



**La connectivité hydrologique comme vecteur de la composition et de la production des communautés de zooplancton dans les lacs et les étangs d'eau douce du Sud de l'Île Victoria, Nunavut**

Pénélope Blackburn-Desbiens

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

Québec, Canada

© Pénélope Blackburn-Desbiens, 2021





## Résumé

Les paysages arctiques se caractérisent par la présence de nombreux lacs et étangs. Avec l'augmentation des températures annuelles moyennes en raison des changements climatiques, plusieurs perturbations sont attendues pour ces masses d'eau, notamment au niveau de leur connectivité hydrologique et leur l'écologie. Nous avons échantillonné 22 lacs hydrologiquement reliés et 13 lacs isolés pour l'abondance, la biomasse et la production de zooplancton près de Cambridge Bay, Nunavut (69° 07'00.71"N; 105° 03'34.85"W) dans le but de déterminer dans quelle mesure la connectivité hydrologique par rapport aux caractéristiques environnementales spécifiques au lac (nutriments, carbone organique dissous, chlorophylle-*a*, température, conductivité, profondeur, superficie) ont expliqué la composition, l'abondance et la production des communautés de zooplancton qui sont essentielles pour les niveaux trophiques supérieurs comme les poissons. Les lacs hydrologiquement reliés allaient de lacs situés en amont, à des lacs collecteurs fortement interconnectés recevant l'eau de 1 à 765 lacs. Les communautés de zooplancton dans les systèmes étudiés étaient plus similaires dans les lacs proches les uns des autres et différaient significativement des communautés dans les systèmes hydrologiquement isolés. Dans les systèmes isolés, la distance entre les plans d'eau ne contribuait pas à la similarité entre les communautés. Au total, 81 espèces de zooplancton ont été trouvées dont 57 rotifères, 9 copépodes, 11 cladocères, deux crevettes arctiques, un mysidacé et une crevette têtard. La richesse en espèces entre les lacs connectés et isolés n'était pas différente, respectivement de 63 et 61 espèces. Au total, vingt espèces étaient uniques aux lacs connectés et 17 aux lacs isolés. L'abondance du zooplancton était plus élevée dans les lacs connectés (255 ind L<sup>-1</sup> dans les lacs connectés contre 65 ind L<sup>-1</sup> dans les systèmes isolés). Cela était dû au nombre plus élevé de rotifères qui représentaient près de 80 % de l'abondance du zooplancton dans les lacs connectés. Dans les lacs isolés, rotifères, cladocères et copépodes étaient équitablement abondants. En termes de biomasse, les cladocères dominaient dans les deux types de systèmes, représentant environ 65 % de la biomasse totale. La production de zooplancton était plus élevée dans les systèmes isolés (4,6 mgC·m<sup>-3</sup>d<sup>-1</sup>) que dans les lacs connectés (1,7 mgC·m<sup>-3</sup>d<sup>-1</sup>) et était principalement due à la biomasse de crustacés, la conductivité et les nutriments (dans les lacs connectés). Aucun facteur environnemental clair n'a été trouvé pour expliquer les différences au sein des communautés dans les systèmes hydrologiquement isolés, ce qui suggère que la variabilité du zooplancton provient de facteurs internes (recyclage interne élevé) ou d'événements ponctuels (oiseaux, rivières). Notre étude souligne que la connectivité hydrologique est essentielle pour façonner les communautés de zooplancton et fournit d'importantes informations de base sur les communautés actuelles de zooplancton arctique avant les impacts des changements climatiques.

## Abstract

Arctic landscapes are characterized by their numerous lakes and ponds. With increased warming and consequent changes in hydrological connectivity, the ecology of many of these waterbodies will be impacted. We sampled 22 hydrologically connected lakes and 13 isolated lakes for zooplankton abundance, biomass and production near Cambridge Bay, Nunavut (69°07'00.71N; 105°03'34.85"W) with the aim of determining how well hydrological connectivity versus lake specific environmental characteristics (nutrients, dissolved organic carbon, chlorophyll-*a*, temperature, conductivity, depth, surface area) explained composition, abundance and production of zooplankton communities that are key for higher trophic level such as fish. The hydrologically connected lakes ranged from headwater to highly inter-connected lakes receiving water from 1 to 765 upstream lakes. The zooplankton communities in the studied systems were more similar in lakes close to each other and differed significantly from the communities in hydrologically isolated systems. In isolated systems, the distance between the waterbodies did not contribute to the similarity among the communities. All together 81 zooplankton species were found including 57 rotifers, 9 copepods, 11 cladocerans, two fairy shrimps, a mysid and a tadpole shrimp. Species richness among connected and isolated lakes was not different, respectively of 63 and 61 species. A total of twenty species were unique to connected lakes and 17 to the isolated lakes. Zooplankton abundance was higher in connected lakes (255 ind L<sup>-1</sup> in connected vs 65 ind L<sup>-1</sup> in isolated systems). This was due to the higher number of rotifers which accounted for nearly 80% of the zooplankton abundance in connected lakes. In isolated lakes, rotifers, cladocerans and copepods were equally abundant. In terms of biomass, cladocerans dominated in both types of systems, representing about 65% of total biomass. Zooplankton production was higher in isolated systems (4.6 mgC·m<sup>-3</sup>d<sup>-1</sup>) than in connected lakes (1.7 mgC·m<sup>-3</sup>d<sup>-1</sup>) and was mainly driven by the crustacean biomass, with conductivity and nutrients being important in the connected lakes. No clear environmental drivers were found to explain community differences in the hydrologically isolated systems, suggesting that variability among zooplankton comes from internal factors (high internal recycling) or punctual events (birds, rivers). Our study emphasizes that hydrological connectivity is key in shaping zooplankton communities but also that isolated water bodies which currently account for approximately 83% of all waterbodies on southern Victoria Island are hotspots of aquatic biological productivity and have an essential role in Arctic freshwater landscapes. Finally, our study provides important baseline information of the actual Arctic zooplankton communities before climate change impacts.

## Table des matières

<b>Résumé .....</b>	<b>i</b>
<b>Abstract.....</b>	<b>ii</b>
<b>Liste des abréviations.....</b>	<b>ix</b>
<b>Contexte de l'étude et plan du mémoire .....</b>	<b>vii</b>
<b>CHAPITRE 1 : Introduction générale .....</b>	<b>1</b>
<b>1.1 Introduction .....</b>	<b>1</b>
1.1.1 Importance des lacs isolés en Arctique .....	1
1.1.2 Les changements climatiques et les lacs isolés.....	3
1.1.3 La connectivité hydrologique.....	5
1.1.4 Le zooplancton .....	6
1.1.5 Objectifs et hypothèses .....	6
<b>1.2 Matériel et méthodes .....</b>	<b>7</b>
1.2.1 Site d'étude .....	7
1.2.2 Indicateurs de connectivité.....	8
1.2.3 Prélèvements limnologiques et mesures d'eau .....	11
1.2.4. Communautés et biomasse de zooplancton .....	12
1.2.5. La production secondaire des crustacés .....	13
1.2.6 Analyses et traitements des données .....	14
<b>CHAPITRE 2: Hydrological connectivity as a framework of zooplankton communities and their production in freshwater lakes on southern Victoria Island, Nunavut, Arctic Canada .....</b>	<b>17</b>
<b>2.1 Introduction .....</b>	<b>17</b>
<b>2.2 Material and Methods.....</b>	<b>19</b>
2.2.1 Study sites .....	19
2.2.2 Connectivity indicators.....	20
2.2.3 Limnological sampling and water measurements.....	23
2.2.4 Zooplankton community composition and biomass .....	24
2.2.5 Crustacean zooplankton production .....	24
2.2.6 Data analysis.....	25
<b>2.3 Results.....</b>	<b>27</b>
2.3.1 Limnological conditions.....	27
2.3.2 Zooplankton community composition and biomass .....	29
2.3.3 The control of zooplankton by the environment.....	34
2.3.4 Crustacean zooplankton production .....	38
<b>2.4 Discussion .....</b>	<b>40</b>
2.4.1 Zooplankton abundance and community structure .....	41
2.4.2 Zooplankton biomass and production .....	43
2.4.3 Hydrological connectivity drives the differences in zooplankton.....	45
<b>CHAPITRE 3 : Conclusion générale.....</b>	<b>47</b>
<b>Bibliographie .....</b>	<b>53</b>
<b>ANNEXES.....</b>	<b>62</b>

## Liste des tableaux

<b>Tableau 1.</b> Variables environnementales incluses dans l'analyse DistLM pour expliquer la variabilité de la structure et de la production des communautés zooplanctoniques dans les lacs connectés et isolés.....	15
<b>Table 2.</b> Environmental variables included in the DistLM analysis to explain the variability in zooplankton community structure and production in connected and isolated lakes... .....	26
<b>Table 3.</b> Mean values of water residence time (WRT), water temperature (T), total phosphorus (TP), total nitrogen (TN), dissolved organic carbon (DOC), pelagic Chlorophyll- <i>a</i> (Chl- <i>a</i> ), maximum known depth (Depth), specific conductivity (Cond), lake area (Area), distance to Greiner Lake ( $D_{\text{Greiner}}$ ), distance to ocean ( $D_{\text{ocean}}$ ) and watershed area (Watershed) for connected (C) and isolated (I) water bodies. Chl- <i>a</i> are mean $\pm$ SE. Mean values are compared for C and I lakes and the letters indicate statistical differences between the water types.....	28
<b>Table 4.</b> Zooplankton richness (S), abundance (A) and biomass (B) in the sampled waterbodies. From each lake two replicate samples were collected and averaged for the abundance and biomass shown here while richness is the total number of species from the two replicates. S, A and B values are shown as a mean for isolated and connected lakes, as well as separately for each lake chain and Greiner Lake. Statistically significant differences for total S, A and B between isolated and connected lakes are shown by letters. N is the number of lakes.....	31
<b>Table 5.</b> Unique and shared taxa from connected and isolated lakes of the Greiner Lake watershed, Cambridge Bay, Nunavut.....	33
<b>Table 6.</b> Results of different Distance-based multivariate multiple regression (DistLM) models (based on lowest AICc) to explain the differences in zooplankton community structure (as abundance) in connected and isolated lakes. The best model is represented in bold. Showed in table are the difference between the AIC value of the best model and the AIC value of each of the other models ( $\Delta \text{AIC}_i$ ), Pearson correlation ( $R^2$ ) and weight of evidence of the model ( $w_i$ ).....	37
<b>Table 7.</b> Results of different Distance-based multivariate multiple regression (DistLM) models (based on lowest AICc) to explain the differences in zooplankton production in connected and isolated lakes. The best model is represented in bold. Showed in table are the difference between the AIC value of the best model and the AIC value of each of the other models ( $\Delta \text{AIC}_i$ ), Pearson correlation ( $R^2$ ) and weight of evidence of the model ( $w_i$ ).....	34

## Liste des figures

- Fig 1.** Abondance relative des plans d'eau dans le bassin hydrographique du Lac Greiner, Cambridge Bay, Arctique, en fonction de leur distribution de taille en hectares..... 2
- Fig 2.** Nombre d'apparitions (rose) et de disparitions (bleu) de plans d'eau sur un gradient de 30 ans, à partir de 1989, pour une sous-section (ERA, 8032 Ha) du bassin versant du Lac Greiner, sud de l'Île Victoria..... 5
- Fig 3.** **A)** Emplacement des 35 plans d'eau douce échantillonnés dans le bassin hydrographique du Lac Greiner au sud de l'Île Victoria. **B)** Les lacs isolés (étangs) mesuraient généralement moins de 5 ha et n'étaient pas connectés à d'autres lacs, **C)** Les lacs connectés mesuraient plus de 5 ha et étaient reliés à d'autres plans d'eau par des ruisseaux ou des rivières.....8
- Fig 4.** Bassins versants délimitant les quatre chaînes de lacs hydrologiques étudiées dans le grand bassin versant du Lac Greiner. Les lacs à l'ouest et au nord du Lac Greiner sont divisés en 3 chaînes hydrologiques différentes : lacs VG1-VG5 (rouge) ; les lacs CBL13, CBL15 et CBL16 (vert forêt) et les lacs ERA 1, ERA 4 et ERA5 (orange). Les lacs à l'est du Lac Greiner sont regroupés sous la même chaîne hydrologique (4). Les lacs isolés ne sont pas représentés ici car ils ne sont pas reliés à des chaînes de lacs..... 11
- Fig 5.** **A)** Location of the 35 freshwater waterbodies sampled in the Greiner Lake watershed of Southern Victoria Island. **B)** Isolated lakes (ponds) were usually smaller than 5ha in size and not connected to other lakes, **C)** Connected lakes were bigger than 5ha in size and were connected to other waterbodies by streams or rivers.....20
- Fig 6.** Catchments delimiting the four hydrological lake chains studied in the greater Greiner Lake watershed. Lakes west and north of Greiner Lake divided into 3 different hydrological chains: lakes VG1-VG5 (red); lakes CBL13, CBL15 and CBL16 (forest green), and lakes ERA 1, ERA 4 and ERA5 (orange). Lakes east of Greiner Lake grouped under the same hydrological chain (4). Isolated lakes are not represented here as they are not connected to lake chains.....22
- Fig 7.** Relative abundance and biomass of zooplankton in the 22 connected and 13 isolated lakes, based on three zooplankton groups: Copepoda (grey), Cladocera (black) and Rotifera (white)..... 30
- Fig 8.** Non-metric multidimensional scaling (nMDS) of zooplankton community structure (based on log transformed abundance and Bray Curtis resemblance matrix) between connected lakes from different lakes (black, red, grey and orange symbols) in the four lake chains and isolated waterbodies (open symbols) on the Greiner Lake watershed. Lake chain and site locations are shown in Fig. 6. .... 32

- Fig 9.** Principal Component Analyses (PCA) visualizing differences in zooplankton community structure (based on abundance) among lakes in the four different lake chains (1, 2, 3 and 4, as in Fig. 6) on the Greiner Lake watershed. Vectors show the environmental variable in association with different lakes..... 35
- Fig 10.** Principal Component Analyses (PCA) visualizing differences zooplankton community structure (based on abundance) among isolated lakes (ponds) in the Greiner Lake watershed. Vectors show the environmental variable in association with different shallow lakes ..... 36
- Fig 11.** Zooplankton production (mean  $\pm$  SE) in connected (white) and isolated (grey) lakes of the Greiner Lake watershed as **A**)  $\text{mgC m}^{-3}\text{d}^{-1}$  and **B**) when normalized to zooplankton dry weight;  $\text{mgC DW}^{-1} \text{m}^{-3}\text{d}^{-1}$ . Letters above bars indicate the statistically significant differences between connected and isolated lakes..... 38
- Fig 12.** (A) Linear correlation between zooplankton production and Cladocera biomass measured in connected (triangle and full line) and isolated lakes (circle and dotted line). (B) Linear correlation between zooplankton production and total crustacean biomass (total Copepoda + Cladocera dry weight) measured in connected (triangle and full line) and isolated lakes (circle and dotted line) ..... 39

## Liste des abréviations

<b>C</b>	Connecté
<b>Chl-<i>a</i></b>	Chlorophylle- <i>a</i>
<b>Cond</b>	Conductivité
<b>D<sub>Greiner</sub></b>	Distance de Greiner Lake
<b>COD (FR) DOC (ANG)</b>	Carbone organique dissous
<b>Upstream lakes</b>	Nombres de lacs en amont
<b>GF/F</b>	Filtre en microfibre de verre
<b>I</b>	Isolé
<b>nMDS</b>	Mise à l'échelle multidimensionnelle non métrique
<b>NT(FR) TN (ANG)</b>	Azote total non filtré
<b>PCA</b>	Analyse par composante principale
<b>PT(FR) TP (ANG)</b>	Phosphore total non filtré
<b>R<sup>2</sup></b>	Corrélation de Pearson
<b>SIG (FR) GIS (ANG)</b>	Système d'information géographique
<b>Surface (FR) Area (ANG)</b>	Superficie
<b>SWE</b>	Snow water equivalent
<b>T</b>	Température
<b>UQAC</b>	Université du Québec à Chicoutimi
<b>WDSM</b>	Modèle numérique de surface du bassin versant
<b><i>Th</i> (FR) <i>WRT</i> (ANG)</b>	Temps de renouvellement hydraulique

## Remerciements

Je tiens à décerner un énorme et chaleureux merci à tout mon comité de direction. Plus spécifiquement, j'aimerais exprimer ma gratitude envers ma directrice de recherche, Mme Milla Rautio pour m'avoir permis de découvrir une nouvelle passion : la recherche en milieu nordique. Tout au long de la réalisation de mon projet, la professeure Rautio m'a épaulée, encouragée et a toujours su être présente à mes côtés dans les moments de doutes et de questionnements. Sa rigueur scientifique, son écoute et ses connaissances astronomiques sur tout ce qui touche à la recherche ont été pour moi d'un grand support. Je tiens également à remercier l'encadrement que j'ai reçu de la part de mes co-directeurs : Michael Power et Guillaume Grosbois. Notamment, je tiens à souligner le temps qu'ils ont pris malgré leurs horaires très chargés pour répondre à mes questions et m'épauler tout au long du projet. Ces derniers ont également su bonifier mon projet via leurs précieuses idées, leurs réflexions et bien sûr, leurs commentaires constructifs. Je suis fière de dire que le support reçu de la part de mon comité de direction me donne le courage et la persévérance de continuer à relever des défis en poursuivant mes études supérieures.

J'aimerais également souligner l'aide reçue de la part de toute l'équipe du laboratoire aquatique, notamment Crysta Rhains et Balla Sylla pour leurs judicieux conseils lors de mes analyses en laboratoire, Paola Ayala Borda pour m'avoir permis de garder le sourire dans les moments plus difficiles par sa bonne humeur et pour m'avoir appris différentes techniques d'analyses en laboratoire, Mathieu Cusson pour le partage de ses réflexions en lien avec les analyses statistiques, Mathieu Archambault pour son aide dans la préparation et la réalisation de mon terrain et finalement Guillaume Grosbois pour son support moral et l'échange de ses connaissances en lien avec l'identification des communautés de zooplancton.

Une mention spéciale est également d'honneur pour les membres de mon entourage qui ont su être présents pour m'épauler et m'encourager lors de chacune des étapes de ma maîtrise. Je n'aurais probablement pas réussi avec autant de brio sans leur support et leur amour et pour cela je leur décerne un chaleureux merci.

