTIF DE RECHERCHE D

Comparer les communautés microbiennes des quatre lacs de la vallée de Stuckberry avec celles des lacs Thores et Ward Hunt.

Situés au nord de l'île d'Ellesmere, les lacs Thores et Ward Hunt subissent également les conséquences des changements climatiques (White and Copland, 2018; Moore et al., 2019). Les lacs de la vallée de Stuckberry, Thores Lake (un lac proglacial) et Ward Hunt Lake (un lac peu profond) sont représentatifs des écosystèmes aquatiques qui dominent l'Arctique (Pienitz et al., 2008). Ensemble, ils forment un portrait général des régions de hautes latitudes d'où leur pertinence de combiner les données.

L'hypothèse était la même que le sous-objectif de recherche C, c'est-à-dire que les communautés microbiennes seraient propres à chaque lac en raison de leurs différentes caractéristiques limnologiques. Toutefois, des similarités seraient constatées selon le type de lacs (profonds : Thores, Top, Y lakes vs peu profonds : Ward Hunt, 2FB et Bottom). Cette hypothèse a été confirmée à la lumière des résultats présentés à l'**Annexe A**.

Conclusion

Ce travail est la première étude des communautés microbiennes au sein de la colonne d'eau des quatre lacs de la vallée de Stuckberry. Elle pose les bases pour mieux comprendre les impacts du réchauffement accéléré sur les microorganismes des écosystèmes aquatiques de la vallée. L'objectif de la recherche, c'est-à-dire caractériser les communautés microbiennes des lacs de la vallée de Stuckberry, et ses quatre sous-objectifs de recherche ont tous été atteints. Essentiellement, il a été démontré que les propriétés limnologiques structurent la distribution verticale des communautés microbiennes. Chaque lac avait une composition microbienne qui lui était propre. Elle tendait cependant à se ressembler en fonction du type de lacs (profonds vs non profonds). Les taxons notables des lacs comprenaient les *Cyanobacteria* et *Thaumarchaeota* à la surface et en profondeur respectivement de Top Lake, les bactéries prédatrices dans 2FB Lake, les *Verrucomicrobia* dans Bottom Lake et les bactéries impliquées dans les cycles du soufre et du méthane en profondeur des lacs peu profonds.

Les perspectives sont multiples pour ce projet. Cette étude s'est particulièrement intéressée aux bactéries et aux archées de la colonne d'eau des lacs. Considérant leur grande abondance et rôle écologique dans les écosystèmes aquatiques, les communautés virales seraient également particulièrement pertinentes à investiguer (Rohwer et al., 2009). Le gène codant pour l'ARNr 16S a permis de dresser ce premier portrait microbien de la vallée, tout en nous guidant sur les cycles biogéochimiques qui dominent les quatre lacs. Considérant ce point de départ, une approche par métagénomique globale (*whole metagenome shotgun sequencing*) serait maintenant idéale pour les études subséquentes. Elle nous permettrait d'obtenir une taxonomie plus précise des communautés, en plus d'avoir un accès complet aux gènes présents approfondissant notre compréhension des fonctions métaboliques des microorganismes qui composent les lacs (Laudadio et al., 2019). Des zones qui se sont avérées particulièrement intéressantes, telles que la surface de Top Lake ou l'hypolimnion des lacs 2FB et Bottom, pourraient d'ailleurs être les cibles de ces analyses. Il a été démontré que les communautés microbiennes varient durant les périodes sans couvert de glace (Butler et al., 2019). Il serait alors pertinent de réaliser une campagne d'échantillonnage à l'été. Cette maîtrise est intégrée dans un grand projet collaboratif avec le Département de géographie (**Section Projet collaboratif**) nous offrant un accès à une immense variété de données. Combiner ces données avec celles de mes collègues (ex. : pigments au sein de la colonne d'eau, communautés microbiennes des sédiments, composition physique des sédiments) serait un atout considérable pour mieux comprendre ces écosystèmes aquatiques arctiques en changement.

Bibliographie

Alexander, V., Whalen, S.C., and Klingensmith, K.M. (1989) Nitrogen cycling in Arctic lakes and ponds. *Hydrobiologia* **172**: 165-172.

Antoniades, D., Veillette, J., Martineau, M.J., Belzile, C., Tomkins, J., Pienitz, R. et al. (2009) Bacterial dominance of phototrophic communities in a High Arctic lake and its implications for paleoclimate analysis. *Polar Science* **3**: 147-161.

Antoniades, D., Michelutti, N., Quinlan, R., Blais, J.M., Bonilla, S., Douglas, M.S.V. et al. (2011) Cultural eutrophication, anoxia, and ecosystem recovery in Meretta Lake, High Arctic Canada. *Limnology and Oceanography* **56**: 639-650.

Antoniades, D., Klanten, Y., Lapointe, A.-M., Marois, C., Triglav, K., Muir, D.C.G. et al. (2021) Limnological data from Stuckberry Valley, northern Ellesmere Island, Nunavut, v. 1.0 (2017-2019). Nordicana D83.

Apprill, A., McNally, S., Parsons, R., and Weber, L. (2015) Minor revision to V4 region SSU rRNA 806R gene primer greatly increases detection of SAR11 bacterioplankton. *Aquatic Microbial Ecology* **75**: 129-137.

Auguet, J.C., and Casamayor, E.O. (2013) Partitioning of Thaumarchaeota populations along environmental gradients in high mountain lakes. *FEMS Microbiology Ecology* **84**: 154-164.

Bandh, S.A., Shafi, S., Shameem, N., Dar, R., Kamili, A.N., and Ganai, B.A. (2019) Spatio-temporal patterns of bacterial diversity along environmental gradients and bacterial attachment to organic aggregates. In *Freshwater microbiology: Perspectives of bacterial dynamics in lake ecosystems*. Bandh, S.A., Shafi, S., and Shameem, N. (eds): Elsevier, pp. 137-174.

Bednarski, J. (1986) Late Quaternary glacial and sea-level events, Clements Markham Inlet, northern Ellesmere Island, Arctic Canada. *Canadian Journal of Earth Sciences* **23**: 1343-1355.

Bégin, P.N., Tanabe, Y., Kumagai, M., Culley, A.I., Paquette, M., Sarrazin, D. et al. (2021a) Extreme warming and regime shift toward amplified variability in a far northern lake. *Limnology and Oceanography* **66**: S17-S29.

Bégin, P.N., Tanabe, Y., Rautio, M., Wauthy, M., Laurion, I., Uchida, M. et al. (2021b) Water column gradients beneath the summer ice of a High Arctic freshwater lake as indicators of sensitivity to climate change. *Scientific Reports* **11**: 2868.

Belzile, C., Vincent, W.F., Gibson, J.A.E., and Van Hove, P. (2001) Bio-optical characteristics of the snow, ice, and water column of a perennially ice-covered lake in the High Arctic. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **58**: 2405-2418.

Belzile, C., Brugel, S., Nozais, C., Gratton, Y., and Demers, S. (2008) Variations of the abundance and nucleic acid content of heterotrophic bacteria in Beaufort Shelf waters during winter and spring. *Journal of Marine Systems* **74**: 946-956.

Bertilsson, S., Burgin, A., Carey, C.C., Fey, S.B., Grossart, H.P., Grubisic, L.M. et al. (2013) The under-ice microbiome of seasonally frozen lakes. *Limnology and Oceanography* **58**: 1998-2012.

Breitbart, M., Bonnain, C., Malki, K., and Sawaya, N.A. (2018) Phage puppet masters of the marine microbial realm. *Nature Microbiology* **3**: 754-766.

- Brussaard, C., JP, P., C, W., and MG, W. (2010) Quantification of aquatic viruses by flow cytometry. In *Manual of aquatic viral ecology*. Wilhelm, S.W., Weinbauer, M.G., and Suttle, C.A. (eds). Waco, USA: American Society of Limnology and Oceanography, pp. 102-109.
- Brönmark, C., and Hansson, L.-A. (2017) *The biology of lakes and ponds*. Oxford, UK: Oxford Press Scholarship Online.
- Butler, T.M., Wilhelm, A.C., Dwyer, A.C., Webb, P.N., Baldwin, A.L., and Techtmann, S.M. (2019) Microbial community dynamics during lake ice freezing. *Scientific Reports* **9**: 6231.
- Cai, Q., Wang, J., Beletsky, D., Overland, J., Ikeda, M., and Wan, L. (2021) Accelerated decline of summer Arctic sea ice during 1850–2017 and the amplified Arctic warming during the recent decades. *Environmental Research Letters* **16**: 034015.
- Callahan, B.J., McMurdie, P.J., and Holmes, S.P. (2017) Exact sequence variants should replace operational taxonomic units in marker-gene data analysis. *ISME Journal* **11**: 2639-2643.
- Callahan, B.J., McMurdie, P.J., Rosen, M.J., Han, A.W., Johnson, A.J.A., and Holmes, S.P. (2016) DADA2: High-resolution sample inference from Illumina amplicon data. *Nature Methods* **13**: 581-583.
- Cardinale, B.J., Hillebrand, H., Harpole, W.S., Gross, K., and Płacnik, R. (2009) Separating the influence of resource "availability" from resource "imbalance" on productivity-diversity relationships. *Ecology Letters* **12**: 475-487.
- Cavaco, M.A., St Louis, V.L., Engel, K., St Pierre, K.A., Schiff, S.L., Stibal, M., and Neufeld, J.D. (2019) Freshwater microbial community diversity in a rapidly changing High Arctic watershed. *FEMS Microbiology Ecology* **95**: fiz161.
- Chase, J.M., Abrams, P.A., Grover, J.P., Diehl, S., Chesson, P., Holt, R.D. et al. (2002) The interaction between predation and competition: A review and synthesis. *Ecology Letters* **5**: 302-315.
- Chen, H., Athar, R., Zheng, G.L., and Williams, H.N. (2011) Prey bacteria shape the community structure of their predators. *ISME Journal* **5**: 1314-1322.
- Cole, J.J., Prairie, Y.T., Caraco, N.F., McDowell, W.H., Tranvik, L.J., Striegl, R.G. et al. (2007) Plumbing the global carbon cycle: Integrating inland waters into the terrestrial carbon budget. *Ecosystems* **10**: 171-184.
- Comeau, A.M., Harding, T., Galand, P.E., Vincent, W.F., and Lovejoy, C. (2012) Vertical distribution of microbial communities in a perennially stratified Arctic lake with saline, anoxic bottom waters. *Scientific Reports* **2**: 604.
- Compeau, G.C., and Bartha, R. (1985) Sulfate-reducing bacteria: Principal methylators of mercury in anoxic estuarine sediment. *Applied and Environmental Microbiology* **50**: 498-502.
- Comte, J., Culley, A.I., Lovejoy, C., and Vincent, W.F. (2018) Microbial connectivity and sorting in a High Arctic watershed. *ISME Journal* **12**: 2988-3000.
- Copland, L., and Mueller, D.R. (eds.) (2017) *Arctic ice shelves and ice islands*. New York, USA: Springer.
- Cruaud, P., Vigneron, A., Fradette, M.S., Charette, S.J., Rodriguez, M.J., Dorea, C.C., and Culley, A.I. (2017) Open the Sterivex (TM) casing: An easy and effective way to improve DNA extraction yields. *Limnology and Oceanography-Methods* **15**: 1015-1020.

Crump, B.C., Kling, G.W., Bahr, M., and Hobbie, J.E. (2003) Bacterioplankton community shifts in an Arctic lake correlate with seasonal changes in organic matter source. *Applied and Environmental Microbiology* **69**: 2253-2268.

Culley, A.I., Girard, C., and Vincent, W.F. (2020) Physico-chemical profiles in proglacial Thores Lake, Ellesmere Island, Nunavut, v. 1.0. Nordicana D82

Daims, H., Lebedeva, E.V., Pjevac, P., Han, P., Herbold, C., Albertsen, M. et al. (2015) Complete nitrification by Nitrospira bacteria. *Nature* **528**: 504-509.

Darcy, J.L., Lynch, R.C., King, A.J., Robeson, M.S., and Schmidt, S.K. (2011) Global distribution of Polaromonas phylotypes: Evidence for a highly successful dispersal capacity. *Plos One* **6**: e23742.

Dittmar, T., and Kattner, G. (2003) The biogeochemistry of the river and shelf ecosystem of the Arctic Ocean: A review. *Marine Chemistry* **83**: 103-120.

Dirszowsky, R.W., and Wilson, K.M. (2016) Biogeochemical evidence of eutrophication and metal contamination of Frame Lake, City of Yellowknife, Northwest Territories, Canada. *Environmental Earth Sciences* **75**: 1-13.

Dodds, W.K., and Whiles, M.R. (2010) *Freshwater ecology: Concepts and environmental applications of limnology*. London, UK: Academic Press.

Downing, J.A., Watson, S.B., and McCauley, E. (2001) Predicting cyanobacteria dominance in lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **58**: 1905-1908.

Drevnick, P.E., Muir, D.C.G., Lamborg, C.H., Horgan, M.J., Canfield, D.E., Boyle, J.F., and Rose, N.L. (2010) Increased accumulation of sulfur in lake sediments of the High Arctic. *Environmental Science & Technology* **44**: 8415-8421.

Duffy, J.E., Godwin, C.M., and Cardinale, B.J. (2017) Biodiversity effects in the wild are common and as strong as key drivers of productivity. *Nature* **549**: 261-264.

Dyke, A.S. (2004) An outline of North American deglaciation with emphasis on central and northern Canada. In *Quaternary Glaciation extent and chronology: Part II: North America*. Ehlers, J., and Gibbard, P.L. (eds): Elsevier, pp. 373-424.

Environment Canada (1994) *Manual of analytical methods: National Laboratory for Environmental Testing*. Burlington, CA: Canadian Centre for Inland Waters.