Finalement, j'aimerais souligner le support financier et logistique du Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG), de la Fondation W. Garfield Weston, de Polar Knowledge Canada, d'ArcticNet, du Groupe de Recherche Interuniversitaire en Limnologie (GRIL) de même que le Centre d'études nordiques (CEN).



## **Contexte de l'étude et plan du mémoire**

Cette recherche s'inscrit dans un plus gros projet ayant pour but l'étude des écosystèmes d'eau douce nommé « Études fonctionnelles, structurelles et de la biodiversité des bassins versants d'eau douce de l'Arctique : validation des protocoles pour la surveillance et l'évaluation des impacts cumulatifs ». Notamment, mon projet vient répondre à une problématique en lien avec le manque d'information de base en lien avec les communautés zooplanctoniques présentes dans les lacs situés en Arctique. Mon projet vise également à documenter l'impact de la connectivité hydrologique sur la composition et la production des communautés zooplanctoniques de l'Arctique, qui est de plus en plus importante avec l'intensification des changements climatiques.

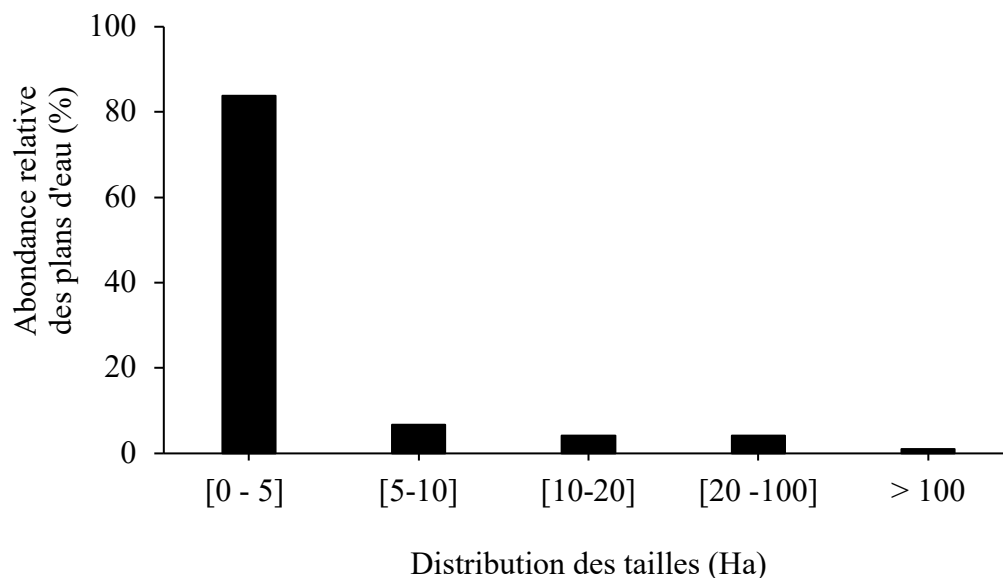
Ce mémoire de maîtrise comporte 3 sections distinctes. Tout d'abord, une introduction générale en français (Chapitre 1) suivie d'un second chapitre sous forme d'article scientifique en anglais. L'article adresse les hypothèses présentées ci-dessous en caractérisant la composition des communautés zooplanctoniques entre des milieux isolés et connectés, en identifiant l'importance de la connectivité hydrologique sur la diversité et la richesse en espèces et finalement, en montrant l'impact des facteurs environnementaux locaux sur la composition zooplanctonique. La troisième section du mémoire (Chapitre 3) consiste en une conclusion générale qui résume les résultats principaux de la recherche tout en proposant de potentielles pistes de recherches futures. Finalement, à la fin du mémoire se trouve une série d'annexes présentant des informations supplémentaires aux résultats présentés dans l'article scientifique dont quelques photos des organismes identifiés.

## CHAPITRE 1 : Introduction générale

### 1.1 Introduction

#### 1.1.1 Importance des lacs isolés en Arctique

Les lacs font partie intégrante des paysages arctiques et ont une valeur culturelle importante pour les communautés autochtones qui y vivent depuis des millénaires (Spoljar *et al.* 2016). Du point de vue morphologique, bathymétrique et hydrologique, les lacs fournissent d'importants services écosystémiques, notamment l'accès à l'eau douce et aux ressources alimentaires (par exemple, les poissons) et dominent le paysage (Smith *et al.* 2007; Larsen *et al.* 2017). Alors que la plupart sont connectés via un réseau complexe de cours d'eau, beaucoup ne sont connectés que par intermittence à l'exutoire d'un lac principal ou restent complètement isolés. Ces lacs isolés, souvent appelés étangs, sont dépourvus de poissons et ont généralement une profondeur de 3 mètres et une superficie de 5 hectares (Rautio *et al.* 2011). Les lacs isolés sont parmi les écosystèmes d'eau douce les plus abondants dans l'Arctique (Grosse *et al.* 2013). En effet, ils représentent 25 % de tous les plans d'eau douce de l'Arctique (Muster *et al.* 2017), et sont considérés comme des indicateurs sensibles des changements environnementaux (Griffiths *et al.* 2017). Dans certaines régions de l'Arctique, les petits lacs et étangs peuvent recouvrir jusqu'à 90 % de la superficie terrestre (**Fig.1**) (Raatikainen et Kuusisto 1990; Rautio *et al.* 2020), les plans d'eau isolés étant particulièrement nombreux dans les zones où le pergélisol est en train de dégeler et où des étangs de thermokarst ou de dégel se forment (Wauthy *et al.* 2018).



**Figure 1.** Abondance relative des plans d'eau dans le bassin hydrographique du Lac Greiner, Cambridge Bay, Arctique, en fonction de la distribution des tailles en hectares.

En raison de leurs faibles volumes et profondeurs, les plans d'eau isolés sont très sensibles aux changements de température de l'air (Wetzel 2001). Par conséquent, ils atteignent des températures plus chaudes que les lacs connectés pendant l'été et beaucoup se retrouvent complètement gelés (toute la colonne d'eau) pendant l'hiver. De par leur petites tailles et profondeurs et leur sensibilité accrue à leur environnement, les lacs isolés de l'Arctique peuvent être utilisés comme indicateurs de changement pour estimer ce que pourrait être l'avenir si les conditions environnementales changent rapidement (Rautio 2001b). En effet, il serait possible d'estimer les changements à venir à l'échelle du paysage, notamment au niveau de l'hydrologie et des apports en matière organique, mais également au niveau de la composition des espèces. Leur potentiel en tant qu'indicateur est particulièrement important étant donné que l'Arctique se réchauffe deux fois plus vite que la moyenne mondiale (Griffiths *et al.* 2017). De plus, un grand nombre d'espèces d'invertébrés, principalement du zooplancton, peut être trouvé dans les lacs isolés car il n'y a pas de prédateurs permanents et donc pas de poissons (Rautio 2001a). Le zooplancton est un organisme clé, comme il est à la base des réseaux trophiques et est donc responsable de

transférer les nutriments, le carbone et l'énergie aux niveaux supérieurs (Kiorboe 2008; Beaver *et al.* 2019). De par l'absence de poissons, les plans d'eau isolés peuvent contenir diverses espèces de plancton de plus grande taille et soutenir des communautés d'invertébrés avec une biomasse plus importante et une plus grande biodiversité (Ersoy *et al.* 2019). De plus, en raison des conditions hivernales rigoureuses et d'un gel complet de la colonne d'eau, les lacs isolés contiennent un grand nombre d'espèces planctoniques adaptées à diverses conditions climatiques (Rautio 2001b). Conséquemment, les plans d'eau isolés sont des points chauds de biodiversité qui peuvent héberger de nombreuses espèces avec des adaptations spéciales, ce qui, associé à leur forte présence en arctique, où les chaînes trophiques sont plus courtes, les rendent intéressants pour les études écosystémiques.

### **1.1.2 Les changements climatiques et les lacs isolés**

En raison de leur volume limité, les lacs isolés sont plus susceptibles de connaître des changements dans le contexte du réchauffement climatique. Toutefois, l'impact qu'auront ces changements sur les écosystèmes aquatiques et les espèces qu'ils contiennent demeure peu documenté. En effet, les études menées par diverses équipes internationales de scientifiques se penchent davantage sur les océans, les lacs de grande superficie et sur les organismes supérieurs comme les poissons. Ces études ont révélé que les changements liés aux réchauffements climatiques sont nombreux, allant de variations importantes au niveau des températures à des saisons hivernales complètement dépourvues de glace (Griffiths *et al.* 2017), et au brunissement des lacs causé par l'apport accru de matière organique des bassins versants (Vasconcelos *et al.* 2019).

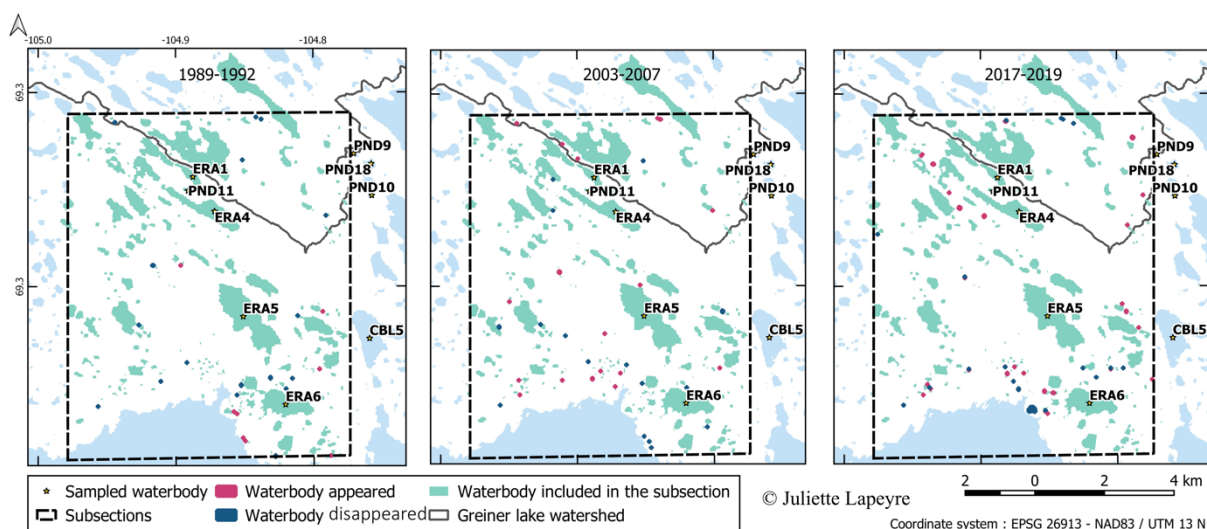
Dans les eaux douces de l'Arctique, l'une des principales causes de changement induit par le réchauffement climatique est l'apport de composés (carbone, nutriments) par le dégel du pergélisol (Wauthy *et al.* 2018). Les sols arctiques sont souvent composés de trois couches : une couche profonde de pergélisol, une couche superposée de matière organique et un sol minéral avec une petite couverture végétale (Smith *et al.* 2012). Avec le réchauffement climatique, la couche profonde de pergélisol fond de plus en plus chaque année (Wrona *et al.* 2016). Avec le dégel, le pergélisol libère de la matière organique et des nutriments dans

les eaux douces, ce qui peut provoquer le brunissement de l'eau (Wrona *et al.* 2016). Le brunissement de l'eau peut à son tour réduire la production primaire en diminuant la pénétration de la lumière dans la colonne d'eau (Vasconcelos *et al.* 2019). De plus, l'accumulation de nutriments libérés provenant du dégel du pergélisol et des couches minérales peut enrichir l'eau et conduire à l'eutrophisation (Przytulska *et al.* 2017).

En Arctique, suite à la fonte de la neige et de la glace en été, de nouvelles rivières et connexions hydrologiques se créent, provoquant la liaison des cours d'eau (Covino 2017). Conséquemment, certains lacs autrefois isolés se retrouvent temporairement connectés à un autre durant la haute saison hydrologique. Les changements dans la saisonnalité et le moment des précipitations contrôlent la fréquence et la durée pendant laquelle un lac isolé peut être connecté à un grand réseau hydrologique de lacs (White *et al.* 2014). Combiné à l'évaporation croissante induite par le climat (Wrona *et al.* 2016), de nombreux lacs isolés existent maintenant pendant des périodes plus courtes en été et dans certaines régions ont complètement disparus en raison d'une sécheresse importante (Smol et Douglas 2007). Un nombre moins élevé de lacs isolés, ayant une durée de vie plus courte et qui sont de plus en plus déconnectés de la chaîne hydrologique plus large peut avoir des conséquences importantes pour l'écologie du système hydrique. Un manque croissant de connexion entre les lacs isolés et les systèmes hydrologiques plus vastes peut entraîner une pénurie d'apports en éléments nutritifs et une diminution de la richesse et de la diversité des espèces (MacArthur et Wilson 1963). Avec une connectivité réduite à de plus grandes chaînes hydrologiques, le plancton et d'autres organismes sont de plus en plus limités dans leur capacité à se disperser dans de nouveaux environnements. En conséquence, les espèces des lacs isolés sont restreintes à une zone spécifique et une perte de richesse et de diversité est observée au sein des communautés planctoniques.

Une étude a été réalisée afin de déterminer les changements dans le nombre de plans d'eau présents sur le bassin versant du sud de l'Île Victoria. Pour se faire, des analyses sur la base d'images satellites ont été réalisées sur une période de 30 ans, soit de 1989 à 2019, sur trois sous-sections du bassin versant : ERA (8032Ha), LL (7874Ha) et VG (8390Ha). Pour

chacune des sous-sections, un dénombrement du nombre de lacs a été effectué et les facteurs en lien avec les changements climatiques (température et précipitation) ont été analysés. Chacune des années étudiées a montré l'apparition et la disparition de plans d'eau. Cependant, le résultat de la somme des pertes et des gains de lacs au fil des années s'avère être neutre. Une perte non-significative suggère plutôt que la distribution des plans d'eau ne semble pas avoir été affectée par les changements climatiques pour cette portion de l'Arctique (Corrélation :  $R^2=0,13$   $p=0,3414$ ) (Fig. 2), Conséquemment, la situation climatique actuelle pour le sud de l'Île de Victoria semble être la même que celle qui perdure depuis plus de 30 ans.



**Figure 2.** Nombre d'apparitions (rose) et de disparitions (bleu) de plans d'eau sur un gradient de 30 ans, à partir de 1989, pour une sous-section (ERA, 8032 Ha) du bassin versant du Lac Greiner, sud de l'Île Victoria.

### 1.1.3 La connectivité hydrologique

La connectivité hydrologique se définit comme la manière dont l'eau relie les systèmes lentières et lotiques, la terre à l'atmosphère, la terre aux milieux aquatiques et de l'amont à l'aval (Covino 2017). La connectivité hydrologique est importante car elle façonne, en grande partie, le mouvement de l'énergie, des nutriments et des organismes à travers l'eau et la terre (Pringle 2003; Covino 2017). En effet, le changement de régime hydrologique peut avoir un impact sur l'ensemble de la structure du réseau trophique en améliorant ou en

réduisant la mobilité et le potentiel de colonisation des organismes, y compris les grands consommateurs tels que les poissons (Laske *et al.* 2017). Depuis 1985, l'augmentation de la température de l'air et des précipitations en hiver et la diminution de la durée de la couverture de glace des lacs ont entraîné une période d'eau libre plus longue, ce qui favorise des connexions hydrologiques plus intenses et plus longues entre les plans d'eau (Arp *et al.* 2013; O'Reilly *et al.* 2015). Malgré une connectivité hydrologique croissante pour certaines latitudes nordiques dans le climat en réchauffement, encore peu de choses sont connues sur son rôle au niveau de la structure des communautés des lacs arctiques.

#### **1.1.4 Le zooplancton**

Le zooplancton est un intermédiaire clé dans les réseaux trophiques aquatiques, jouant un rôle important dans le transfert d'énergie des producteurs primaires aux poissons et aux grands consommateurs (Kiorboe 2008; Beaver *et al.* 2019). Ils font partie des organismes aquatiques les plus abondants dans les lacs et les étangs de l'Arctique (Jeppesen *et al.* 2021) et présentent une grande diversité de caractéristiques, de stratégies écologiques et de façons de recycler la matière et l'énergie (Litchman *et al.* 2013). Le zooplancton est particulièrement important dans les lacs arctiques peu profonds, où il forme le niveau trophique le plus élevé du réseau trophique pélagique en l'absence de poissons (Jeppesen *et al.* 2021). La connaissance de la structure, de la diversité et du fonctionnement des communautés de zooplancton est un élément clé de notre compréhension générale des écosystèmes aquatiques. En effet, ces derniers jouent un rôle central pour comprendre les écosystèmes et leurs réponses face à un changement, en particulier dans les régions éloignées où les études doivent se reposer sur des variables qui intègrent des informations sur plusieurs années.

#### **1.1.5 Objectifs et hypothèses**

Notre objectif dans la présente étude était de fournir des informations de base sur les communautés de zooplancton arctique dans un large éventail de plans d'eau qui diffèrent par la connectivité hydrologique. Nous avons émis l'hypothèse qu'étant donné le volume d'eau plus important et l'accès en aval à d'autres lacs, la richesse des communautés de zooplancton et la structure de la communauté seraient similaires entre les lacs connectés et encore plus

similaires plus ces derniers seraient près les uns des autres. Compte tenu de l'accès à un plus grand habitat et davantage de ressources, nous nous attendions en outre à ce que les communautés de zooplancton soient plus diversifiées dans les lacs connectés que dans les lacs isolés. Étant donné que les plans d'eau isolés peu profonds comptent souvent peu de poissons (Jeppesen *et al.* 2017) et donc peu de contrôle descendant de la part des prédateurs, nous nous attendions à ce que le zooplancton dans les lacs isolés soit dominé par des cladocères de grandes tailles (Jeppesen *et al.* 2021). De plus, les cladocères ont un cycle de vie plus court que les copépodes et peuvent mieux survivre à des conditions défavorables (sécheresse, congélation) que les copépodes. La productivité et la biomasse étant souvent positivement corrélées (Canfield et Jones 1996; Rautio *et al.* 2011) nous avons émis l'hypothèse que la production de zooplancton est plus élevée dans les plans d'eau et dominée par la biomasse des cladocères. Enfin, nous avons examiné la question à savoir si les communautés des lacs connectés et isolés et leur production étaient contrôlées par les mêmes facteurs environnementaux ; cela signifierait que la température expliquerait une partie dominante de la variabilité dans la structure des communautés si le climat contrôlait, tandis que les nutriments seraient la force motrice si les ressources étaient limitées. Dans cette optique, nous avons échantillonné 22 lacs hydrologiquement connectés et 13 lacs isolés pour l'abondance, la biomasse et la production de zooplancton dans le bassin hydrographique du Lac Greiner à Cambridge Bay, au Nunavut.