Erguder, T.H., Boon, N., Wittebolle, L., Marzorati, M., and Verstraete, W. (2009) Environmental factors shaping the ecological niches of ammonia-oxidizing archaea. *FEMS Microbiology Reviews* **33**: 855-869.

Ezzedine, J.A., Jacas, L., Desdevises, Y., and Jacquet, S. (2020) Bdellovibrio and like organisms in Lake Geneva: An unseen elephant in the room? *Frontiers in Microbiology* **11**: 98.

Falkowski, P.G., Fenchel, T., and Delong, E.F. (2008) The microbial engines that drive Earth's biogeochemical cycles. *Science* **320**: 1034-1039.

Fuchsman, C.A., Staley, J.T., Oakley, B.B., Kirkpatrick, J.B., and Murray, J.W. (2012) Free-living and aggregate-associated Planctomycetes in the Black Sea. *FEMS Microbiology Ecology* **80**: 402-416.

- Fuhrman, J.A. (1999) Marine viruses and their biogeochemical and ecological effects. *Nature* **399**: 541-548.
- Fuhrman, J.A., and Noble, R.T. (1995) Viruses and protists cause similar bacterial mortality in coastal seawater. *Limnology and Oceanography* **40**: 1236-1242.
- GIEC (2014) *Changements climatiques 2014: Rapport de synthèse*. Équipe de rédaction principale, Pachauri, R.K., and Meyer, L.A. (eds). Genève, CH.
- Gray, N.D., and Head, I.M. (2008) Microbial Ecology. In *Encyclopedia of ecology*. Jorgensen, S.E., and Fath, B.D. (eds). Oxford, UK: Elsevier, pp. 2357-2368.
- Grossart, H.P., Frindte, K., Dziallas, C., Eckert, W., and Tang, K.W. (2011) Microbial methane production in oxygenated water column of an oligotrophic lake. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **108**: 19657-19661.
- Hakanson, L., Bryhn, A.C., and Hytteborn, J.K. (2007) On the issue of limiting nutrient and predictions of cyanobacteria in aquatic systems. *Science of the Total Environment* **379**: 89-108.
- Hamilton, P.B., Gajewski, K., Atkinson, D.E., and Lean, D.R.S. (2001) Physical and chemical limnology of 204 lakes from the Canadian Arctic Archipelago. *Hydrobiologia* **457**: 133-148.
- Hampton, S.E., Galloway, A.W.E., Powers, S.M., Ozersky, T., Woo, K.H., Batt, R.D. et al. (2017) Ecology under lake ice. *Ecology Letters* **20**: 98-111.
- Hattersley-Smith, G. (1998) *Geographical names of the Ellesmere Island National Park Reserve and vicinity*. Calgary, CA: Arctic Institute of North America.
- Hatzenpichler, R. (2012) Diversity, physiology, and niche differentiation of ammonia-oxidizing archaea. *Applied and Environmental Microbiology* **78**: 7501-7510.
- Haukka, K., Kolmonen, E., Hyder, R., Hietala, J., Vakkilainen, K., Kairesalo, T. et al. (2006) Effect of nutrient loading on bacterioplankton community composition in lake mesocosms. *Microbial Ecology* **51**: 137-146.
- He, S.M., Stevens, S.L.R., Chan, L.K., Bertilsson, S., del Rio, T.G., Tringe, S.G. et al. (2017) Ecophysiology of freshwater Verrucomicrobia inferred from metagenome-assembled genomes. *mSphere* **2**: e00277-17.
- Heslop, J.K., Anthony, K.M.W., Sepulveda-Jauregui, A., Martinez-Cruz, K., Bondurant, A., Grosse, G., and Jones, M.C. (2015) Thermokarst lake methanogenesis along a complete talik profile. *Biogeosciences* **12**: 4317-4331.
- Hill, T.C.J., Walsh, K.A., Harris, J.A., and Moffett, B.F. (2003) Using ecological diversity measures with bacterial communities. *FEMS Microbiology Ecology* **43**: 1-11.
- Hillmann, B., Al-Ghalith, G.A., Shields-Cutler, R.R., Zhu, Q.Y., Gohl, D.M., Beckman, K.B. et al. (2018) Evaluating the information content of shallow shotgun metagenomics. *mSystems* **3**: e00069-18.
- Hollibaugh, J.T. (2017) Oxygen and the activity and distribution of marine Thaumarchaeota. *Environmental Microbiology Reports* **9**: 186-188.
- Holmer, M., and Storkholm, P. (2001) Sulphate reduction and sulphur cycling in lake sediments: A review. *Freshwater Biology* **46**: 431-451.

- Huntingford, C., Lowe, J.A., Howarth, N., Bowerman, N.H.A., Gohar, L.K., Otto, A. et al. (2015) The implications of carbon dioxide and methane exchange for the heavy mitigation RCP2.6 scenario under two metrics. *Environmental Science & Policy* **51**: 77-87.
- Islam, M.M.M., Shafi, S., Bandh, S.A., and Shameem, N. (2019) Impact of environmental changes and human activities on bacterial diversity of lakes. In *Freshwater microbiology: Perspectives of bacterial dynamics in lake ecosystems*. Bandh, S.A., Shafi, S., and Shameem, N. (eds): Elsevier, pp. 105-136.
- Johnke, J., Baron, M., de Leeuw, M., Kushmaro, A., Jurkevitch, E., Harms, H., and Chatzinotas, A. (2017) A generalist protist predator enables coexistence in multitrophic predator-prey systems containing a phage and the bacterial predator *Bdellovibrio*. *Frontiers in Ecology and Evolution* **5**: 124.
- Juottonen, H., Fontaine, L., Wurzbacher, C., Drakare, S., Peura, S., and Eiler, A. (2020) Archaea in boreal Swedish lakes are diverse, dominated by Woesearchaeota and follow deterministic community assembly. *Environmental Microbiology* **22**: 3158-3171.
- Karlov, D.S., Marie, D., Sumbatyan, D.A., Chuvochina, M.S., Kulichevskaya, I.S., Alekhina, I.A., and Bulat, S.A. (2017) Microbial communities within the water column of freshwater Lake Radok, East Antarctica: Predominant 16S rDNA phylotypes and bacterial cultures. *Polar Biology* **40**: 823-836.
- Karr, E.A., Sattley, W.M., Rice, M.R., Jung, D.O., Madigan, M.T., and Achenbach, L.A. (2005) Diversity and distribution of sulfate-reducing bacteria in permanently frozen Lake Fryxell, McMurdo Dry Valleys, Antarctica. *Applied and Environmental Microbiology* **71**: 6353-6359.
- Kerstens, K., De Vos, P., Gillis, M., Swings, J., Van Damme, P., and Stackebrandt, E. (2006) Introduction to the Proteobacteria. In *The Prokaryotes*. Dworkin, M.M., Falkow, S., Rosenberg, E., Schleifer, K.-H., and Stackebrandt, E. (eds). New York, USA: Springer, pp. 3-37.
- Klanten, Y., Triglav, K., Marois, C., and Antoniadou, D. (2021) Under-ice limnology of coastal valley lakes at the edge of the Arctic Ocean. *Arctic Science*: In press.
- Kolmonen, E., Sivonen, K., Rapala, J., and Haukka, K. (2004) Diversity of cyanobacteria and heterotrophic bacteria in cyanobacterial blooms in Lake Joutikas, Finland. *Aquatic Microbial Ecology* **36**: 201-211.
- Kolmonen, E., Haukka, K., Rantala-Ylinen, A., Rajaniemi-Wacklin, P., Lepisto, L., and Sivonen, K. (2011) Bacterioplankton community composition in 67 Finnish lakes differs according to trophic status. *Aquatic Microbial Ecology* **62**: 241-250.
- Laudadio, I., Fulci, V., Stronati, L., and Carissimi, C. (2019) Next-generation metagenomics: Methodological challenges and opportunities. *Omics-a Journal of Integrative Biology* **23**: 327-333.
- Leppäranta, M. (2015) *Freezing of lakes and the evolution of their ice cover*. Springer.
- Lindstrom, E.S. (2000) Bacterioplankton community composition in five lakes differing in trophic status and humic content. *Microbial Ecology* **40**: 104-113.
- Lindstrom, E.S., Vrede, K., and Leskinen, E. (2004) Response of a member of the Verrucomicrobia, among the dominating bacteria in a hypolimnion, to increased phosphorus availability. *Journal of Plankton Research* **26**: 241-246.

- Lizotte, M.P. (2008) Phytoplankton and primary production. In *Polar lakes and rivers: Limnology of Arctic and Antarctic aquatic ecosystems*. Vincent, W.F., and Laybourn-Parry, J. (eds). Oxford, UK: Oxford Press Scholarship Online, pp. 157-178.
- Loseto, L.L., Siciliano, S.D., and Lean, D.R.S. (2004) Methylmercury production in High Arctic wetlands. *Environmental Toxicology and Chemistry* **23**: 17-23.
- Lunina, O.N., Savichev, A.S., Kuznetsov, B.B., Pimenov, N.V., and Gorlenko, V.M. (2013) Anoxygenic phototrophic bacteria of the Kiso-Sladkoe stratified lake (White Sea, Kandalaksha Bay). *Microbiology* **82**: 815-832.
- Lunina, O.N., Gorlenko, V.M., Solov'eva, O.A., Akimov, V.N., Rusanov, I., and Pimenov, N.V. (2005) Seasonal changes in the structure of the anoxygenic phototrophic bacterial community in Lake Mogilnoe, a relict lake on Kil'din Island in the Barents sea. *Microbiology* **74**: 588-596.
- Luoto, T.P., Rantala, M.V., Kivila, E.H., Nevalainen, L., and Ojala, A.E.K. (2019) Biogeochemical cycling and ecological thresholds in a High Arctic lake (Svalbard). *Aquatic Sciences* **81**: 34.
- Lyons, W.B.F., Jacques C. (2008) Biogeochemical processes in high-latitude lakes and rivers. In *Polar lakes and rivers: Limnology of Arctic and Antarctic aquatic ecosystems*. Vincent, W.F., and Laybourn-Parry, J. (eds). Oxford, UK: Oxford Press Scholarship Online, pp. 137-156.
- Magnuson, J.J., Robertson, D.M., Benson, B.J., Wynne, R.H., Livingstone, D.M., Arai, T. et al. (2000) Historical trends in lake and river ice cover in the Northern Hemisphere. *Science* **289**: 1743-1746.
- Martinez-Cruz, K., Leewis, M.C., Herriott, I.C., Sepulveda-Jauregui, A., Anthony, K.W., Thalasso, F., and Leigh, M.B. (2017) Anaerobic oxidation of methane by aerobic methanotrophs in sub-Arctic lake sediments. *Science of the Total Environment* **607**: 23-31.
- McCabe, K.M., Zhang, Y.H., Huang, B.L., Wagar, E.A., and McCabe, E.R.B. (1999) Bacterial species identification after DNA amplification with a universal primer pair. *Molecular Genetics and Metabolism* **66**: 205-211.
- McMurdie, P.J., and Holmes, S. (2013) phyloseq: An R package for reproducible interactive analysis and graphics of microbiome census data. *Plos One* **8**: e61217.
- Meredith, M., Sommerkorn, M., Cassotta, S., Derksen, C., Ekaykin, A., Hollowed, A. et al. (2019) Polar regions. In *IPCC Special report on the ocean and cryosphere in a changing climate*. Pörtner, H.-O., Roberts, D.C., Masson-Delmotte, V., Zhai, P., Tignor, M., Poloczanska, E. et al. (eds), pp. 203-320.
- Michelutti, N., Wolfe, A.P., Vinebrooke, R.D., Rivard, B., and Briner, J.P. (2005) Recent primary production increases in Arctic lakes. *Geophysical Research Letters* **32**: L19715.
- Moore, G.W.K., Schweiger, A., Zhang, J., and Steele, M. (2019) Spatiotemporal variability of sea ice in the Arctic's Last Ice Area. *Geophysical Research Letters* **46**: 11237-11243.
- Mu, D.S., Wang, S., Liang, Q.Y., Du, Z.Z., Tian, R.M., Ouyang, Y. et al. (2020) Bradymonabacteria, a novel bacterial predator group with versatile survival strategies in saline environments. *Microbiome* **8**: 126.