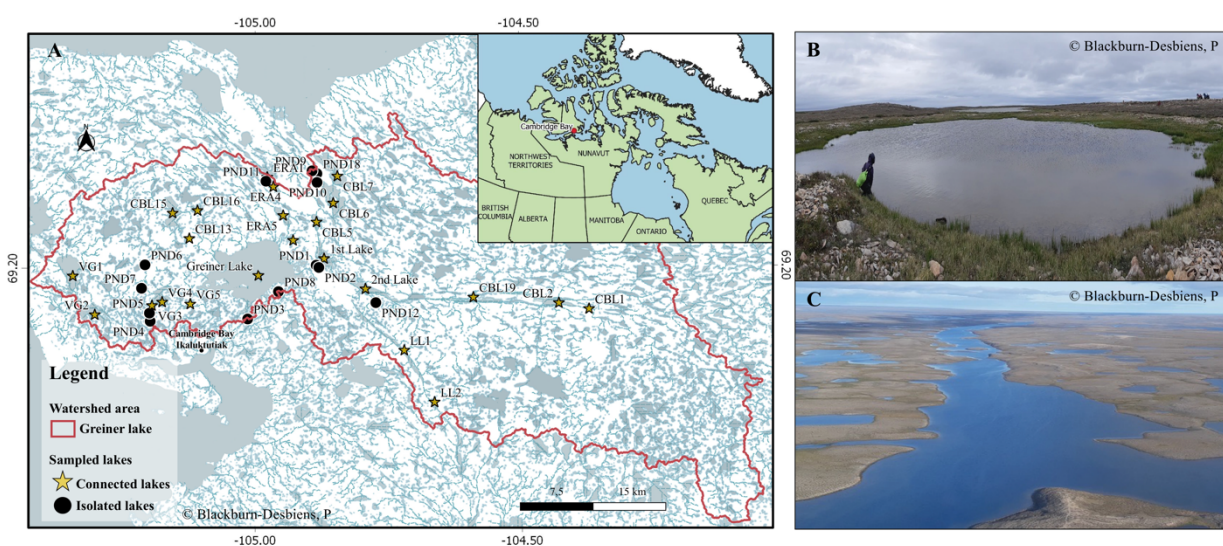
## **1.2 Matériel et méthodes**

### **1.2.1 Site d'étude**

L'étude a eu lieu dans le bassin hydrographique du Lac Greiner près de Cambridge Bay (Ekaluktutiak dans la langue locale Inuinnaqtun), Nunavut (69° 07'00.71"N; 105° 03'34.85"W). Le bassin versant repose sur un substrat rocheux de calcaire et dolomite et sur un pergélisol continu recouvert d'une végétation de toundra composée de carex et de saules (Ponomarenko *et al.* 2019). Le climat est désertique polaire avec une température variant généralement de -35 °C à 13 °C. Les précipitations annuelles moyennes sont de 142,2 mm, dont la majorité tombe sous forme de neige pendant les 10 mois d'hiver (Canada 2019). Les lacs deviennent libres de glace de la fin juin au début juillet et gèlent à nouveau à la fin



septembre (Imbeau *et al.* 2021). Le bassin hydrographique a une étendue aérienne de 1 580 km<sup>2</sup> et contient plus de 6 300 plans d'eau (**Fig. A.1**). L'échantillonnage a eu lieu au début d'août 2018 et 2019 au milieu de la période d'eau libre de trois mois. Au total, 22 plans d'eau reliés hydrologiquement et 13 plans d'eau isolés ont été échantillonnés (**Fig. 3**). Suivant la définition de Rautio *et al.* (2011), ces derniers pourraient être considérés comme des étangs en raison de leur superficie généralement inférieure à 5 hectares, de leur faible profondeur (<3 m) qui les fait geler complètement jusqu'au fond en hiver et de leur nature majoritairement sans poisson.



**Figure 3.** A) Emplacement des 35 plans d'eau douce échantillonnés dans le bassin hydrographique du Lac Greiner au sud de l'Île Victoria. B) Les lacs isolés (étangs) mesuraient généralement moins de 5 ha et n'étaient pas connectés à d'autres lacs, C) Les lacs connectés mesuraient plus de 5 ha et étaient reliés à d'autres plans d'eau par des ruisseaux ou des rivières.

### 1.2.2 Indicateurs de connectivité

La connectivité du lac a été déterminée à l'aide d'analyses d'images satellites (Canada 2017) effectuées sur un système d'information géographique (SIG). À partir de l'imagerie, un modèle numérique de surface du bassin versant (WDSM) a été généré, avec une résolution spatiale de 2 m, à l'aide du système de coordonnées polaires stéréographiques nord référencé au système de référence horizontal WGS84 ou au système de coordonnées UTM NAD83

(Canada 2017). Sur la base du WDSM et d'autres couches de surface (altitude, type de végétation), des facteurs tels que la superficie du bassin hydrographique, la superficie du lac, le nombre d'entrées et de sorties, la distance à la côte et la distance au Lac Greiner ont été déterminés pour chaque lac.

Le temps de renouvellement hydraulique ( $Th$ ) a été calculé comme suit :

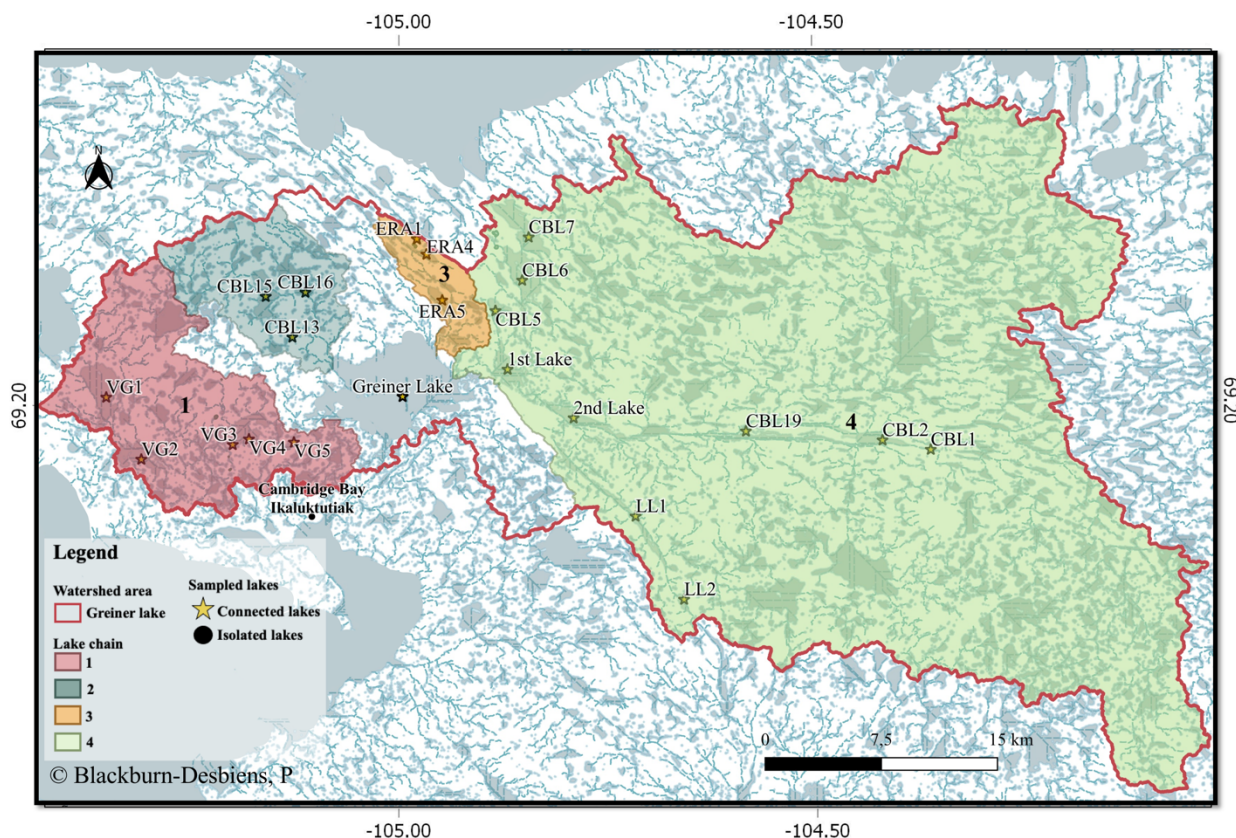
$$Th = \frac{V_{lac}}{P_{tot} * A_{surface}} \quad (1)$$

où,  $V_{lac}$  est le volume du lac (m<sup>3</sup>),  $P_{tot}$  représente les précipitations totales (mm) et  $A_{surface}$  est la superficie du bassin versant du lac d'intérêt (m<sup>2</sup>).  $V_{lac}$  a été calculé en fonction de la superficie du lac et des mesures bathymétriques effectuées avec un échosondeur par notre équipe ou encore via des valeurs basées sur des estimations bathymétriques de Ponomarenko *et al.* (2019). La délimitation de chaque bassin versant a été extraite des données d'élévation du WDSM.  $P_{tot}$  a été calculé en additionnant les données sur les précipitations d'Environnement et Changement climatique Canada entre mai et septembre 2019 et l'équivalent en eau de neige total ( $SWE_{tot}$ ) du manteau neigeux d'avril où  $SWE_{tot}$  est calculé comme épaisseur\_neige\*(Densité\_neige/Densité\_eau). L'épaisseur moyenne de neige (épaisseur\_neige (m)) et la densité moyenne de neige en avril (Densité\_neige (kg m<sup>-3</sup>)) ont été calculées à partir des mesures des fosses à neige du Groupe de Recherche Interdisciplinaire sur les Milieux Polaires (GRIMP 2019) avec la Densité<sub>eau</sub> étant considérée comme une constante (99,8 kg.m<sup>-3</sup>) (A. Langlois, communication personnelle, mars 2020).

Deux méthodologies ont été utilisées pour calculer la superficie des bassins versants. Pour les lacs connectés, l'exutoire a été facilement identifié en fonction de la direction de l'écoulement et du modèle d'élévation. Les coordonnées géographiques identifiées de l'exutoire ont ensuite été saisies dans l'outil « zone de pente ascendante » de QGIS 3.14, qui délimite la zone du bassin versant à partir de l'exutoire en traçant une limite à l'aide des données d'altitude et de direction d'écoulement extraites du modèle. Pour les lacs isolés, la superficie du bassin versant a été déterminée manuellement à l'aide de la matrice de direction d'écoulement, car aucun cours d'eau permanent ne les traverse. La distance jusqu'au Lac Greiner et la distance jusqu'à l'océan étaient basées sur les données du réseau hydrographique

extraites du WDSM. Les distances ont été définies comme la distance la plus courte le long des rivières/cours d'eau entre l'exutoire du plan d'eau d'intérêt et l'entrée la plus proche du Lac Greiner ou de l'océan (ici le détroit de Dease).

Dans le bassin hydrographique du Lac Greiner, quatre chaînes de lacs liés hydrologiquement ont été déterminées à l'aide de données sur la direction de l'écoulement, l'altitude et la connectivité des lacs. La direction d'écoulement a été dérivée du WDSM en utilisant la matrice de direction d'écoulement utilisée pour comprendre comment le ruissellement de surface contribue à l'inondation des bassins versants (Sami *et al.* 2013). L'algorithme utilisé pour calculer la direction de l'écoulement est basé sur l'analyse de la pente des cellules voisines pour prédire la direction probable de l'écoulement de l'eau. Afin de tester le rôle de la connectivité hydrologique en tant que moteur de la composition et de la structure de la communauté zooplanctonique, les lacs connectés dans la même chaîne hydrologique (même sens d'écoulement) ont été regroupés (**Fig.4**).



**Figure 4.** Bassins versants délimitant les quatre chaînes de lacs hydrologiques étudiées dans le grand bassin versant du Lac Greiner. Les lacs à l'ouest et au nord du Lac Greiner sont divisés en 3 chaînes hydrologiques différentes : lacs VG1-VG5 (rouge) ; les lacs CBL13, CBL15 et CBL16 (vert forêt) et les lacs ERA 1, ERA 4 et ERA5 (orange). Les lacs à l'est du Lac Greiner sont regroupés sous la même chaîne hydrologique (4). Les lacs isolés ne sont pas représentés ici car ils ne sont pas reliés à des chaînes de lacs.

### 1.2.3 Prélèvements limnologiques et mesures d'eau

Les profils de température de l'eau, d'oxygène et de conductivité ont été obtenus à l'aide d'un profileur Ruskin RBR Concerto (RBR, Ottawa, Canada). Étant donné que tous les lacs étaient complètement mélangés (lacs monomictiques froids), des échantillons d'eau ont été prélevés au point le plus profond, au centre du lac. De trois à cinq remontées d'eau ont été effectuées à différentes profondeurs afin d'obtenir un portrait de toute la colonne d'eau, à l'aide d'un échantillonneur Limnos de 2 litres (Limnos Oy, Turku, Finlande) puis ont été combinées pour produire un seul échantillon intégré. L'eau mélangée a été divisée parmi des

bouteilles Nalgene de 4L à grande ouverture à haute densité de polyéthylène, jusqu'à ce qu'elle soit traitée en laboratoire quelques heures suivant la collecte. L'échantillonnage de l'eau des lacs isolés a été effectué près de la rive du lac ou au point le plus profond (0,5 mètre).

La chlorophylle-*a* pélagique (Chl-*a*) dans la colonne d'eau a été mesurée et utilisée comme indicateur de la biomasse algale. Pour chaque site échantillonné, 2 ou 3 répliques de 150 ml d'eau ont été filtrés à travers des filtres en microfibre de verre de 25 mm. Les filtres ont été conservés à -20°C à Cambridge Bay et à -80°C au retour à l'Université du Québec à Chicoutimi (UQAC) où les mesures ont été effectuées. L'extraction de la chlorophylle-*a* a été réalisée à l'intérieur de deux mois, à l'aide d'éthanol chaud (95 % dans un bain chaud à 70°C pendant 5 minutes) et la quantification des pigments a été effectuée à l'aide d'un spectrofluoromètre Cary Eclipse (Agilent, Santa Clara, USA) et d'une courbe d'étalonnage obtenue à partir de mesures au spectrophotomètre (longueurs d'ondes 800 à 360 nm) (Agilent, Santa Clara, USA). Les mesures ont été prises avant et après acidification (HCl 1N) pour soustraire les phaeopigments et donc, les pigments non-photosynthétiques.

L'eau pour les analyses de nutriments a été récoltée directement dans la colonne d'eau du lac dans des bouteilles de 500 ml lavées à l'acide (HCl 0,3N). Le phosphore total (TP) et l'azote total (TN) ont été collectés dans des bouteilles sans filtration. Par la suite, des échantillons d'eau du lac ont été filtrés à l'aide d'une seringue stérile et d'un filtre à seringue de 0,2 µm afin d'en déterminer la concentration en carbone organique dissous (COD). Les échantillons de nutriments et de carbone ont ensuite été envoyés au laboratoire d'Environnement Canada à Burlington pour la spectrophotométrie, la spectrométrie de masse à plasma inductif haute résolution et l'analyse par chromatographie ionique, afin d'en déterminer la composition et l'origine (Canada 2015).

#### **1.2.4. Communautés et biomasse de zooplancton**

Pour chaque plan d'eau connecté et isolé échantillonné, 20 L d'eau ont été prélevés à plusieurs profondeurs représentant l'ensemble de la colonne d'eau pour estimer la composition, l'abondance et la biomasse des espèces de zooplancton. De l'eau a été passée à

travers un tamis de 50  $\mu\text{m}$  pour concentrer les organismes avant le transfert dans une bouteille Nalgene de 250 ml. Le zooplancton a été collecté de sorte à obtenir 2 répliques pour chaque plan d'eau. Une fois dans le laboratoire, du formaldéhyde avec une concentration finale de 4 % a été ajouté à chaque échantillon comme agent de conservation (Gürbüzer *et al.* 2017). Pour l'identification, chaque échantillon a été sédimenté à l'aide de chambres d'Utermöhl (Fresh Water Study Equipment & Supplies, Hydro-BIOS) et transféré sur une lame pour observation au microscope. Les organismes ont été identifiés au niveau de l'espèce lorsque cela était possible, à l'aide d'un microscope inversé Zeiss (Axio Observer A1, Zeiss, Jena, Allemagne) à un grossissement de 50 X (copépodes et cladocères) et 100 X (rotifères) (Stemberger 1979; Witty 2004; Plourde *et al.* 2008; Reid 2015). L'échantillon était divisé si l'abondance était trop élevée, dans le but d'obtenir environ 400 individus dans chaque échantillon.

La biomasse du zooplancton a été calculée en multipliant l'abondance de chaque espèce par le poids sec moyen de chaque taxon. Les poids secs du zooplancton ont été calculés à partir de mesures de longueurs extraites d'images prises avec une caméra de microscope et le logiciel Axio vision et les équations longueur-biomasse données dans Bottrell *et al.* (1976); Lawrence *et al.* (1987) pour les copépodes, Bottrell *et al.* (1976); Culver *et al.* (1985) pour les cladocères et McCauley (1984) pour les rotifères.