- Mueller, D.R., Van Hove, P., Antoniadou, D., Jeffries, M.O., and Vincent, W.F. (2009) High Arctic lakes as sentinel ecosystems: Cascading regime shifts in climate, ice cover, and mixing. *Limnology and Oceanography* **54**: 2371-2385.
- Müller, K., and Wickham, H. (2020) tibble: Simple data frames. R package version 3.0.3. <https://CRAN.R-project.org/package=tibble>.
- Newton, R.J., Jones, S.E., Eiler, A., McMahon, K.D., and Bertilsson, S. (2011) A guide to the natural history of freshwater lake bacteria. *Microbiology and Molecular Biology Reviews* **75**: 14-49.
- Ntougias, S., Polkowska, Z., Nikolaki, S., Dionyssopoulou, E., Stathopoulou, P., Doudoumis, V. et al. (2016) Bacterial community structures in freshwater polar environments of Svalbard. *Microbes and Environments* **31**: 401-409.
- Ogle, D., P, W., and Dinno, A. (2020) FSA: Fisheries stock analysis. R package version 0.8.30. <https://github.com/droglenc/FSA>.
- Okazaki, Y., and Nakano, S.I. (2016) Vertical partitioning of freshwater bacterioplankton community in a deep mesotrophic lake with a fully oxygenated hypolimnion (Lake Biwa, Japan). *Environmental Microbiology Reports* **8**: 780-788.
- Okazaki, Y., Fujinaga, S., Tanaka, A., Kohzu, A., Oyagi, H., and Nakano, S. (2017) Ubiquity and quantitative significance of bacterioplankton lineages inhabiting the oxygenated hypolimnion of deep freshwater lakes. *ISME Journal* **11**: 2279-2293.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlenn, D. et al. (2019) vegan: Community ecology package. R package version 2.5.6. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Paix, B., Ezzedine, J.A., and Jacquet, S. (2019) Diversity, dynamics, and distribution of *Bdellovibrio* and like organisms in perialpine lakes. *Applied and Environmental Microbiology* **85**: e02494-02418.
- Paquette, M., Fortier, D., Mueller, D.R., Sarrazin, D., and Vincent, W.F. (2015) Rapid disappearance of perennial ice on Canada's most northern lake. *Geophysical Research Letters* **42**: 1433-1440.
- Parada, A.E., Needham, D.M., and Fuhrman, J.A. (2016) Every base matters: Assessing small subunit rRNA primers for marine microbiomes with mock communities, time series and global field samples. *Environmental Microbiology* **18**: 1403-1414.
- Pearce, D.A., Galand, P.E. (2008) Microbial biodiversity and biogeography. In *Polar lakes and rivers: Limnology of Arctic and Antarctic aquatic ecosystems*. Vincent, W.F., and Laybourn-Parry, J. (eds). Oxford, UK: Oxford Press Scholarship Online, pp. 213-230.
- Perez, J., Moraleda-Munoz, A., Marcos-Torres, F.J., and Munoz-Dorado, J. (2016) Bacterial predation: 75 years and counting! *Environmental Microbiology* **18**: 766-779.
- Petti, C.A., Polage, C.R., and Schreckenberger, P. (2005) The role of 16S rRNA gene sequencing in identification of microorganisms misidentified by conventional methods. *Journal of Clinical Microbiology* **43**: 6123-6125.
- Phelps, A.R., Peterson, K.M., and Jeffries, M.O. (1998) Methane efflux from high-latitude lakes during spring ice melt. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres* **103**: 29029-29036.

- Pienitz, R., Doran, P.T., and Lamoureux, S.F. (2008) Origin and geomorphology of lakes in the polar regions. In *Polar lakes and rivers: Limnology of Arctic and Antarctic aquatic ecosystems*. Vincent, W.F., and Laybourn-Parry, J. (eds). Oxford, UK: Oxford Press Scholarship Online, pp. 25-42.
- Prescott, L.M., Willey, J.M., Sherwood, L.M., and Woolverton, C.J. (2013) *Microbiologie: de boeck*.
- Prowse, T.D., Wrona, F.J., Reist, J.D., Gibson, J.J., Hobbie, J.E., Levesque, L.M.J., and Vincent, W.F. (2006) Climate change effects on hydroecology of Arctic freshwater ecosystems. *Ambio* **35**: 347-358.
- Quast, C., Pruesse, E., Yilmaz, P., Gerken, J., Schweer, T., Yarza, P. et al. (2013) The SILVA ribosomal RNA gene database project: Improved data processing and web-based tools. *Nucleic Acids Research* **41**: 590-596.
- R Core Team (2020) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Ram, A.S.P., Palesse, S., Colombet, J., Thouvenot, A., and Sime-Ngando, T. (2014) The relative importance of viral lysis and nanoflagellate grazing for prokaryote mortality in temperate lakes. *Freshwater Biology* **59**: 300-311.
- Rappe, M.S., and Giovannoni, S.J. (2003) The uncultured microbial majority. *Annual Review of Microbiology* **57**: 369-394.
- Rohwer, F., Prangishvili, D., and Lindell, D. (2009) Roles of viruses in the environment. *Environmental Microbiology* **11**: 2771-2774.
- Rotmans, J., and den Elzen, M. (1999) Global biogeochemical cycles. In *Climate change: An integrated perspective*. Martens, P., Rotmans, J., Jansen, D., and Vrieze, K. (eds). Norwell, USA: Kluwer Academic Publishers, pp. 105-142.
- Salonen, K., Leppäranta, M., Viljanen, M., and Gulati, R.D. (2009) Perspectives in winter limnology: Closing the annual cycle of freezing lakes. *Aquatic Ecology* **43**: 609-616.
- Sawstrom, C., Lisle, J., Anesio, A.M., Priscu, J.C., and Laybourn-Parry, J. (2008) Bacteriophage in polar inland waters. *Extremophiles* **12**: 167-175.
- Schindler, D.W., and Smol, J.P. (2006) Cumulative effects of climate warming and other human activities on freshwaters of Arctic and subarctic North America. *Ambio* **35**: 160-168.
- Schindler, D.W., Welch, H.E., Kalff, J., Brunskil, G.J., and Kritsch, N. (1974a) Physical and chemical limnology of Char Lake, Cornwallis Island (75° N Lat.). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **31**: 585-607.
- Schindler, D.W., Kalff, J., Welch, H.E., Brunskil, G.J., Kling, H., and Kritsch, N. (1974b) Eutrophication in the High Arctic - Meretta Lake, Cornwallis Island (75° N Lat.). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **31**: 647-662.
- Schlesner, H., Rensmann, C., Tindall, B.J., Gade, D., Rabus, R., Pfeiffer, S., and Hirsch, P. (2004) Taxonomic heterogeneity within the Planctomycetales as derived by DNA-DNA hybridization, description of *Rhodopirellula baltica* gen. nov., sp. nov., transfer of *Pirellula marina* to the genus *Blastopirellula* gen. nov. as *Blastopirellula marina* comb. nov. and emended description of the genus *Pirellula*. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* **54**: 1567-1580.

- Schutte, U.M.E., Cadieux, S.B., Hemmerich, C., Pratt, L.M., and White, J.R. (2016) Unanticipated geochemical and microbial community structure under seasonal ice cover in a dilute, dimictic Arctic lake. *Frontiers in Microbiology* **7**: 1035.
- Segata, N., Izard, J., Waldron, L., Gevers, D., Miropolsky, L., Garrett, W.S., and Huttenhower, C. (2011) Metagenomic biomarker discovery and explanation. *Genome Biology* **12**: R60.
- Shade, A., Jones, S.E., and McMahon, K.D. (2008) The influence of habitat heterogeneity on freshwater bacterial community composition and dynamics. *Environmental Microbiology* **10**: 1057-1067.
- Shugar, D.H., Burr, A., Haritashya, U.K., Kargel, J.S., Watson, C.S., Kennedy, M.C. et al. (2020) Rapid worldwide growth of glacial lakes since 1990. *Nature Climate Change* **10**: 939-945.
- Smith, L.C., Sheng, Y., MacDonald, G.M., and Hinzman, L.D. (2005) Disappearing Arctic lakes. *Science* **308**: 1429-1429.
- Smith, V.H., and Schindler, D.W. (2009) Eutrophication science: Where do we go from here? *Trends in Ecology & Evolution* **24**: 201-207.
- Smol, J.P., and Douglas, M.S.V. (2007) Crossing the final ecological threshold in High Arctic ponds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **104**: 12395-12397.
- Somers, D.J., Strock, K.E., and Saros, J.E. (2020) Environmental controls on microbial diversity in Arctic lakes of West Greenland. *Microbial Ecology* **80**: 60-72.
- Sondergaard, M., Jensen, J.P., and Jeppesen, E. (2003) Role of sediment and internal loading of phosphorus in shallow lakes. *Hydrobiologia* **506**: 135-145.
- Staehr, P.A., Baastrup-Spohr, L., Sand-Jensen, K., and Stedmon, C. (2012) Lake metabolism scales with lake morphometry and catchment conditions. *Aquatic Sciences* **74**: 155-169.
- Stahl, D.A., and de la Torre, J.R. (2012) Physiology and diversity of ammonia-oxidizing archaea. In *Annual review of microbiology*. Gottesman, S., Harwood, C.S., and Schneewind, O. (eds). Palo Alto, USA: Annual Reviews, pp. 83-101.
- Storesund, J.E., Lanzen, A., Nordmann, E.L., Armo, H.R., Lage, O.M., and Ovreas, L. (2020) Planctomycetes as a vital constituent of the microbial communities inhabiting different layers of the meromictic Lake Saelenvannet (Norway). *Microorganisms* **8**: 1150.
- Tammert, H., Kisand, V., and Noges, T. (2005) Bacterioplankton abundance and activity in a small hypertrophic stratified lake. *Hydrobiologia* **547**: 83-90.
- Tan, Z.L., and Zhuang, Q.L. (2015) Arctic lakes are continuous methane sources to the atmosphere under warming conditions. *Environmental Research Letters* **10**: 054016.
- Tessler, M., Neumann, J.S., Afshinnekoo, E., Pineda, M., Hersch, R., Velho, L.F.M. et al. (2017) Large-scale differences in microbial biodiversity discovery between 16S amplicon and shotgun sequencing. *Scientific Reports* **7**: 6589.
- Thomas, D.N., Fogg, G.E., Convey, P., Fritsen, C.H., Gili, J.-M., Gradinger, R. et al. (2008) *The biology of polar regions*. Oxford, UK: Oxford Press Scholarship Online.

- Tremblay, J., Singh, K., Fern, A., Kirton, E.S., He, S.M., Woyke, T. et al. (2015) Primer and platform effects on 16S rRNA tag sequencing. *Frontiers in Microbiology* **6**: 771.
- Tundisi, J.G., and Tundisi, T.M. (2011) *Limnology*. Boca Raton, USA: Taylor & Francis Group.
- Van der Gucht, K., Sabbe, K., De Meester, L., Vloemans, N., Zwart, G., Gillis, M., and Vyverman, W. (2001) Contrasting bacterioplankton community composition and seasonal dynamics in two neighbouring hypertrophic freshwater lakes. *Environmental Microbiology* **3**: 680-690.
- Van der Gucht, K., Vandekerckhove, T., Vloemans, N., Cousin, S., Muylaert, K., Sabbe, K. et al. (2005) Characterization of bacterial communities in four freshwater lakes differing in nutrient load and food web structure. *FEMS Microbiology Ecology* **53**: 205-220.
- Van Kessel, M., Speth, D.R., Albertsen, M., Nielsen, P.H., Op den Camp, H.J.M., Kartal, B. et al. (2015) Complete nitrification by a single microorganism. *Nature* **528**: 555-559.
- Vila, X., Abella, C.A., Figueras, J.B., and Hurley, J.P. (1998) Vertical models of phototrophic bacterial distribution in the metalimnetic microbial communities of several freshwater North-American kettle lakes. *FEMS Microbiology Ecology* **25**: 287-299.
- Vigneron, A., Cruaud, P., Culley, A.I., Couture, R.M., Lovejoy, C., and Vincent, W.F. (2021) Genomic evidence for sulfur intermediates as new biogeochemical hubs in a model aquatic microbial ecosystem. *Microbiome* **9**: 46.
- Vincent, W.F. (2010) Microbial ecosystem responses to rapid climate change in the Arctic. *ISME Journal* **4**: 1089-1090.
- Vincent, W.F. (2018) *Lakes: A very short introduction*. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Vincent, W.F., and Mueller, D. (2020) Witnessing ice habitat collapse in the Arctic. *Science* **370**: 1031-1032.
- Vincent, W.F., Hobbie, J.E., and Laybourn-Parry, J. (2008) Introduction to the limnology of high-latitude lake and river ecosystems. In *Polar lakes and rivers: Limnology of Arctic and Antarctic aquatic ecosystems*. Vincent, W.F., and Laybourn-Parry, J. (eds). Oxford, UK: Oxford Press Scholarship Online, pp. 1-24.
- Vincent, W.F., Fortier, D., Levesque, E., Boulanger-Lapointe, N., Tremblay, B., Sarrazin, D. et al. (2011) Extreme ecosystems and geosystems in the Canadian High Arctic: Ward Hunt Island and vicinity. *Ecoscience* **18**: 236-261.
- Wertz, J.T., Kim, E., Breznak, J.A., Schmidt, T.M., and Rodrigues, J.L.M. (2012) Genomic and physiological characterization of the Verrucomicrobia isolate *Diplosphaera colitermitum* gen. nov., sp nov., reveals microaerophily and nitrogen fixation genes. *Applied and Environmental Microbiology* **78**: 1544-1555.
- Wetzel, R.G. (2001) *Limnology: Lake and river ecosystems*. London, UK: Academic Press.
- White, A., and Copland, L. (2018) Area change of glaciers across Northern Ellesmere Island, Nunavut, between similar to 1999 and similar to 2015. *Journal of Glaciology* **64**: 609-623.
- Wickham, H. (2016) ggplot2: Elegant graphics for data analysis. R package version 3.2.2. <https://ggplot2.tidyverse.org>.
- Wickham, H. (2020) tidyr: Tidy messy data. R package version 1.1.2. <https://CRAN.R-project.org/package=tidyr>.

Wickham, H., François, R., Henry, L., and Müller, K. (2020) dplyr: A grammar of data manipulation. R package version 1.0.2. <https://CRAN.R-project.org/package=dplyr>.

Williamson, C.E., Dodds, W., Kratz, T.K., and Palmer, M.A. (2008) Lakes and streams as sentinels of environmental change in terrestrial and atmospheric processes. *Frontiers in Ecology and the Environment* **6**: 247-254.

Winder, M., and Schindler, D.E. (2004) Climate change uncouples trophic interactions in an aquatic ecosystem. *Ecology* **85**: 2100-2106.

Woese, C.R., Kandler, O., and Wheelis, M.L. (1990) Towards a natural system of organisms: Proposal for the domains Archaea, Bacteria, and Eucarya. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **87**: 4576-4579.

Wommack, K.E., and Colwell, R.R. (2000) Virioplankton: Viruses in aquatic ecosystems. *Microbiology and Molecular Biology Reviews* **64**: 69-114.