### **1.2.5. La production secondaire des crustacés**

La production de zooplancton (crustacés) a été mesurée par la méthode enzymatique chitobiase (Sastri *et al.* 2013). La chitobiase est une enzyme produite chez les crustacés lors de la mue (Conley *et al.* 2009). Le taux de production de zooplancton a été estimé à partir du taux de dégradation de l'enzyme. Pour chaque site, deux échantillons d'eau de 500 ml ont été prélevés et immédiatement tamisés dans un filet à zooplancton de 50  $\mu\text{m}$  pour éliminer tout le zooplancton qui produit l'enzyme chitobiase. Deux aliquots d'eau de 20 ml ont été sous-échantillonnés à partir de l'eau tamisée et filtrée à travers un filtre stérile de 0,2  $\mu\text{m}$  pour éliminer les bactéries et arrêter la dégradation enzymatique. Cette même opération de filtration a ensuite été répétée toutes les 24 heures pendant 10 jours. Pendant le temps

d'incubation, les bouteilles ont été conservées à la température du lac. Le taux de décroissance de l'enzyme a été déterminé à la suite de la diminution de la concentration d'enzyme qui s'est produite pendant l'incubation (Sastri *et al.* 2013). Pour mesurer la concentration de l'enzyme chitobiase, les échantillons ont été mélangés avec un substrat (4-méthylumbelliferyl- $\beta$ -D-glucosaminide) qui émet une fluorescence lorsqu'il est lié à l'enzyme chitobiase (Sastri *et al.* 2013). La fluorescence a été mesurée sur un spectrofluoromètre Cary Eclipse (Agilent, Santa Clara, U.S.A.) et la concentration en enzyme a été estimée en utilisant des courbes standards avec une concentration de substrat connue. Les mesures spectrofluorométriques ont été prises dans la semaine suivant la date d'échantillonnage. La décomposition enzymatique a ensuite été liée aux taux de production de zooplancton en utilisant les équations pour les lacs d'eau douce comme dans Sastri *et al.* (2013).

### 1.2.6 Analyses et traitements des données

Les différences dans l'abondance, la biomasse, la richesse du zooplancton ainsi que dans les variables environnementales (chlorophylle-*a*, nutriments, carbone organique dissous, profondeur maximale, temps de résidence de l'eau, température, conductivité, superficie du lac, distance au Lac Greiner) entre les lacs connectés et isolés ont été testées à l'aide d'ANOVA à un facteur, sur des données normalisées. Nous avons examiné la composition de la communauté de zooplancton (données d'abondance et de biomasse) entre les lacs connectés et isolés et entre les lacs de différentes chaînes à l'aide d'une échelle multidimensionnelle non métrique (nMDS) à partir d'une matrice de dissimilarité de Bray Curtis sur des données transformées en log. Des comparaisons par paires ont été effectuées avec la routine PERMANOVA (999 permutations) lorsque des différences ont été détectées. Pour déterminer les facteurs qui expliquaient la variabilité entre les lacs connectés et isolés et les chaînes de lacs, les facteurs environnementaux et de connectivité ont été testés dans une analyse DistLM (**Tableau 1**). En suivant la méthode du diagramme d'ombre (Clarke *et al.* 2014), les données environnementales ont d'abord été transformées (log ou racine carrée) et normalisées avant les analyses. Le phosphore total (TP) et le carbone organique dissous (COD) ont été retirés du modèle en raison de leur forte corrélation de Pearson avec l'azote total ( $R^2 > 0,85$ ) suite à une analyse multivariée. L'analyse DistLM a été réalisée sur la base



de la procédure BEST en utilisant 9999 permutations, les valeurs AICc étant le critère de sélection. L'association entre les variables environnementales, y compris les variables les plus significatives extraites des analyses DistLM, et les structures de la communauté zooplanctonique, a été visualisée à l'aide d'un graphique d'analyse par composante principale (PCA).

**Tableau 1.** Variables environnementales incluses dans l'analyse DistLM pour expliquer la variabilité de la structure et de la production des communautés zooplanctoniques dans les lacs connectés et isolés.

<b>Variable – lacs connectés</b>		<b>Variables – lacs isolés</b>
<b>Composition des communautés</b>	<b>Production de zooplancton</b>	<b>Composition et production du zooplancton</b>
Azote total ( $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ )	Azote total ( $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ )	Azote total ( $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ )
Chlorophylle- <i>a</i> ( $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ )	Chlorophylle- <i>a</i> ( $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ )	Chlorophylle- <i>a</i> ( $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ )
Température ( $^{\circ}\text{C}$ )	Température ( $^{\circ}\text{C}$ )	Température ( $^{\circ}\text{C}$ )
Conductivité ( $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ )	Conductivité ( $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ )	Conductivité ( $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ )
Surface (Ha)	Surface (Ha)	Surface (Ha)
Profondeur (m)	Profondeur (m)	
Distance du Lac Greiner (km)		
Nombre de lacs en amont (nb)		
Temps de renouvellement (jour)		

Les différences dans la production de zooplancton ont été testées à l'aide d'ANOVA à un facteur. La détermination des variables guidant la production dans chaque système (connecté, isolé) a été effectuée à l'aide d'une analyse DistLM avec le même processus que pour l'abondance détaillée dans la section précédente. Avant l'analyse, les données de production de zooplancton ont été normalisées par rapport à la biomasse totale de crustacés mesurée à partir de chaque site. Le logiciel JMP (version 14.3) a été utilisé pour tous les tests univariés tandis que PRIMER + PERMANOVA (version 7.0.1) a été utilisé pour les analyses multivariées. Un seuil de significativité de 0,05 a été adopté pour tous les tests statistiques.



## **CHAPITRE 2: Hydrological connectivity as a framework of zooplankton communities and their production in freshwater lakes on southern Victoria Island, Nunavut, Arctic Canada**

### **2.1 Introduction**

Arctic landscapes are characterized by a great diversity and abundance of lakes (Schartau *et al.* 2021) and at northern high latitude region lakes can cover up to 40 percent of the landscape (Grosse *et al.* 2013). Many of these waterbodies are oligotrophic due to low nutrient input, have clear water, exhibit relatively low biodiversity and simple food webs and are not often stratified due to the prevailing cold temperatures and wind related mixing (Rautio *et al.* 2011; Jeppesen *et al.* 2021). These characteristics, and the close coupling of lakes with atmospheric and cryosphere systems (Prowse *et al.* 2006), make them particularly sensitive to the climatic and environmental pressures that have driven the notable warming in the region since the 1980s (Begin *et al.* 2017). For example, in the last 40 years, the surface area of lakes has both increased and decreased in response to changes in hydroclimate and permafrost stability across the Arctic (Beaver *et al.* 2019). Permafrost thaw and subsequent changes in nutrient availability and water column light attenuation will also rapidly change these ecosystems (Wauthy *et al.* 2018; Wauthy et Rautio 2020).

Hydrological connectivity is defined as the way water connects streams to lakes, land to the atmosphere, terrestrial and aquatic biomes and upstream to downstream within a hydrological system (Covino 2017). Hydrological connectivity is important because it shapes, in large part, the movement of energy, nutrients and organisms through and across the landscape (Pringle 2003; Covino 2017). Thus, changing the hydrological regime can impact the food web structure of a waterbody by improving or reducing the mobility and colonization potential of organisms such as plankton but also higher consumers such as fish (Laske *et al.* 2017). Since 1985, increased air temperature and precipitation in winter and decreased lake ice cover duration in summer have resulted in longer open water conditions which promoted more intense and longer hydrological connections among northern waterbodies (Arp *et al.* 2013; O'Reilly *et al.* 2015). Despite the increasing hydrological

connectivity at northern latitudes being driven by a warming climate, little is known about the effects of connectivity on the biotic communities of Arctic lakes.

Freshwater lakes are active components of the landscape and influence several ecological processes, while also providing invaluable ecosystem services (Fergus *et al.* 2017). In the Arctic, waterbodies range from shallow lakes that freeze to the bottom in winter and are biologically active for only 2-3 months a year (Rautio *et al.* 2011) to deep lakes that are biologically active all year long even when covered with ice thicknesses of about 2 meters (Rautio *et al.* 2011; Jeppesen *et al.* 2021). Many lentic waterbodies in the Arctic are small and shallow, with connected lakes differing from isolated lakes in terms of their connectivity to flowing water and their size. Following Rautio *et al.* (2011) isolated lakes are defined here as small (<5ha), shallow (<1m average depth) and fishless waterbodies disconnected from other waterbodies during the post-freshet period (typical July to freeze-up). Isolated lakes, in particular, are a common habitat feature of the Arctic landscape and contribute significantly to Arctic biodiversity (Rautio *et al.* 2011).

Zooplankton are a key intermediate in aquatic food webs and in lakes playing an important role in the transfer of energy from primary producers to fish (Kiorboe 2008; Beaver *et al.* 2019). They are also among the most abundant aquatic organisms in Arctic lakes (Jeppesen *et al.* 2021) and exhibit a vast diversity of traits, ecological strategies and ways of recycling materials and energy (Litchman *et al.* 2013). Zooplankton are especially important in isolated and disconnected lakes, where they form the highest trophic level in the pelagic food web in the absence of fish (Jeppesen *et al.* 2021). Knowledge of the structure, diversity and functioning of zooplankton communities, therefore, is key to a general understanding of Arctic aquatic ecosystems.

Given the ubiquity and trophic importance of zooplankton, our aim was to address the following questions: [1] how does hydrological connectivity influence the structure and biomass of zooplankton communities; [2] how does hydrological connectivity impact zooplankton production; and, [3] do environmental variables (such as conductivity, nutrients

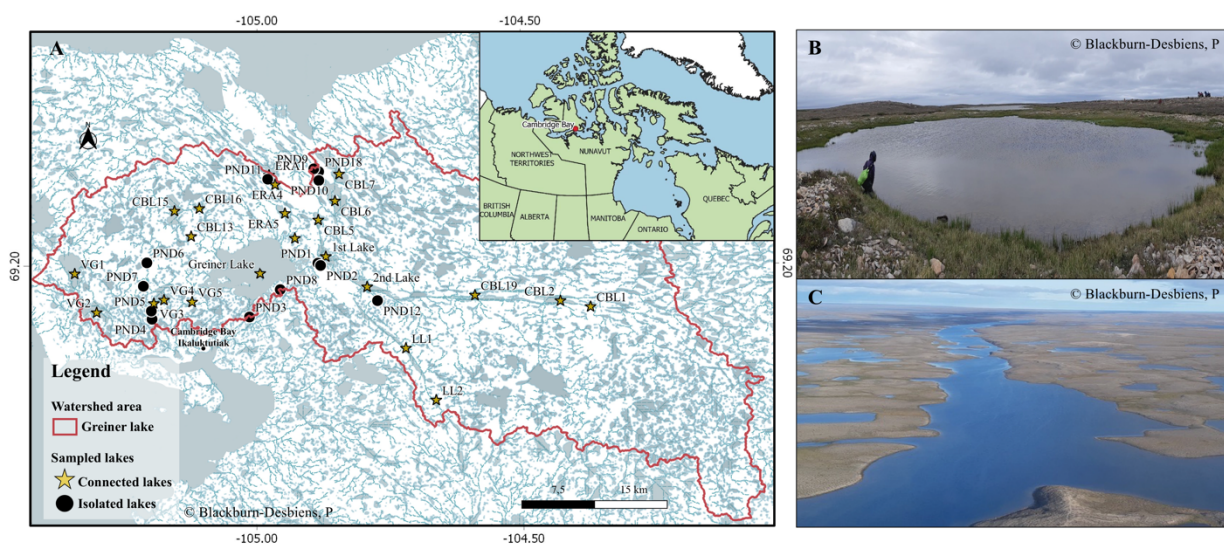
and depth) influence zooplankton abundance and does their influence differ between connected and isolated lakes? Specifically, we predicted that given the phenomenon of the decay of community similarity with geographical distance (Soininen *et al.* 2007) that [H1] the between lake differences in zooplankton community structure would increase as the distance between the lakes increased. We also hypothesized [H2] that zooplankton communities would be richer in connected than in isolated lakes. Since shallow isolated waterbodies often lack fish (Jeppesen *et al.* 2017) and hence top-down control from predators, we expected zooplankton in ponds to be dominated by Cladocera that are typically bigger and slower moving than copepods (Jeppesen *et al.* 2021). Furthermore, as production and biomass are often positively correlated in a range of ecosystem types (Canfield et Jones 1996; Rautio *et al.* 2011), we hypothesized [H3] that zooplankton production would be higher in Cladocera dominated waterbodies. Finally, we predicted that [H4] nutrients (total nitrogen, total phosphorus, carbon) would be the driving environmental variables limiting zooplankton abundance and production since Arctic waterbodies are oligotrophic (nutrient poor) and have short food webs (Rautio *et al.* 2011; Jeppesen *et al.* 2021). In addition to facilitating the testing of hypotheses regarding variation in zooplankton community composition in Arctic connected and isolated lakes, the collected data provide important baseline information on the diversity of Arctic zooplankton communities from a range of waterbodies (22 hydrologically connected lakes and 13 isolated lakes) exposed to climate-related environmental change in the Greiner Lake watershed of southern Victoria Island near Cambridge Bay, Nunavut.

## **2.2 Material and Methods**

### **2.2.1 Study sites**

Study sites were located within the Greiner Lake watershed, located near Cambridge Bay (Ekaluktutiak in the local Inuinnaqtun language), Nunavut (69° 07'00.71N; 105° 03'34.85''W). The watershed lays on limestone and dolomite bedrock and is underlaid by continuous permafrost covered by tundra vegetation composed of sedges and willows (Ponomarenko *et al.* 2019). The climate is polar desert, with mean daily temperatures varying from -32.5 °C in February to 8.9 °C in August. Mean annual precipitation is 141.8 mm

(Canada 2019) most of which as snow during the 10-month long winter. Lakes become ice free in late-June to early-July and freeze again at the end of September (Imbeau *et al.* 2021). The watershed has an aerial extent of 1580 km<sup>2</sup> and contains > 6300 waterbodies. Sampling occurred in early August 2018 and 2019 in the middle of the three-month open water period. A total of 22 hydrologically connected and 13 isolated waterbodies were sampled (**Fig. 5**). Following the definition in Rautio *et al.* (2011), the latter were considered ponds due to their small surface area, shallow average depth and absence of fish (see above).



**Figure 5.** A) Location of the 35 freshwater waterbodies sampled in the Greiner Lake watershed of Southern Victoria Island. B) Isolated lakes (ponds) were usually smaller than 5ha in size and not connected to other lakes, C) Connected lakes were bigger than 5ha in size and were connected to other waterbodies by streams or rivers.

### 2.2.2 Connectivity indicators

Lake connectivity was determined with GIS analyses using satellite imagery (Canada 2017). From the imagery, a watershed digital surface model (WDSM) was generated, with a spatial resolution of 2 m, using the Polar Stereographic North coordinate system referenced to the WGS84 horizontal datum or UTM NAD83 (CSRS) coordinate system (Natural Resources Canada, 2017). Based on the WDSM and other surface layers (e.g. elevation, vegetation type), factors such as watershed area, surface area, number of inlets and outlets, and distance to the coast and distance to Greiner Lake were determined for each lake.

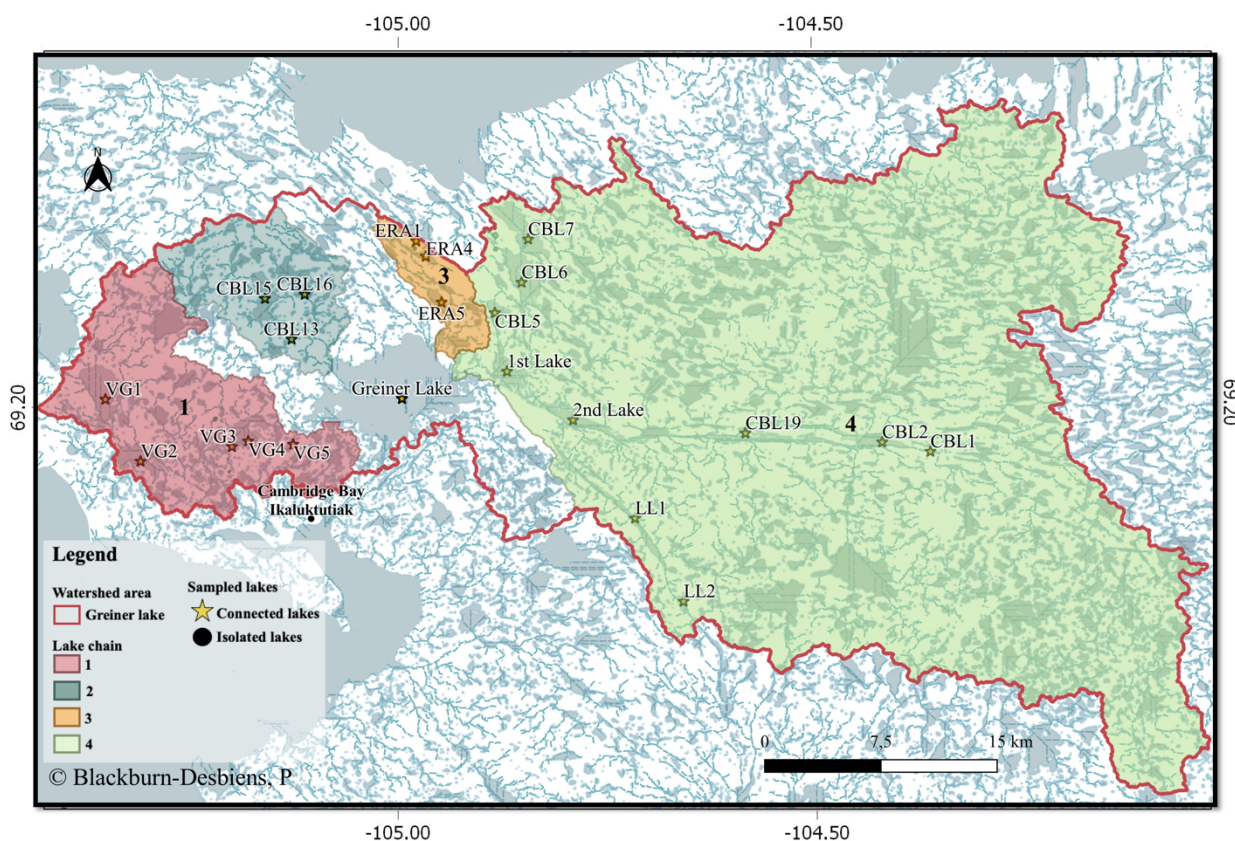
The water renewal time ( $WRT$ ) was calculated as:

$$WRT = \frac{V_{lake}}{P_{tot} * A_{watershed}} \quad (2)$$

where,  $V_{lake}$  is the volume of the lake ( $m^3$ ),  $P_{tot}$  is the total precipitation (mm) and  $A_{watershed}$  is the surface area of the lake of interest watershed ( $m^2$ ).  $V_{lake}$  was calculated as a function of lake surface area and bathymetric measures made by us or using the bathymetric estimations of Ponomarenko *et al.* (2019). Delineation of each watershed area was extracted from elevation data in the WDSM.  $P_{tot}$  was calculated by summing Environment and Climate Change Canada (ECCC) precipitation data between May and September 2019 and the total Snow Water Equivalent ( $SWE_{tot}$ ) of the April snowpack where  $SWE_{tot}$  is calculated as  $Depth_{snow} * (Density_{snow}/Density_{water})$ . Mean  $Depth_{snow}$  (m) and mean  $Density_{snow}$  in April ( $kg\ m^{-3}$ ) were calculated from snow pit measures from GRIMP (2019) with  $Density_{water}$  being considered as a constant ( $99.8\ kg.m^{-3}$ ) (A.Langlois, personal communication, March 2020).

Two methodologies were used to calculate watershed areas. For connected lakes, the outlet was easily identified based on the flow direction and the elevation model. Identified outlet geographic coordinates were then entered in the tool “upslope area” of QGIS 3.14, that delineates the watershed area from the outlet by drawing a boundary using the elevation and flow direction data extracted from the DSM. For isolated lakes, the watershed area was determined manually using the flow direction matrix, since there are no permanent streams crossing them. Distance to Greiner Lake and distance to ocean were based on the stream network data extracted from the WDSM. Distances were defined as the shortest distance along the rivers/streams between the outlet of the waterbody of interest and the closest inlet of Greiner Lake or the ocean (here the Dease Strait).

Within the Greiner Lake watershed, four hydrologically linked lake chains were determined using flow direction, elevation, and lake connectivity data. Flow direction was derived from the WDSM using the flow direction matrix used to understand how surface runoff contributes to watershed flooding (Sami *et al.* 2013). The algorithm used to calculate flow direction was based on the analysis of the slope of neighboring cells to predict the probable direction of water flow. For the purposes of testing the role of hydrological connectivity as a driver of zooplankton community composition and structure, lakes connected in the same hydrological chain (i.e., same flow direction) were grouped (**Fig.6**).



**Fig 6.** Catchments delimiting the four hydrological lake chains studied in the greater Greiner Lake watershed. Lakes west and north of Greiner Lake divided into 3 different hydrological chains: lakes VG1-VG5 (red); lakes CBL13, CBL15 and CBL16 (forest green), and lakes ERA 1, ERA 4 and ERA5 (orange). Lakes east of Greiner Lake grouped under the same hydrological chain (4). Isolated lakes are not represented here as they are not connected to lake chains.

### 2.2.3 Limnological sampling and water measurements

Water temperature, oxygen, and conductivity profiles were obtained using a Ruskin RBR Concerto profiler (RBR, Ottawa, Canada). Because all lakes were completely mixed (cold monomictic lakes), bulk water samples were collected from the deepest point at the middle of the lake from three to five depths using a 2-liter Limnos sampler (Limnos Oy, Turku, Finland) and were mixed in equal parts to produce a single integrated sample. The mixed water was split into 4 L Nalgene bottles until processed within a few hours of collection. Water sampling in isolated lakes was completed near the shore or at the deepest point (0.5 meters).

Pelagic chlorophyll-*a* (Chl-*a*) in the water column was measured and used as a proxy for algal biomass. For each sampled site, 2 to 3 replicates of 150 ml water were filtered through 25 mm glass microfiber filters (GF/F). The filters were stored at -20°C in Cambridge Bay and at -80°C upon return to laboratory facilities at the Université du Québec à Chicoutimi where measurements were made. Chlorophyll-*a* extraction was performed within two months using hot ethanol (95% in a warm bath at 70 degrees for 5 minutes) and was pigment quantified using a Cary Eclipse spectrofluorometer (Agilent, Santa Clara, U.S.A.) and a calibration curve obtained from 800 to 360 nm spectrophotometer measures (Agilent, Santa Clara, U.S.A.). Measures were taken before and after acidification (1N HCl) to subtract non photosynthetically pigments such as phaeopigments.

Nutrients from the water column were collected at the lake directly in acid-washed 500 mL bottles. Total phosphorus (TP) and total nitrogen (TN) were collected in bottles without filtration. Dissolved organic carbon (DOC) samples were filtered at the lake using a sterile syringe and 0.2 µm syringe filter and collected in separate bottles. Nutrient and carbon samples were then sent to Environment Canada laboratory in Burlington for spectrophotometry, high resolution inductively coupled plasma mass spectrometry and ion chromatography analyses.



#### **2.2.4 Zooplankton community composition and biomass**

For each connected waterbody sampled, 20L of water was collected with a 2L Limnos (Limnos Oy, Turku, Finland) from three to five depths and combined to estimate zooplankton species composition, abundance, and biomass. For each isolated lakes sampled, 20L of water was collected using a 20L plastic bucket, at the deepest point (0.5 meters). For both waterbody types, water samples were passed through a 50  $\mu\text{m}$  sieve to concentrate the organisms before being transferred to a 250 ml Nalgene bottle. Zooplankton were collected in duplicate samples from each waterbody. Once in the lab, formaldehyde was added to each sample as a preservative (Gürbüzer *et al.* 2017) with a 4% final concentration. For identification, each sample was sedimented using Utermöhl chambers (Fresh Water Study Equipment & Supplies, Hydro-BIOS) and transferred onto a slide for observation under a microscope. Organisms were identified to species level when possible, using a Zeiss inverted microscope (Axio Observer A1, Zeiss, Jena, Germany) at 50 X (Copepod and Cladocera) and 100 X (rotifers) magnification (Stemberger 1979; Witty 2004; Plourde *et al.* 2008; Reid 2015). The sample was divided if the abundance was too high, with the aim of having approximately 400 individuals in each sample.

Zooplankton biomass was calculated by multiplying each species abundance by the mean dry weight of each taxon. Zooplankton dry weights were calculated from length measurements extracted from pictures taken with a microscope camera and the Axio vision software and the length-biomass equations given in Bottrell *et al.* (1976); Lawrence *et al.* (1987) for copepods, Bottrell *et al.* (1976); Culver *et al.* (1985) for cladocerans and McCauley (1984) for rotifers.

#### **2.2.5 Crustacean zooplankton production**

Crustacean zooplankton production was measured using the chitobiase enzymatic method (Sastri *et al.* 2013). For each site, two 500 mL water samples were collected and immediately sieved throughout a 50  $\mu\text{m}$  zooplankton net to remove all crustacean zooplankton that produce chitobiase enzymes. The zooplankton production was estimated from the degradation rate of the enzyme. Two water aliquots of 20 mL were subsampled



from the sieved water and filtered through a 0.2  $\mu\text{m}$  sterile filter to remove bacteria and stop the enzyme degradation and repeated thereafter every 24 hours for 10 days. During the incubation time, the bottles were kept at lake or pond temperature. The decay rate of the enzyme was determined following the decrease in enzyme concentration that occurred during the incubation (Sastri *et al.* 2013). To measure the chitobiase enzyme concentration, the samples were mixed with a substrate (4-methylumbelliferyl- $\beta$ -D-glucosamine) that fluoresces when bonded to the chitobiase enzyme (Sastri *et al.* 2013). The fluorescence was measured on a Cary Eclipse spectrofluorometer (Agilent, Santa Clara, U.S.A.) and the enzyme concentration was estimated using standard curves with a known substrate concentration. The spectrofluorometric measures were taken within a week of the sampling date. The enzyme decay was then related to the zooplankton production using the equations for freshwater lakes given in Sastri *et al.* (2013).

### 2.2.6 Data analysis

Differences in zooplankton abundance, biomass, richness, and the environmental variables (chlorophyll-*a*, nutrients, dissolved organic carbon, maximum depth, water residence time, temperature, specific conductivity, lake surface area, distance to Greiner Lake, distance to ocean and watershed area) between connected and isolated lakes were tested using one-way ANOVAs. We examined zooplankton community composition (abundance and biomass data) differences between connected and isolated lakes, and among lakes in the different lake chains using a non-metric multidimensional scaling (nMDS) from a Bray Curtis resemblance matrix on log transformed data. Pairwise comparisons were completed using the PERMANOVA routine (999 permutations) when differences were detected. To determine the factors that explained the variability among connected and isolated lakes and lake chains, environmental and connectivity factors were tested in a DistLM analysis (**Table 2**). Following the shade plot method (Clarke *et al.* 2014) environmental data were first transformed (log or square root) and normalized prior to analyses. Total phosphorus (TP) and dissolved organic carbon (DOC) were omitted due to their high correlation with total nitrogen ( $\Delta > 0.9$ ). The DistLM analysis was performed based on the BEST procedure using 9999 permutations with AICc values being the selection

criteria. The association between the environmental variables, including the most significant variables extracted from the DistLM analyses, and the zooplankton community structures was visualized using a Principal Component Analyses (PCA) plot.

**Table 2.** Environmental variables included in the DistLM analysis to explain the variability in zooplankton community structure and production in connected and isolated lakes

<b>Variables - connected lakes</b>		<b>Variables - isolated lakes</b>
<b>Community composition</b>	<b>Zooplankton production</b>	<b>Community composition &amp; Zooplankton production</b>
Total nitrogen ( $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ )	Total nitrogen ( $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ )	Total nitrogen ( $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ )
Chlorophyll- <i>a</i> ( $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ )	Chlorophyll- <i>a</i> ( $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ )	Chlorophyll- <i>a</i> ( $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ )
Temperature ( $^{\circ}\text{C}$ )	Temperature ( $^{\circ}\text{C}$ )	Temperature ( $^{\circ}\text{C}$ )
Conductivity ( $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ )	Conductivity ( $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ )	Conductivity ( $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ )
Surface area (Ha)	Surface area (Ha)	Surface area (Ha)
Lake depth (m)	Lake depth (m)	
Distance to Greiner Lake (km)		
Number of upstream lakes (nb)		
Water residence time (days)		

Differences in zooplankton production were tested using one-way ANOVAs. Determination of the variables driving the production in each system (connected, isolated) was done using a DistLM analysis following the same process as used for the abundance data. Prior to analysis, zooplankton production data were normalized to the total crustacean biomass measured from each site. The software JMP (version 14.3) was used for all univariate tests while PRIMER + PERMANOVA (version 7.0.1) was used for multivariate analyses. A threshold of significance of 0.05 was used for all statistical tests.

## 2.3 Results

### 2.3.1 Limnological conditions

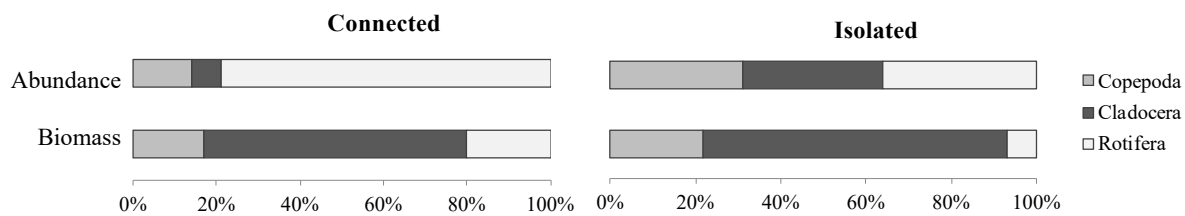
Water temperature at sampling lakes varied from 5.6 to 13.5 °C, with O<sub>2</sub> concentration and saturation being high at all sites ( $12.1 \pm 1.1 \text{ mg L}^{-1}$ ;  $110.0 \pm 9.1 \%$  respectively). All lakes were characterized by clear, transparent water. Secchi depth was equivalent to bottom depth in all ponds and in some lakes. In lakes deeper than Secchi depth (N = 8), the values ranged from 3.9 to 8.8 m and were measured using a depth meter (Laylin Speedtech SM-5). The mean depths, respectively, for isolated and connected lakes equaled 0.5 m and 9 m. Water chemistry differed significantly ( $P < 0.05$ ) between connected and isolated lakes, with total phosphorus (TP), total nitrogen (TN) and dissolved organic carbon (DOC) being higher in connected lakes (**Table 3**). Despite higher nutrient concentrations in isolated lakes, pelagic chlorophyll-*a* was similar ( $P > 0.05$ ) between lake types,  $1.89 \pm 1 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$  in connected lakes and  $2.24 \pm 2 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$  in isolated lakes.

**Table 3.** Mean values of water residence time (WRT), water temperature (T), total phosphorus (TP), total nitrogen (TN), dissolved organic carbon (DOC), pelagic chlorophyll-*a* (Chl-*a*), maximum known depth (Depth), specific conductivity (Cond), lake area (Area), distance to Greiner Lake ( $D_{\text{Greiner}}$ ), number of upstream lakes (upstream lakes) and watershed area (Watershed) for connected (C) and isolated (I) water bodies. Chl-*a* are mean  $\pm$  SE. Mean values are compared for C and I lakes and the letters indicate statistical differences between lake types

Site ID	Local name	Lake chain	WRT (days)	T (°C)	TP (µg/L)	TN (µg/L)	DOC (mg/L)	Chl- <i>a</i> (µg/L)	Depth (m)	Cond (µS/cm)	Area (Ha)	$D_{\text{Greiner}}$ (km)	Upstream lakes (nb)	Watershed (Ha)
1 <sup>ST</sup>	1 <sup>ST</sup> Lake	4	35	10.0	5.4	331	4.2	2.0 ± 0.1	25	260	315	3	768	117854
2 <sup>ND</sup>	2 <sup>ND</sup> Lake	4	28	10.0	7.4	517	4.1	1.6 ± 0.1	20	261	290	8	662	100883
GRL	Greiner Lake	-	111	9.4	8.4	832	6.1	2.4 ± 0.3	12	270	3873	-	1016	161860
CBL19	4 <sup>TH</sup> Lake	4	5	9.4	8.5	330	4.2	2.3 ± 0.1	13	276	92	20	565	82704
CBL2	6 <sup>TH</sup> Lake	4	10	9.2	7.5	310	4.2	2.9 ± 0.1	6	275	217	30	518	53219
CBL1	-	4	31	8.8	5.1	335	4.2	5.1 ± 0.3	8	392	4	34	2	459
CBL5	Inuhuktok	4	68	8.7	8.7	340	3.9	2.3 ± 0.1	20	287	111	7	87	13928
CBL6	-	4	125	7.9	5.8	306	4.3	1.7 ± 0.2	5	294	501	11	84	13260
CBL7	Nakyulik	4	231	10.8	6.0	350	3.9	1.3 ± 0.01	11	283	460	15	58	9591
CBL13	-	2	1042	9.5	7.3	405	4.0	0.8 ± 0.02	7	496	12	13	0	31
CBL15	-	2	176	9.8	10.8	368	4.3	2.0 ± 0.1	3	249	344	8	26	4227
CBL16	-	2	11	9.5	6.4	422	5.5	2.1 ± 0.1	2	312	74	6	37	6402
LL1	Long Lake	4	381	8.7	6.7	296	3.8	1.6 ± 0.02	30	294	197	16	58	10022
LL2	-	4	448	10.5	7.8	322	3.8	2.1 ± 0.02	11	352	44	25	1	439
ERA1	-	3	632	9.1	9.2	493	6.9	1.7 ± 0.2	4	818	18	12	0	52
ERA4	-	3	395	9.7	5.7	436	6.0	0.9 ± 0.01	6	521	74	9	4	671
ERA5	-	3	127	8.7	32.3	940	9.9	4.3 ± 1	7	683	141	3	12	2067
VG1	-	1	170	10.5	6.5	328	4.1	1.4 ± 0.1	3	286	611	24	29	5899
VG2	-	1	87	10.6	10.6	379	4.3	1.0 ± 0.1	3	379	352	18	39	7627
VG3	-	1	4	10.2	6.9	558	6.1	0.8 ± 0.1	4	346	20	11	60	11173
VG4	-	1	44	10.5	5.1	338	4.8	0.6 ± 0.01	3	255	259	8	71	13010
VG5	-	1	4	10.7	11.6	408	4.1	0.8 ± 0.1	2	276	47	5	78	13715
P1	-	N/A	-	10.9	11.4	1180	19.7	0.3 ± 0.01	0.5	626	0.07	4	0	6
P2	-	N/A	-	8.00	9.7	943	14.5	0.9 ± 0.04	0.5	313	0.3	5	0	3
P3	-	N/A	-	12.1	13.1	1300	17.6	1.1 ± 1.5	0.5	481	0.6	0	0	3
P4	-	N/A	-	10.8	11.4	1440	17.8	8.1 ± 0.01	0.5	588	0.7	18	0	1
P5	-	N/A	-	10.2	10.7	1370	18.5	1.4 ± 0.04	0.5	930	0.2	13	0	27
P6	-	N/A	-	8.6	7.3	1040	17.0	1.3 ± 0.1	0.5	547	0.1	15	0	0.3
P7	-	N/A	-	9.0	6.7	642	9.4	1.1 ± 0.01	0.5	472	3	17	0	25
P8	-	N/A	-	10.6	14.0	1250	17.4	1.4 ± 0.3	0.5	N/A	0.6	0	0	3
P9	-	N/A	-	13.5	8.0	1190	14.1	1.0 ± 0.1	0.5	488	3	17	0	11
P10	-	N/A	-	5.6	14.4	1170	17.2	3.5 ± 0.2	0.4	922	3	16	0	151
P11	-	N/A	-	10.1	10.4	1030	15.4	4.4 ± 0.06	0.5	502	3	10	0	14
P12	-	N/A	-	12.3	9.1	826	8.8	1.6 ± 0.06	0.5	913	31	12	0	147
P18	-	N/A	-	11.1	7.5	991	13.8	3.3 ± 0.02	0.5	720	7	16	0	53
Average C	-	-	189 ± 256	8.6 ± 0.8 a	8.4 ± 6 a	405.3 ± 142.2 a	4.9 ± 1 a	1.9 ± 1 a	9 ± 8 a	357 ± 148 a	366 ± 803 a	13 ± 9 a	190 ± 64 a	28595 ± 45329 a
Average I	-	-	-	10.3 ± 2 a	10 ± 3 b	1105.5 ± 223.6 b	15.5 ± 3 b	2.2 ± 2 a	0.5 ± 0.03 b	577 ± 260 b	4 ± 8 b	11 ± 7 a	0 ± 0 b	34 ± 53 b