Wrona, F.J., Johansson, M., Culp, J.M., Jenkins, A. Mård Karlsson, J., Myers-Smith, I.H., et al. (2016) Transitions in Arctic ecosystems: Ecological implications of a changing freshwater system. *Journal of Geophysical Research – Biogeosciences* **121**: 650–674.

Yadav, A.N., Yadav, N., Kour, D., Kumar, A., Yadav, K., Kumar, A. et al. (2019) Bacterial community composition in lakes. In *Freshwater microbiology: Perspectives of bacterial dynamics in lake ecosystems*. Bandh, S.A., Shafi, S., and Shameem, N. (eds): Elsevier, pp. 1-71.

Yagi, J.M., Sims, D., Brettin, T., Bruce, D., and Madsen, E.L. (2009) The genome of *Polaromonas naphthalenivorans* strain CJ2, isolated from coal tar-contaminated sediment, reveals physiological and metabolic versatility and evolution through extensive horizontal gene transfer. *Environmental Microbiology* **11**: 2253-2270.

Yang, J., Jiang, H.C., Dong, H.L., and Liu, Y.Q. (2019) A comprehensive census of lake microbial diversity on a global scale. *Science China-Life Sciences* **62**: 1320-1331.

Yarza, P., Yilmaz, P., Pruesse, E., Glockner, F.O., Ludwig, W., Schleifer, K.H. et al. (2014) Uniting the classification of cultured and uncultured bacteria and archaea using 16S rRNA gene sequences. *Nature Reviews Microbiology* **12**: 635-645.

Yilmaz, P., Parfrey, L.W., Yarza, P., Gerken, J., Pruesse, E., Quast, C. et al. (2014) The SILVA and "All-species Living Tree Project (LTP)" taxonomic frameworks. *Nucleic Acids Research* **42**: 643-648.

Zwart, G., Crump, B.C., Agterveld, M., Hagen, F., and Han, S.K. (2002) Typical freshwater bacteria: An analysis of available 16S rRNA gene sequences from plankton of lakes and rivers. *Aquatic Microbial Ecology* **28**: 141-155.

Annexe A : Analyse des communautés microbiennes des lacs Thores et Ward Hunt

Description des lacs Thores et Ward Hunt

L'étude de Thores Lake est très récente signifiant qu'aucune donnée sur le lac et la région avoisinante n'a été publiée pour le moment. Grâce aux données préliminaires de mes collègues (échantillonnage à l'été 2018), nous savons que Thores Lake a une profondeur maximale connue de 80 m. Un glacier alimente le lac (**Figure A.1A**). Le profil physicochimique de la colonne montre une bonne constance des paramètres sur l'intégralité de la colonne d'eau, excepté pour la concentration de chlorophylle *a* (Culley et al., 2020) (**Figure A.1C**). La conductivité est très faible comparativement à Ward Hunt Lake ($\sim 0 \mu\text{Scm}^{-1}$).

Pour sa part, Ward Hunt Lake et ses environs a été décrit en détail par Vincent et al. (2011), Paquette et al. (2015) et Bégin et al. (2021b). Ward Hunt Lake est situé sur l'île Ward Hunt (**Figure A.1B**). La profondeur maximale du lac est de 9,7 m. Il possède une couche de glace permanente de plus de 1,5 m (exception en 2011 et 2012). Il est alimenté par la fonte de la neige de la vallée via l'écoulement de l'eau par des petits cours d'eau. L'eau est douce avec une conductivité moyenne autour de $200 \mu\text{Scm}^{-1}$. Le lac oligotrophe est entouré d'un environnement de type désert polaire montagneux contenant des parcelles de végétation clairsemées et discontinues. Il est situé au creux de la vallée impliquant un bon apport en nutriments. Le profil physicochimique de la colonne d'eau lors de l'échantillonnage en 2018 est présenté à la **figure A.1D**. On remarque, entre autres, une grande variation de la saturation de l'oxygène dissout, un pic de chlorophylle *a* à environ 6 m de profondeur et une stratification thermique. Bégin et al. (2021b) ont d'ailleurs confirmé des conditions anoxiques en profondeur de Ward Hunt Lake avec son couvert de glace.

Méthode

Les échantillons d'eau ont été récoltés et extraits de la même façon que celle décrite au **chapitre 1** pour les lacs de la vallée de Stuckberry (**Sections 1.4.2 et 1.4.3**). Toutefois, le RNeasy Lysis Solution (Thermo Fisher Scientific) n'a pas été ajouté aux filtres. Les extraits d'ADN des six lacs ont été séquencés sur la même plaque et ont passé à travers les mêmes étapes d'analyses bio-informatiques pour l'obtention des ASVs (**Section 1.4.4**). La comparaison des données s'avère donc très intéressante puisque les échantillons ont été manipulés exactement de la même façon, de la collecte jusqu'à l'identification taxonomique.

Afin de visualiser la diversité des communautés microbiennes entre les échantillons des six lacs (diversité β), une analyse en coordonnées principales (PCoA) a été effectuée en utilisant la méthode *Jenson-Shannon divergence* (JSD) et une table d'abondance relative filtrée des ASVs (les ASVs avec une moyenne

d'abondances relatives plus petite que 0.00001% parmi tous les échantillons ont été éliminés). Le package phyloseq dans R a permis d'estimer et visualiser la diversité. Les groupes d'échantillons de chaque lac ont été comparés par une analyse multivariée des variances des permutations avec *adonis()*, et l'homogénéité de la dispersion des échantillons au sein de chaque groupe a été vérifiée avec *betadisper()*. Ces deux fonctions appartiennent au package vegan dans R.