### 2.3.2 Zooplankton community composition and biomass

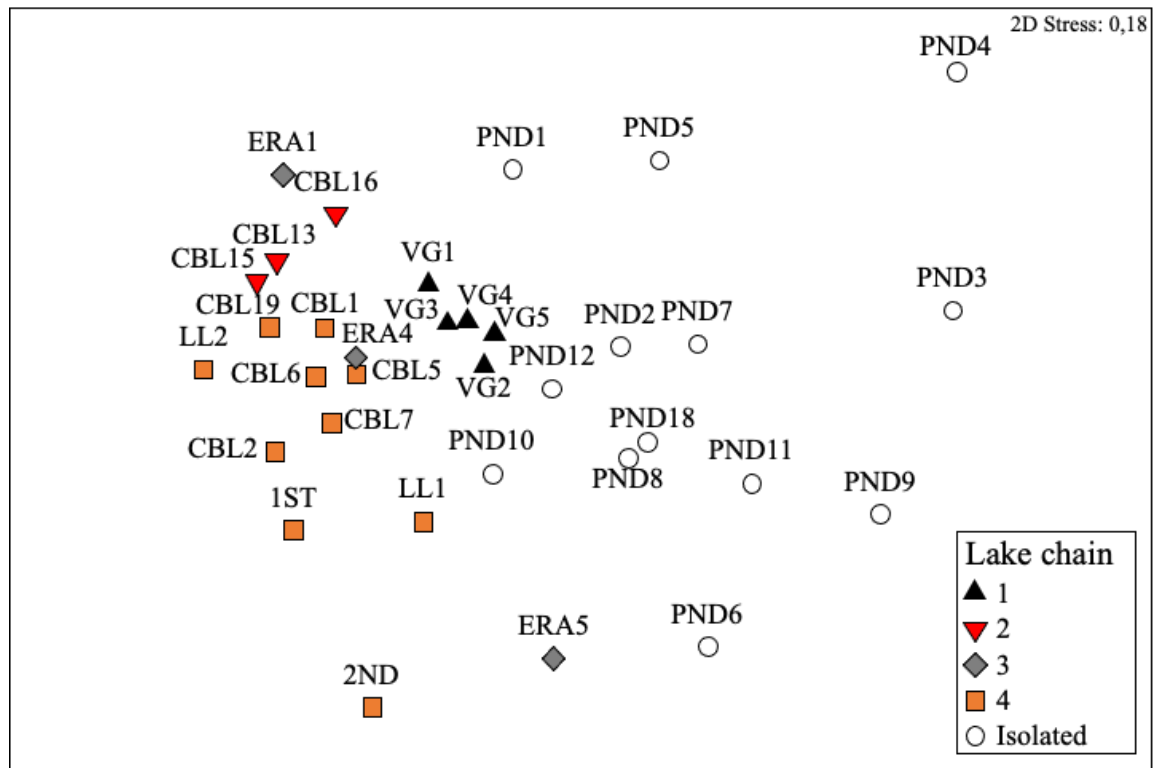
A total of 81 different zooplankton taxa were found in the lakes studied within the Greiner Lake watershed. In connected lakes 63 species were found while in isolated lakes 61 different species were found. Zooplankton diversity (based on Shannon index) was higher in isolated lakes than in connected lakes (Student  $p=0.02$ ). Zooplankton abundance in connected lakes was 4-fold higher than in isolated lakes ( $255$  vs  $66$  ind $\cdot$ L $^{-1}$ , One-way ANOVA  $p<0.001$ ) (**Table 4, Figure 7**), and was mainly driven by rotifers such as *Keratella cochlearis*, *Kellicotia longispina*, and juvenile copepods (e.g., calanoid and cyclopoid nauplii). Zooplankton abundance in the isolated lakes was similar for Copepoda, Cladocera and Rotifera, with *Leptodiptomus sicilis* and *Daphnia middendorffiana* being always present. In addition to being different in terms of abundance, connected and isolated lakes both had unique species assemblages which separated the isolated and connected water bodies into two significantly different groups (**Figure 8**). Connected lakes were characterized by 20 unique species (17 Rotifera, 2 Cladocera and one mysid) with *Filinia terminalis*, *Synchaeta oblonga* and *Asplanchna priodonta* being the most abundant of them (data not shown). Zooplankton communities among connected lakes also differed based on the lake chain. Indeed, each lake chain had their unique species such as *Ploesoma sp* (chain 1), *Keratella tecta*, *Monostyla closterocerca* (chain 2), *Daphnia parvula*, *Keratella valga*, *Arctodiptomus arapahoensis* (chain 3), *Keratella hiemalis* and *Trichocerca similis* (chain 4). Isolated lakes were characterized by 17 unique species (11 rotifers, 2 cladoceras, 1 copepod, 2 species of fairy shrimp and 1 tadpole shrimp) with one harpacticoid species (undetermined), *Branchinecta paludosa* and *Alona sp* (**Table 5**). Finally, zooplankton biomass was higher in isolated lakes (ANOVA  $p=0.04$ ) with a mean value of  $531$   $\mu$ gDW $\cdot$ L $^{-1}$  compared to  $410$   $\mu$ gDW $\cdot$ L $^{-1}$  in connected lakes (**Table 4**). The relative biomass of Rotifera, Cladocera and Copepoda did not differ significantly between connected and isolated lakes, with cladocerans contributing for about 65% of the total biomass in both systems (**Figure 7**).



**Fig 7.** Relative abundance and biomass of zooplankton in the 22 connected and 13 isolated lakes, based on three zooplankton groups: Copepoda (grey), Cladocera (black) and Rotifera (white).

**Table 4.** Zooplankton richness (S), diversity (H'), abundance (A) and biomass (B) in the sampled waterbodies. From each lake two replicate samples were collected and averaged for the abundance and biomass shown here, while richness is the total number of species from the two replicates. S, H', A and B values are shown as a mean for isolated and connected lakes, as well as separately for each lake chain and Greiner Lake. Statistically significant differences for total S, H', A and B between isolated and connected lakes are shown by letters. N is the number of lakes

	<b>Isolated lakes (n=13)</b>	<b>Connected lakes (n=21)</b>	<b>Lake chain 1 (n=5)</b>	<b>Lake chain 2 (n=3)</b>	<b>Lake chain 3 (n=3)</b>	<b>Lake chain 4 (n=10)</b>	<b>Greiner Lake (n=1)</b>
<b>Species Richness (S)</b>							
Rotifera	43	46	26	22	23	41	18
Copepoda	8	7	5	4	7	5	4
Cladocera	10	10	6	5	8	8	2
Total	61 a	63 a	37	31	38	54	24
<b>Shannon Diversity (H')</b>	1.98 a	1.65 b	2.00	1.79	1.37	1.46	1.65
<b>Abundance (A) (Ind·L<sup>-1</sup>)</b>							
Rotifera	24	201	130	244	307	192	195
Copepoda without nauplii	19	17	25	7	15	17	14
Copepoda with nauplii	20	36	52	18	27	36	23
Cladocera	22	18	30	18	25	9	1
Total	66 a	255 b	212	279	358	237	219
<b>Biomass (B) (µgDW·L<sup>-1</sup>)</b>							
Rotifera	35	80	140	130	125	22	72
Copepoda without nauplii	115	67	114	41	43	60	55
Copepoda with nauplii	115	70	117	42	44	62	56
Cladocera	381	260	481	152	681	56	26
Total	531 a	410 b	739	323	850	140	154



**Fig 8.** Non-metric multidimensional scaling (nMDS) of zooplankton community structure (based on log transformed abundance and Bray Curtis resemblance matrix) between connected lakes from different lakes (black, red, grey and orange symbols) in the four lake chains and isolated waterbodies (open symbols) on the Greiner Lake watershed. Lake chain and site locations are shown in Fig. 4.

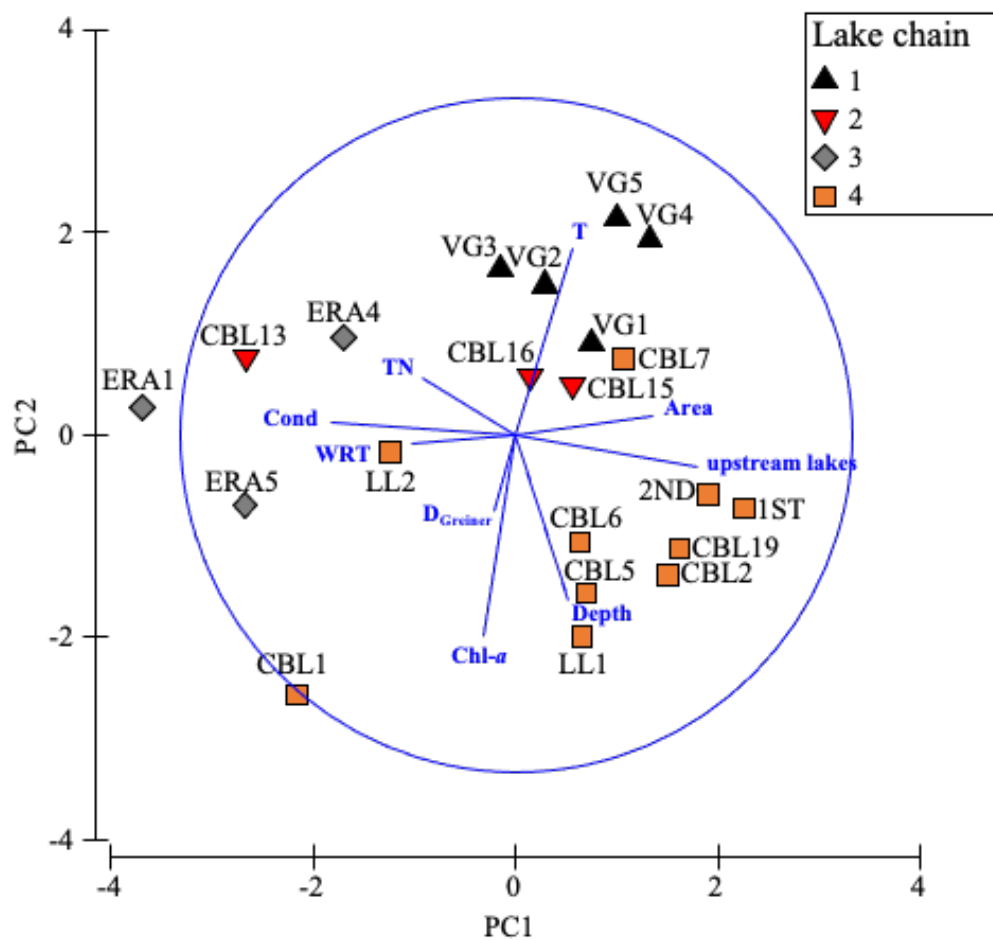


**Table 5.** Unique and shared taxa from connected and isolated lakes of the Greiner Lake watershed, Cambridge Bay, Nunavut

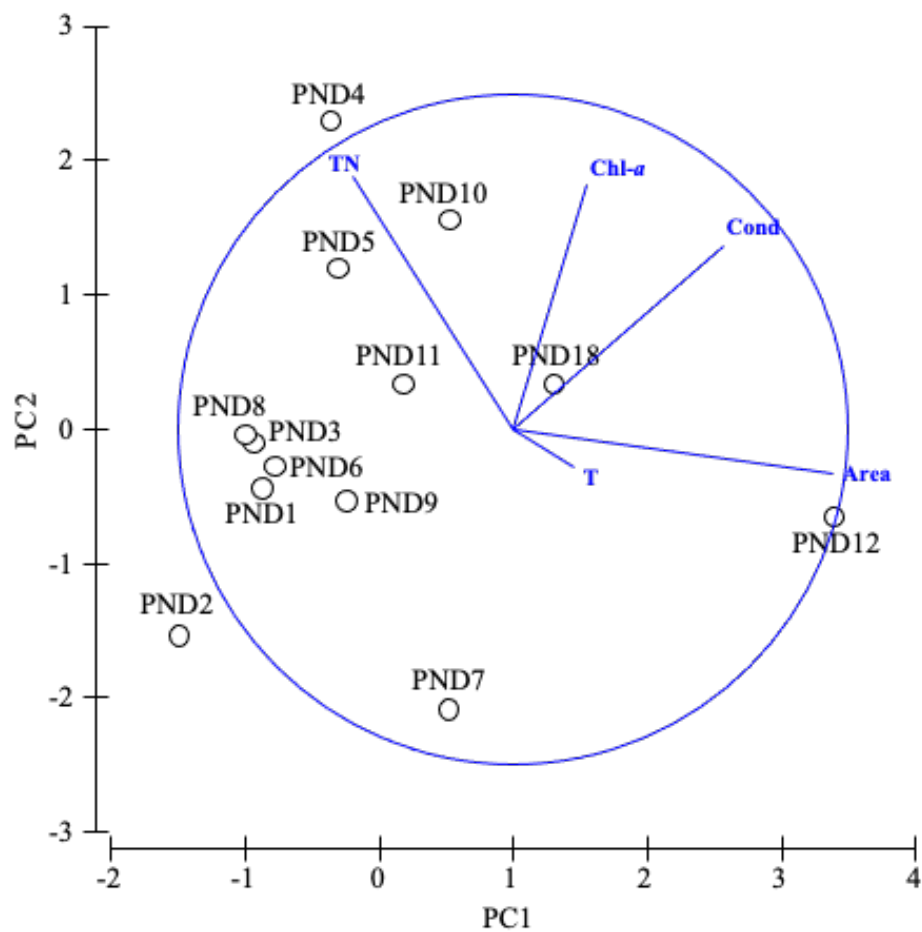
Unique to connected lakes	Unique to isolated lakes	Shared taxa
<b>Cladocera</b>	<b>Copepoda</b>	<b>Copepoda</b>
<i>Chydoridae</i>	Harpaticoida sp.	<i>Arctodiaptomus arapahoensis</i>
<i>Daphnia parvula</i>	<b>Cladocera</b>	Cyclopoida sp.
<b>Rotifera</b>	<i>Alona</i> sp.	<i>Cyclops scutifer</i>
<i>Ascomorpha ecaudis</i>	<i>Polyphemus pediculus</i>	<i>Leptodiaptomus minutus</i>
<i>Asplanchna priodonta</i>	<b>Rotifera</b>	<i>Leptodiaptomus sicilis</i>
<i>Colurella</i> sp.	<i>Brachionus bidentata</i>	<i>Limnocalanus macrurus</i>
<i>Filinia longiseta</i>	<i>Euchlanis alata</i>	<b>Cladocera</b>
<i>Filinia</i> sp.	<i>Euchlanis</i> sp.	<i>Bosmina</i> sp.
<i>Filinia terminalis</i>	<i>Lecane flexilis</i>	<i>Chydorus sphaericus</i>
<i>Kellicottia bostoniensis</i>	<i>Lecane ludwigi</i>	<i>Daphnia catawba</i>
<i>Keratella crassa</i>	<i>Lecane luna</i>	<i>Daphnia longiremis</i>
<i>Keratella faluta</i>	<i>Lecane mira</i>	<i>Daphnia middendorffiana</i>
<i>Keratella valga</i>	<i>Lecane tudicola</i>	<i>Daphnia</i> sp.
<i>Lepadella cristata</i>	<i>Lepadella</i> sp.	<i>Eurycercus lamellatus</i>
<i>Monostyla closteroerca</i>	<i>Polyarthra</i> sp.	<b>Rotifera</b>
<i>Ploesoma</i> sp.	<i>Trichocerca porcellus</i>	<i>Acanthocyclops vernalis</i>
<i>Synchaeta oblonga</i>	<b>Other</b>	<i>Anuraeopsis fissa</i>
<i>Synchaeta stylata</i>	<i>Artemiopsis stefanssoni</i>	<i>Ascomorpha saltans</i>
<i>Trichocerca similis</i>	<i>Branchinecta paludosa</i>	<i>Asplanchna herricki</i>
<i>Trichotria</i> sp.	<i>Lepidurus arcticus</i>	<i>Collotheca pelagica</i>
<b>Other</b>		<i>Conochilus unicornis</i>
<i>Mysis relicta</i>		<i>Gastropus hyptopus</i>
		<i>Gastropus stylifer</i>
		<i>Kellicottia longispina</i>
		<i>Keratella cochlearis</i>
		<i>Keratella hiemalis</i>
		<i>Keratella quadrata</i>
		<i>Keratella testudo</i>
		<i>Lecane</i> sp.
		<i>Lepadella patella</i>
		<i>Monostyla lunaris</i>
		<i>Monostyla</i> sp.
		<i>Monostyla stenroosi</i>
		<i>Mytilina ventralis</i>
		<i>Notholca acuminata</i>
		<i>Notholca squamula</i>
		<i>Notommata</i> sp.
		<i>Polyarthra remata</i>
		<i>Polyarthra vulgaris</i>
		<i>Pompholyx sulcata</i>
		<i>Synchaeta grandis</i>
		<i>Synchaeta</i> sp.
		<i>Trichocerca</i> sp.
		<i>Trichotria tetractis</i>

### 2.3.3 The control of zooplankton by the environment

As for the connected / isolated comparison, differences among the lake chains were observed with each lake chain containing unique species. In terms of abundance, Chain 1 was different from chain 2 (Permanova  $p=0.02$ ), despite the chains being adjacent to each other. Chain 1 was also different from chain 4 (Permanova  $p=0.001$ ). Further, chains 2 and 4 were different from each other based on their zooplankton abundance (Permanova  $p=0.04$ ). Chain 3 did not differ significantly from the other chains (Permanova  $p > 0.05$ ). Several factors contributed significantly to the variability in the zooplankton abundance among the 4 chains: total nitrogen (DistLM  $p=0.01$ ), lake depth (DistLM  $p=0.002$ ) and total number of upstream lakes (DistLM  $p=0.003$ ) (**Figure 9**). BEST analysis identified the linear model with total nitrogen (TN) and lake depth (depth) as having the lowest AICc and being the two variables with the highest overall importance weight among all the models (0.61 and 0.63 respectively) for explaining the variability among lake chains (**Table 6**). The models for isolated lakes showed that total nitrogen (TN) was the most important determinant of zooplankton abundance (**Table 6, Figure 10**), although only 11% of the community variability was explained by this variable.



**Fig 9.** Principal Component Analyses (PCA) visualizing differences in zooplankton community structure (based on abundance) among lakes in the four different lake chains (1, 2, 3 and 4, as in Fig. 6) on the Greiner Lake watershed. Vectors show the environmental variable in association with different lake.



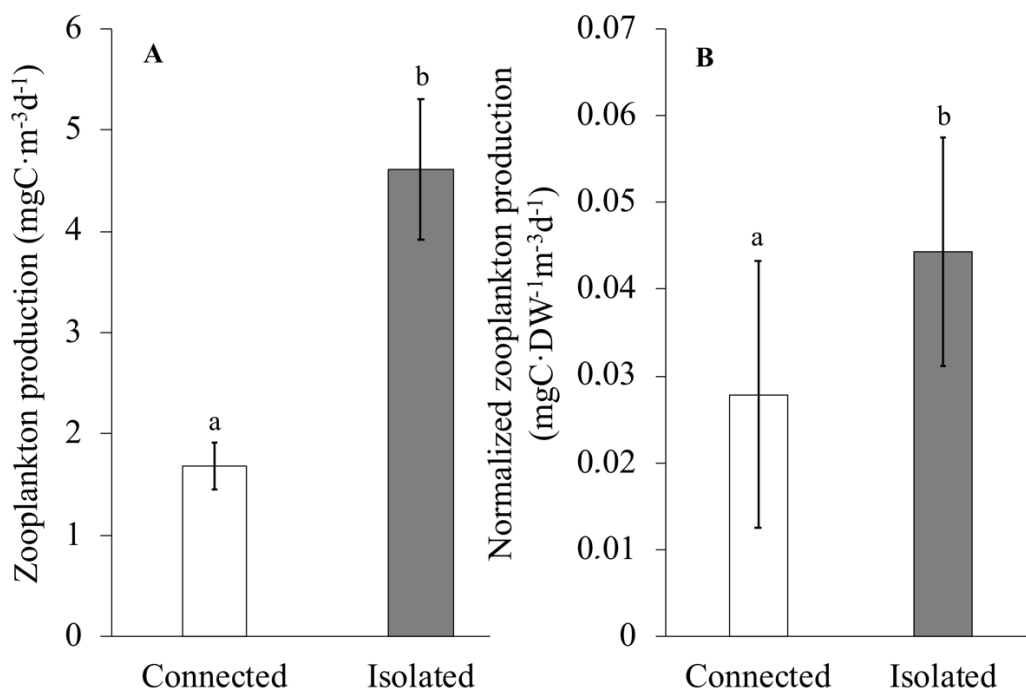
**Fig 10.** Principal Component Analyses (PCA) visualizing differences zooplankton community structure (based on abundance) among isolated lakes in the Greiner Lake watershed. Vectors show the environmental variable in association with different shallow lakes.

**Table 6.** Results of different Distance-based multivariate multiple regression (DistLM) models (based on lowest AICc) to explain the differences in zooplankton community structure (as abundance) in connected and isolated lakes. The best model is represented in bold. Shown in table are the difference between the AIC value of the best model and the AIC value of each of the other models ( $\Delta AIC_i$ ), Pearson correlation ( $R^2$ ) and weight of evidence of the model ( $w_i$ ).

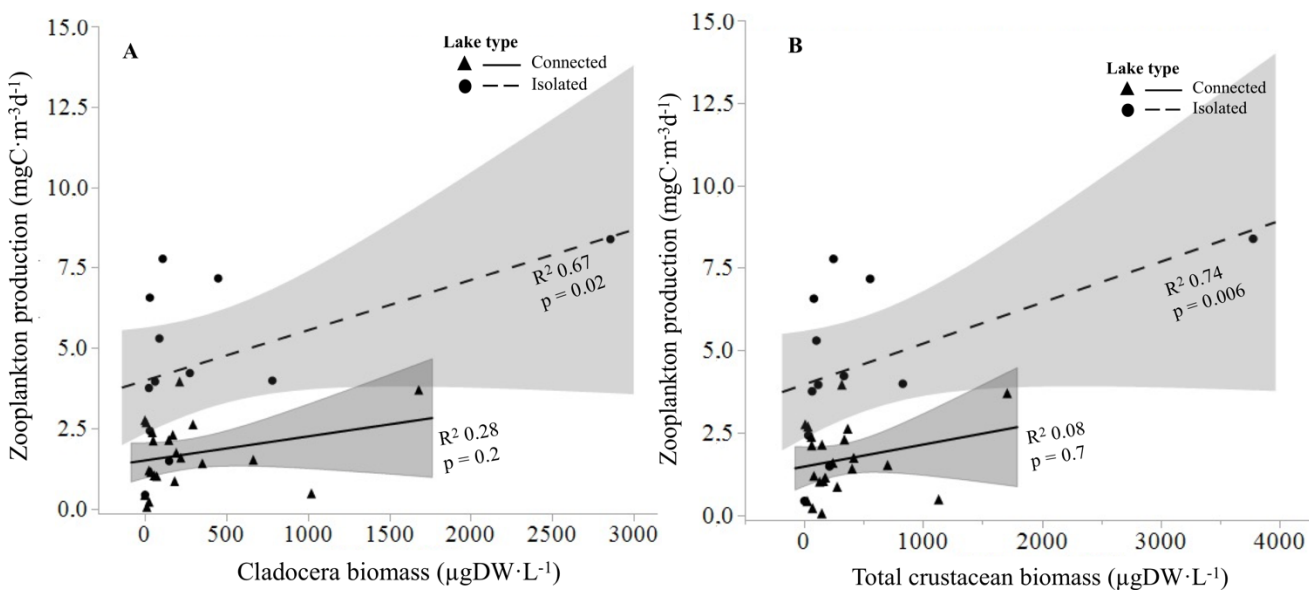
Lake type	#	Candidate models	$\Delta AIC_i$	$R^2$	$w_i$
Connected lakes	<b>1</b>	<b>TN + Depth</b>	0	0.25	0.13
	2	TN + #upstream lakes	0.16	0.24	0.12
	3	Depth	0.17	0.14	0.12
	4	TN + Depth + #upstream lakes	0.48	0.34	0.11
	5	#upstream lakes	0.57	0.12	0.10
	6	TN	0.69	0.12	0.10
	7	Depth + #upstream lakes	0.89	0.22	0.09
	8	TN + Depth + WRT	1.08	0.32	0.08
	9	TN + Chl- <i>a</i> + #upstream lakes	1.17	0.31	0.08
	10	Depth + WRT	1.18	0.21	0.07
Isolated lakes	<b>1</b>	<b>TN</b>	0	0.11	0.19
	2	Cond	0.50	0.08	0.15
	3	T	0.50	0.08	0.15
	4	Chl- <i>a</i>	0.63	0.07	0.14
	5	Area	0.97	0.04	0.12
	6	TN + Cond	2.40	0.18	0.06
	7	TN + T	2.45	0.18	0.06
	8	TN + Chl- <i>a</i>	2.70	0.16	0.05
	9	Cond + Area	2.76	0.16	0.05
	10	TN + Area	2.79	0.16	0.05

### 2.3.4 Crustacean zooplankton production

In addition to the differences in the community structure and biomass, connected and isolated lakes differed in terms of zooplankton production (One-way ANOVA  $p=0.008$ ), with production values being higher in isolated lakes (**Figure 11A**). Zooplankton production was correlated with the total crustacean biomass in isolated lakes with a significant  $R^2$  of 74 ( $p = 0.006$ ) but not in connected lakes ( $R^2 > 0.08$ ,  $p = 0.7$ ) (**Figure 12B**). Zooplankton production values normalized to the total crustacean biomass (**Figure 11B**) indicated that production in connected lakes was mainly driven by total nitrogen (TN) and the conductivity (Cond), while in isolated lakes the analysis did not reveal any key factor to explain the higher production. In fact, the model showed that many variables could explain the variation such as the conductivity, area and temperature. Still, even if combined, these variables only explain a small fraction of the variation among isolated lakes (**Table 7**).



**Fig 11.** Zooplankton production (mean  $\pm$  SE) in connected (white) and isolated (grey) lakes of the Greiner Lake watershed as **A**)  $\text{mgC m}^{-3}\text{d}^{-1}$  and **B**) when normalized to zooplankton dry weight;  $\text{mgC DW}^{-1} \text{m}^{-3}\text{d}^{-1}$ . Letters above bars indicate the statistically significant differences between connected and isolated lakes.



**Fig 12.** (A) Linear correlation between zooplankton production and Cladocera biomass measured in connected (triangle and full line) and isolated lakes (circle and dotted line). (B) Linear correlation between zooplankton production and total crustacean biomass (total Copepoda + Cladocera dry weight) measured in connected (triangle and full line) and isolated lakes (circle and dotted line).

**Table 7.** Results of different Distance-based multivariate multiple regression (DistLM) models (based on lowest AICc) to explain the differences in zooplankton production in connected and isolated lakes. The best model is represented in bold. Showed in table are the difference between the AIC value of the best model and the AIC value of each of the other models ( $\Delta AIC_i$ ), Pearson correlation ( $R^2$ ) and weight of evidence of the model ( $w_i$ ).

Lake type	#	Candidate models	$\Delta AIC_i$	$R^2$	$w_i$
Connected lakes	<b>1</b>	<b>TN + Cond</b>	0	0.30	0.27
	2	TN + Cond + Depth	0.27	0.39	0.23
	3	TN + Chl- <i>a</i> + Cond	1.96	0.34	0.10
	4	Cond	2.58	0.10	0.07
	5	Depth	2.64	0.10	0.07
	6	TN + T + Cond	2.73	0.32	0.07
	7	TN + Cond + Area	3.02	0.31	0.06
	8	TN + Chl- <i>a</i> + Cond + Depth	3.46	0.40	0.05
	9	TN + Cond + Depth + Area	3.68	0.39	0.04
	10	TN + T + Cond + Depth	3.76	0.39	0.04
Isolated lakes	<b>1</b>	<b>Cond</b>	0	0.04	0.19
	2	Area	0.03	0.04	0.19
	3	T	0.34	0.02	0.16
	4	Chl- <i>a</i>	0.42	0.01	0.15
	5	TN	0.53	0.001	0.14
	6	Chl- <i>a</i> + Cond	3.28	0.08	0.04
	7	TN + Area	3.36	0.07	0.04
	8	T + Cond	3.41	0.06	0.03
	9	Cond + Area	3.48	0.06	0.03
	10	Chl- <i>a</i> + Area	3.48	0.06	0.03

## 2.4 Discussion

The present work aimed to characterize the zooplankton abundance, production, and species composition of hydrologically isolated Arctic lakes and compare those characteristics to hydrologically connected lakes. Our results show that the water bodies that were in the same lakes chain are more similar in community structure than lakes in other lake chains, emphasizing the role of hydrological connectivity for zooplankton dispersal. Hydrological isolation and/or a low level of connectivity resulted in a substantially different and more diverse zooplankton community. In



addition, isolated lakes had higher zooplankton production and biomass than connected lakes, emphasizing the role of isolated lakes/ponds as reserves for species richness and their role as hotspots of production.

#### 2.4.1 Zooplankton abundance and community structure

In the 35 sampled lakes, a total of 81 different species were found. The identified species belong mainly to three groups: Copepoda (9 species), Cladocera (11 species) and Rotifera (57 species). The other four taxa encountered (fairy shrimps, tadpole shrimp, mysids) do not belong to any of the previous groups and were pooled to form their own category “other”. Our species richness values are higher but still in line with previous studies conducted at the high latitudes in the northern hemisphere, where between 54 and 69 different species, respectively, were found in Alaska (Rautio *et al.* 2008; Jeppesen *et al.* 2021) and in Svalbard (Gluchowska *et al.* 2016). Zooplankton abundance data ranged from 66 ind·L<sup>-1</sup> in smaller isolated lakes to 255 ind·L<sup>-1</sup> in bigger connected lakes. These abundance values are also in line with similar studies conducted on oligotrophic lakes in the Northwest Territories (217 ind·L<sup>-1</sup>) (Vucic *et al.* 2020) and Iowa (less than 475 ind·L<sup>-1</sup> in 80% of the lakes) (Canfield et Jones 1996).

In accordance with our hypotheses, zooplankton community structure from connected and isolated lakes differed. Contrary to our expectations, connected lakes with access to a greater water volume, were not more diverse than isolated lakes as both waterbody categories had similar species richness (63 and 61 species). In fact, the isolated water bodies were more diverse when examined using their dispersion in the ordination space. Although the isolated water bodies had a distinct species pool specific to the water body group, each site harbored zooplankton communities that seemed to be randomly and stochastically determined. Although the species richness between connected and isolated lakes was not statistically different, it does not mean that they share all the same species. Indeed, some species were unique to each waterbody category. Isolated lakes had 17 unique species taxa, including *Branchinecta paludosa* and *Artemiopsis stefanssoni*. The presence of these fairy shrimps in isolated lakes only is mainly attributable to the lack of predators such as fish (Jeppesen *et al.* 2017). In fact, large slow moving crustacean such as *Branchinecta paludosa* are only found in temporary pools and wetland, where fish are not present (Brendonck *et al.* 2008).

Bigger Cladocera such as *Daphnia middendorffiana* and *Polyphemus pediculus* are also more abundant and reach bigger sizes in temporary lakes because of a lower top-down control by fish (Jeppesen *et al.* 2017). Isolated lakes also have close coupling with their terrestrial environment because of their smaller size and depth, which makes them more reactive to nutrient and organic matter inputs coming from the watershed (Vincent *et al.* 2009). In our study this was evident with statistically higher concentration of TP and DOC in isolated lakes compared to connected lakes. The greater amount of nutrients in isolated lakes provides more resources for algal and bacterial growth that promotes bigger and more productive crustacean community by a greater bottom-up support (Jeppesen *et al.* 2021). Isolated lakes also freeze entirely during winter which means that the species that can colonize these lakes have the ability to survive and reproduce in harsh conditions following adaptative strategies for reproduction (Rautio 2001b). Higher zooplankton abundance in connected lakes can be explained by higher surface area which promotes refuge for zooplankton species from predation through availability of different ecological niches (Paukert et Willis 2003) and bigger depths which allows zooplankton avoidance strategy such as vertical migration (Dodson 1988; Boeing *et al.* 2006; Johnson *et al.* 2007). The dominance of rotifers in the total abundance in connected lakes is most likely explained by the presence of fish which preferentially consume large-bodied individuals such as Copepoda and Cladocera (Brooks et Dodson 1965; Knapp *et al.* 2001). The overall abundance in isolated lakes, while generally smaller than in connected lakes, was not driven by a specific zooplankton group but the copepods, cladocerans and rotifers were equally represented supporting the idea of fishless systems (Rautio et Vincent 2006).

Despite the differences in species composition, connected and isolated lakes shared common species. This could be explained by the temporary hydrological connections that may happen during the spring freshet. Although isolated lakes are isolated during the summer, earlier in the season when the snow melt they can be temporarily connected to other lakes by overland flooding (Jones *et al.* 2017). Evidence for such connections were apparent when accessing sample sites by helicopter, with most riparian areas being dominated by a network of dry but visibly green, moist vegetation tracks linking isolated lakes and nearby lakes. Such early season connections would facilitate zooplankton to movement and dispersal across the landscape and result in the

colonization of new environments, particularly as zooplankton species are known to be efficient colonists (Havel et Shurin 2004). Difference among species richness can be explained by the colonization methods of the waterbody. In isolated lakes the community can be randomly shaped by external events such as birds transport and punctual rivers (Havel et Shurin 2004). Migrating birds being highly present during summer in the Arctic, zooplankton and resting eggs can attached to birds feathers or even be ingested and be transported from one lake to another (Hebert 1995; Figuerola et Green 2002; Havel et Shurin 2004; Louette et De Meester 2004; Buij *et al.* 2017). Since isolated lakes are fishless, incoming species can then grow and reproduce without being controlled by fish predation (Jeppesen *et al.* 2017). In connected lakes, movement by birds matters less because the zooplankton can move between systems easily through permanent lotic connection corridors (Michels *et al.* 2001; Havel et Shurin 2004; Urban *et al.* 2008). Movement is even more simplify in the Arctic where a lot of connection corridors are quite short (Bowling *et al.* 2003; Johaneman *et al.* 2020). Consequently, individuals can be exported from one place to another in early season which contributes to participating to a certain homogenization of species composition (Urban *et al.* 2008). Whereas in isolated systems, punctual events and limited dispersion preserve differences among systems.

#### **2.4.2 Zooplankton biomass and production**

As expected, overall biomass in isolated lakes was higher than in connected lakes. As a consequence of fish predation, zooplankton community from connected lakes have fewer large-sized zooplankton that are more profitable to eat than smaller ones (Langeland 1982; Skoglund *et al.* 2013; Jeppesen *et al.* 2017). Consequently, zooplankton community from connected lakes are abundant in number (higher abundance) but mainly composed of small-sized zooplankton such as rotifers and juvenile copepod and cladocera, which keep the overall biomass down (Langeland 1982; Cañedo-Argüelles *et al.* 2017; Jeppesen *et al.* 2017; McGovern *et al.* 2020). In addition, shallow and clear fishless lakes such as the isolated lakes we sampled here, have well developed benthic mats, which can be used as an additional food source to phytoplankton by filter feeders such as *Daphnia* (Rautio et Vincent 2006; Cazzanelli *et al.* 2012). This alternative food source, combined with the phytoplankton present in the water column, enhances the ability of crustaceans to feed, reproduce and grow because food is less of a limitation compared to deeper connected

lakes where light may be too attenuated to sustain sufficient growth of benthic mats (Mariash *et al.* 2014). In both waterbody types, the biomass was dominated (about 65%) by the Cladocera, and this group seemed to drive the overall zooplankton production, which is in accordance with previous studies conducted in the Arctic where Cladocera were also dominating the biomass (Frolova *et al.* 2018; Nigmatullin et Frolova 2019). Differences in their respective reproduction facilitate Cladocera dominating Copepoda. Indeed, compared to copepods which need to mate to reproduce, Cladocera reproduce parthenogenetically, which means that only one individual is needed to found a local population (Havel et Shurin 2004). Cladocera also have the ability to reproduce continuously (Green 1954) and to grow quickly in reaction to improved environmental conditions (Jeppesen *et al.* 2021).