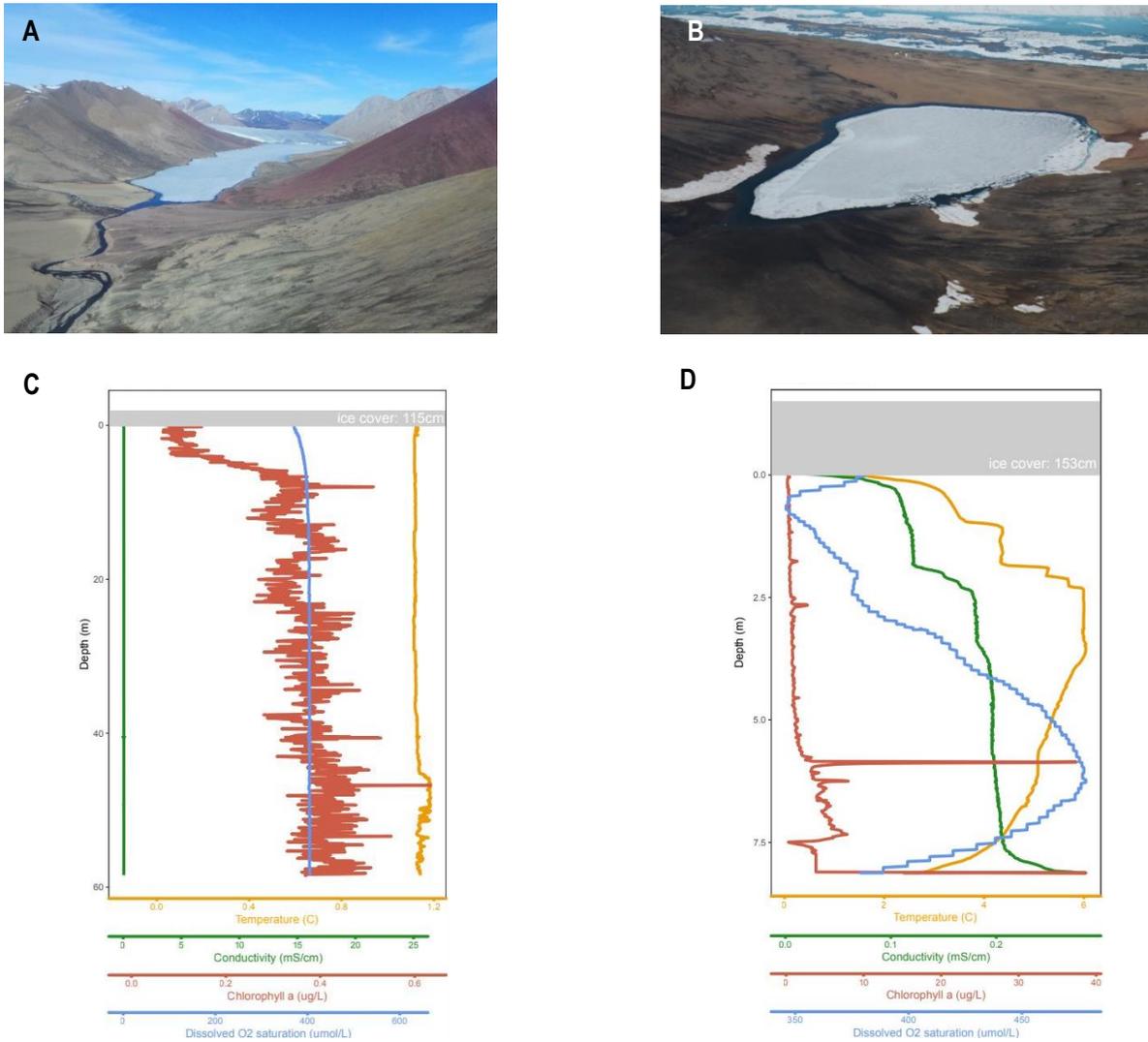


Figure A.1 : Les lacs Thores et Ward Hunt et leur profil physicochimique. (A) Thores Lake est entouré des montagnes et alimenté par le glacier (photographie fournie et reproduite avec la permission d'Alexander Culley). (B) Ward Hunt Lake est situé sur l'île et entouré de ses montagnes (photographie fournie et reproduite avec la permission de Denis Sarrazin). (C et D) Le profil physicochimique des lacs Thores et Ward Hunt. La température (jaune), la conductivité (vert), la chlorophylle a (rouge) et la saturation en oxygène dissout (bleu) y sont présentées (données publiées dans Nordicana D82 (Culley et al., 2020) et reproduites avec leur permission).

Résultats et discussion

La **figure A.2** illustre des échantillons se regroupant par lac. Les différences entre ces lacs expliquent principalement la variance du profil microbien ($R^2 = 0,89$). On constate que les communautés microbiennes des échantillons des lacs profonds, dont font partie ceux de Thores Lake, sont très similaires. Les échantillons de Ward Hunt Lake se rapprochent, pour leur part, à ceux des lacs peu profonds. Cette séparation en fonction du type de lacs (profonds vs peu profonds) se distingue particulièrement, avec une variance à l'axe 1 de 54,7%. Les résultats des analyses de la composition microbienne des échantillons des lacs Thores et Ward Hunt issus de cette campagne d'échantillonnage n'ont pas encore été publiés. Toutefois, d'autres chercheurs se sont déjà intéressés aux microorganismes qui composent la colonne d'eau de Ward Hunt Lake dans les années antérieures. Les *Proteobacteria*, *Verrucomicrobia*, *Bacteroidetes* et *Planctomycetes* se sont avérés être les principaux phyla détectés dans ce lac (Comte et al., 2018). Ces taxa dominent également les deux lacs peu profonds à Stuckberry (**Figure 1.3**) pouvant expliquer la ressemblance de leurs échantillons avec ceux de Ward Hunt Lake dans la PCoA.

Malgré une similarité des communautés de Ward Hunt Lake aux lacs peu profonds, on observe tout d'une même une séparation entre 2FB Lake et les lacs Ward Hunt et Bottom (axe 2, 16,1%). Il a déjà été démontré que les processus métaboliques des lacs dépendent de la profondeur et que la variabilité est plus grande entre les petits écosystèmes aquatiques qu'entre les grands (Staehr et al., 2012), pouvant justifier les différences constatées entre les lacs peu profonds.

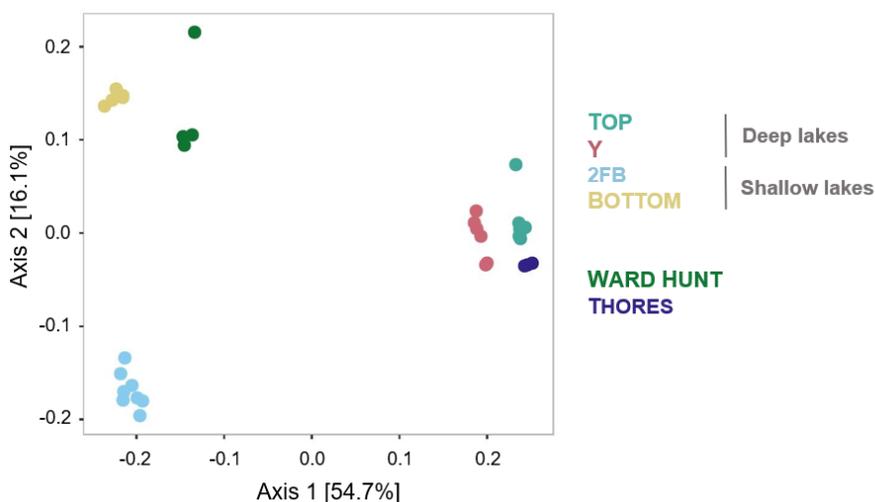


Figure A.2 : Analyse en coordonnées principales de la composition microbienne des quatre lacs de la vallée de Stuckberry, Thores Lake et Ward Hunt Lake. Les couleurs sont associées à chaque lac : turquoise, Top; rose, Y; bleu pâle, 2FB; jaune, Bottom; vert foncé, Ward Hunt; bleu foncé, Thores. À noter que chaque échantillon a deux répliques (à l'exception de la profondeur 0 m dans Top Lake).