On the energy storage strategies, Copepods accumulate large energetic reserves in the form of lipids during high food availability (Grosbois *et al.* 2017; Grosbois et Rautio 2018). These fat reserves sustain the copepods during winter, when they have a reduced metabolism and act as fuel for the reproduction in spring under the ice (Schneider *et al.* 2016; Schneider *et al.* 2017; Daase *et al.* 2021). During the rest of the season, once they reach adult size, copepods will invest in gaining weight and fat to be able to survive the following winter. They do this instead of spending energy synthesizing enzymes to molt and grow (Conover et Siferd 1993). In contrast, Cladocera dominantly hatch from resting eggs soon after the ice melt and feed on phytoplankton and bacteria in the water column (Mariash *et al.* 2014). Given these strategies and the occurrence of sampling in the middle of the open water period in August, it is likely that relative dominance of cladocerans and copepods in our samples was influenced by active parthenogenetic reproduction occurring in the former.

Linear regression of zooplankton production combined to Cladocera biomass and total crustacean biomass (**Figure 12**), respectively, showed that production was driven by both Copepoda and Cladocera in isolated lakes. In aquatic systems, zooplankton production is mainly driven by the food resource availability (Chl-*a*) and water temperature (Shuter et Ing 1997). Higher zooplankton production in isolated lakes suggests that isolated lakes were a better growing environment for zooplankton. Indeed, our result showed that production in isolated lakes was

driven by conductivity, indicative of higher total phosphorus and nitrogen concentration. However, the low explanatory power of conductivity (18%) in all cases, suggests that zooplankton/Cladocera production was mainly driven by other factors. In fact, a recent study conducted by Ayala Borda *et al.* (Unpublished work) suggest that zooplankton production is mainly driven by internal factors such as the high internal recycling in shallow lakes that supports phytoplankton and the microbial loop, leading to greater production.

On the other hand, zooplankton production in connected lakes was mainly driven by total nitrogen concentration and conductivity. Nitrogen is one of the key nutrients in aquatic system acting as the limiting factor for phytoplankton primary production (Wetzel 2001; Rabalais 2002). This phenomenon is even more true in the Arctic where most lakes are oligotrophic due to low nutrients inputs (Rautio *et al.* 2011; Jeppesen *et al.* 2021). The result of the analysis showed again very little impact of the catchment on zooplankton production, with total nitrogen and conductivity explaining only 26% of the variability. This supports once again that in oligotrophic lakes of Victoria Island, it is the net ecological production and the high internal recycling that drives the production (Ayala Borda *et al.* Unpublished work)

### **2.4.3 Hydrological connectivity drives the differences in zooplankton**

Our study indicates that crustacean species composition differs among lakes from the same lake chain depending on the hydrological connectivity, catchment characteristics and environmental factors. In the Greiner Lake watershed, four different lake chains were compared. Although lakes from the same lake chain did not share the same environmental characteristics, having different areas, watershed areas and depths, they all had similar species composition. Indeed, sites connected to each other by rivers or streams were similar in their community structure as shown in the nMDS ordination (**Figure 8**). In a chain of connected lakes, dispersal is facilitated because zooplankton can drift from headwater lakes to downstream lakes and colonize new habitats (Michels *et al.* 2001; Urban *et al.* 2008).

## 2.5 Conclusions

Our study highlights the fact that isolated lakes had diverse and rich zooplankton communities mainly composed of large-sized zooplankton such as *Daphnia middendorffiana*, *Polyphemus pediculus* and *Eurycerus lamellatus* whereas connected lakes were characterized by high zooplankton abundance communities dominated by small rotifers. Thus, our results confirm the importance of hydrological connectivity for shaping zooplankton community structure as has been noted elsewhere in the literature (Reid *et al.* 2012; Mallick et Chakraborty 2015; Gozdziewska *et al.* 2016). Despite hydrological connectivity, our research also highlights and supports the role of fish predation in shaping zooplankton communities, with connected lakes being dominated by rotifers and isolated lakes by bigger size crustacean (as shown in (Dahl-hansen 1995; Hayden *et al.* 2017; Jeppesen *et al.* 2017; Ersoy *et al.* 2019). Contrary to expectations, isolated and connected waterbody types had similar species richness, although the species composition lists varied with both connected and isolated lakes containing unique species. Isolated lakes are, therefore, an important source of species richness in the Arctic. Lakes from the same lake chain shared similar zooplankton species and communities despite local environmental differences (e.g., depth, conductivity, chl-*a*) showing that lakes catchments do not account for the variability among sites. Zooplankton abundance was higher in connected lakes and was mainly driven, although not fully explained, by the combination of nutrients (TN and TP) and the depth. In isolated lakes only nutrients drove abundance. Zooplankton production was highly correlated with the total crustacean and Cladocera biomass in both connected and isolated lakes. Production was higher in isolated lakes, with variation among isolated lakes only weakly explained by any of the tested environmental variables, suggesting that production might be driven by internal factors from the lakes (such as high internal recycling, microbial loop). In connected lakes nutrients and conductivity partially explained variability in zooplankton production (30%). Overall, this study underlines the importance of considering hydrological connectivity when characterizing zooplankton communities in Arctic lakes and the contribution of isolated lakes to regional zooplankton diversity overall. Finally, the study provides important baseline zooplankton community data from both connected and isolated High-Arctic lakes which will serve as a critical benchmark for future studies attempting to understand the effects of climate change on Arctic freshwater communities.

### CHAPITRE 3 : Conclusion générale

Les lacs occupent une partie intégrante des paysages arctiques (Spoljar *et al.* 2016). Parmi tous les plans d'eau douce présents dans l'Arctique, les lacs isolés sont parmi les plus abondants (Grosse *et al.* 2013). En effet, ces derniers comptent pour 25 % de tous les lacs (Muster *et al.* 2017). Malgré leur prédominance sur le territoire arctique, les lacs de même que les organismes qui les composent demeurent très peu étudiés. Considérant que les lacs sont connus comme des indicateurs sensibles des changements environnementaux, davantage d'attention devrait leur être accordée (Griffiths *et al.* 2017).

Les résultats obtenus dans le cadre de cette étude ont permis l'acquisition de connaissances en lien avec les communautés zooplanctoniques des systèmes lacustres d'eau douce, qui étaient jusqu'alors très peu documentées pour la région du Nunavut. Notamment, cette étude a permis la caractérisation de la structure, la productivité et la composition des espèces des communautés de zooplancton dans les lacs arctiques connectés et isolés du bassin versant du Lac Greiner. Nous avons également été en mesure de montrer que la connectivité hydrologique façonnait les communautés de zooplancton entre les lacs complètement isolés et les lacs connectés, mais aussi entre les lacs connectés, de sorte que plus les lacs connectés sont près dans la même chaîne de lacs, plus leurs communautés de zooplancton sont similaires.

Plus spécifiquement, parmi les 35 lacs échantillonnés, 81 espèces d'invertébrés aquatiques différentes ont pu être identifiées dont 9 espèces de copépodes, 11 espèces de cladocères, 57 espèces de rotifères, 2 crevettes arctiques, une crevette têtard et un crustacé appartenant à l'ordre *Mysida*. Parmi ces espèces, plusieurs sont partagées entre les lacs connectés et isolés, en partie grâce aux connections temporaires (rivières) qui surviennent à l'été avec la fonte de la neige et l'importante masse d'eau qui l'accompagne (Jones *et al.* 2017). Cette connexion temporelle en début de saison permet au zooplancton de se déplacer et de se disperser le long du paysage et de coloniser de nouveaux environnements, les espèces de zooplancton étant connues pour être des colonisateurs efficaces (Havel et Shurin 2004). Par conséquent, les individus peuvent être exportés d'un endroit à un autre en début de saison ce qui contribue à une certaine homogénéisation de la

composition des espèces dans le bassin versant du Lac Greiner (Urban *et al.* 2008). Malgré une richesse spécifique similaire, respectivement de 63 et 61 espèces pour les lacs connectés et isolés, ces derniers possèdent également des espèces qui leur sont uniques. Les lacs isolés comptaient 17 taxons d'espèces uniques, dont *Branchinecta paludosa* et *Artemiopsis stefanssoni*, qui sont des petites crevettes arctiques. La présence de ces crevettes arctiques dans les lacs isolés uniquement est principalement attribuable à l'absence de prédateurs tels que les poissons (Jeppesen *et al.* 2017). En effet, les grands crustacés lents comme *Branchinecta paludosa* ne se trouvent que dans les lacs temporaires et les zones humides, où les poissons ne sont pas présents (Brendonck *et al.* 2008). Les lacs isolés étaient également caractérisés par la présence de cladocères de plus grandes tailles tels que *Daphnia middendorffiana* et *Polyphemus pediculus*. Ces cladocères sont généralement plus abondants et atteignent des tailles plus grandes dans les lacs temporaires (isolés) en raison d'un contrôle et d'une pression plus faible exercé par les poissons (Jeppesen *et al.* 2017).

Les lacs isolés ont également un couplage étroit avec leur environnement terrestre en raison de leur taille et de leur profondeur plus petite, ce qui les rend plus réactifs aux apports de nutriments et de matières organiques provenant du bassin versant (Vincent *et al.* 2009). Dans notre étude, cela était évident avec une concentration statistiquement plus élevée de phosphore total (TP) et de carbone organique dissous (COD) dans les lacs isolés par rapport aux lacs connectés. La plus grande quantité de nutriments dans les lacs isolés fournit plus de ressources pour la croissance algale et bactérienne qui favorise une communauté de crustacés plus grande et plus productive grâce à un plus grand soutien ascendant (Jeppesen *et al.* 2021). Les lacs isolés gèlent également entièrement pendant l'hiver, ce qui signifie que les espèces qui peuvent coloniser ces lacs ont la capacité de survivre et de se reproduire dans des conditions difficiles en ayant des stratégies de reproduction adaptées à leur milieu (Rautio 2001b).

Une plus grande abondance de zooplancton dans les lacs connectés peut s'expliquer par une plus grande surface qui favorise le refuge des espèces de zooplancton contre la prédation grâce à la disponibilité de différentes niches écologiques (Paukert et Willis 2003) et de plus grandes profondeurs qui permettent une stratégie d'évitement du zooplancton telle que la migration verticale (Dodson 1988; Boeing *et al.* 2006; Johnson *et al.* 2007). La dominance des rotifères dans



l'abondance totale des lacs connectés s'explique très probablement par la présence de poissons qui consomment préférentiellement des individus de grande taille comme les copépodes et les cladocères (Brooks et Dodson 1965; Knapp *et al.* 2001). L'abondance globale dans les lacs isolés, bien que généralement plus faible que dans les lacs connectés, n'était pas déterminée par un groupe de zooplancton spécifique. En effet, les copépodes, les cladocères et les rotifères y étaient équitablement représentés soutenant l'idée des systèmes sans poissons (Rautio et Vincent 2006).

Malgré les différences dans la composition des espèces, les lacs connectés et isolés partageaient des espèces communes. Cela pourrait s'expliquer par les connexions hydrologiques temporaires qui peuvent se produire lors de la crue printanière. Bien que les lacs isolés soient isolés pendant l'été, plus tôt dans la saison, avec la fonte de la neige, ils peuvent être temporairement reliés à d'autres lacs par des inondations de surface (Jones *et al.* 2017). Les preuves de ces connexions étaient évidentes lors de l'accès aux sites d'échantillonnages par hélicoptère où la plupart des zones riveraines étant dominées par un réseau de pistes de végétation sèches mais visiblement vertes et humides reliant les lacs isolés aux lacs voisins. De telles connexions en début de saison faciliteraient le mouvement et la dispersion du zooplancton à travers le paysage et entraîneraient la colonisation de nouveaux environnements, d'autant plus que les espèces de zooplancton sont connues pour être des colonisateurs efficaces (Havel et Shurin 2004). La différence entre la richesse spécifique peut s'expliquer par les méthodes de colonisation du plan d'eau. Dans les lacs isolés, les communautés peuvent être façonnées de manière aléatoire par des événements externes tels que le transport par les oiseaux et la présence de rivières ponctuelles (Havel et Shurin 2004). Les oiseaux migrateurs étant très présents l'été dans l'Arctique, le zooplancton et les œufs en dormance peuvent s'attacher aux plumes ou même être ingérés par les oiseaux et être transportés d'un lac à l'autre (Hebert 1995; Figuerola et Green 2002; Havel et Shurin 2004; Louette et De Meester 2004; Buij *et al.* 2017). Étant donné que les lacs isolés sont sans poissons, les espèces entrantes peuvent alors croître et se reproduire sans être contrôlées par la prédation des poissons (Jeppesen *et al.* 2017). Dans les lacs connectés, les déplacements des oiseaux importent moins car le zooplancton peut se déplacer facilement entre les systèmes via des corridors de connexion lotiques permanents (Michels *et al.* 2001; Havel et Shurin 2004; Urban *et al.* 2008). Les déplacements sont encore plus simplifiés dans l'Arctique où les nombreux corridors

de connexion sont assez courts (Bowling *et al.* 2003; Johaneman *et al.* 2020). Par conséquent, les individus peuvent être exportés d'un endroit à un autre en début de saison ce qui contribue à participer à une certaine homogénéisation de la richesse spécifique (Urban *et al.* 2008), alors que dans les systèmes isolés, les événements ponctuels et la dispersion limitée préservent les différences entre les systèmes.

Comme prévu, la biomasse globale dans les lacs isolés était plus élevée que dans les lacs connectés. En effet, les communautés de zooplancton des lacs connectés comptent moins de zooplancton de grande taille comme ils sont plus rentables à consommer que les plus petits organismes, par les poissons au point de vue énergétique (Langeland 1982; Skoglund *et al.* 2013; Jeppesen *et al.* 2017). Par conséquent, les communautés de zooplancton des lacs connectés sont abondantes en nombre (plus grande abondance) mais principalement composées de zooplancton de petite taille tels que des rotifères et des organismes juvéniles (petits copépodes et cladocères), ce qui réduit la biomasse globale (Langeland 1982; Cañedo-Argüelles *et al.* 2017; Jeppesen *et al.* 2017; McGovern *et al.* 2020). De plus, les lacs peu profonds, clairs et sans poissons tels que les lacs isolés que nous avons échantillonnés, ont des tapis benthiques bien développés, qui peuvent être utilisés comme source de nourriture supplémentaire pour le phytoplancton et des organismes filtreurs tels que *Daphnia* (Rautio et Vincent 2006; Cazzanelli *et al.* 2012). Cette source de nourriture alternative, combinée au phytoplancton présent dans la colonne d'eau, améliore la capacité des crustacés à se nourrir, à se reproduire et à se développer, car la nourriture y est moins limitante par rapport aux lacs connectés plus profonds où la lumière peut être trop atténuée pour soutenir une croissance suffisante des ressources benthiques (Mariash *et al.* 2014). Dans les deux types de plans d'eau, la biomasse était dominée (environ 65 %) par les cladocères, et ce groupe semblait être le moteur de la production globale de zooplancton, ce qui est conforme aux études antérieures menées dans l'Arctique où les cladocères dominaient également la biomasse (Frolova *et al.* 2018; Nigmatullin et Frolova 2019). Les différences dans leur reproduction respective facilitent la domination des cladocères sur les copépodes. En effet, contrairement aux copépodes qui ont besoin de s'accoupler pour se reproduire, les cladocères se reproduisent par parthénogénèse, ce qui signifie qu'un seul individu suffit pour fonder une population locale (Havel et Shurin 2004). Les cladocères ont également la capacité de se reproduire en continu (Green 1954) et de se

développer rapidement en réaction à l'amélioration des conditions environnementales (Jeppesen *et al.* 2021).

La régression linéaire de la production de zooplancton combinée à la biomasse totale de zooplancton et à la biomasse de cladocères (**Fig.12**) a montré que la production était menée à la fois par les copépodes et les cladocères. Dans les systèmes aquatiques, la production de zooplancton est principalement déterminée par la disponibilité des ressources alimentaires (Chl-*a*) et la température de l'eau (Shuter et Ing 1997). Une production plus élevée de zooplancton dans les lacs isolés suggère que les lacs isolés constituent un meilleur environnement de croissance pour le zooplancton. En effet, nos résultats ont montré que la production dans les lacs isolés était déterminée par la conductivité, ce qui indique une concentration totale plus élevée de phosphore et d'azote. Cependant, le faible pouvoir explicatif de la conductivité (18 %) dans tous les cas, suggère que la production de zooplancton était principalement dictée par d'autres facteurs. En fait, une étude récente menée par Ayala Borda *et al.* (Unpublished work) suggère que la production de zooplancton est principalement influencée par des facteurs internes tels que le recyclage interne élevé dans les lacs peu profonds qui soutient le phytoplancton et la boucle microbienne, conduisant à une plus grande production.

D'autre part, la production de zooplancton dans les lacs connectés était principalement déterminée par la concentration de l'azote total et la conductivité. L'azote est l'un des éléments nutritifs clés dans les systèmes aquatiques agissant comme facteur limitant pour la production primaire de phytoplancton (Wetzel 2001; Rabalais 2002). Ce phénomène est encore plus vrai dans l'Arctique où la plupart des lacs sont oligotrophes en raison de faibles apports en nutriments (Rautio *et al.* 2011; Jeppesen *et al.* 2021). Le résultat de l'analyse a montré à nouveau très peu d'impact des nutriments sur la production de zooplancton, l'azote total et la conductivité n'expliquant que 26% de la variabilité. Cela confirme une fois de plus que dans les lacs oligotrophes de l'île Victoria, c'est la production écologique nette et le recyclage interne élevé qui entraînent la production (Ayala Borda *et al.* Unpublished work).

En addition, notre étude indique que la composition des espèces de crustacés diffère entre les lacs d'une même chaîne de lacs en fonction de la connectivité hydrologique, des caractéristiques du bassin versant et des facteurs environnementaux. Dans le bassin versant du lac Greiner, quatre chaînes de lacs différentes ont été comparées. Bien que les lacs d'une même chaîne de lacs ne partagent pas les mêmes caractéristiques environnementales, ayant des superficies, des profondeurs et des bassins versants différents, ils avaient tous une composition en espèces similaire. En effet, les sites reliés les uns aux autres par des rivières ou des ruisseaux étaient similaires au niveau de la structure des communautés, comme le montre l'ordination visuelle nMDS (**Figure 8**). Dans une chaîne de lacs connectés, la dispersion est facilitée car le zooplancton peut dériver des lacs d'amont vers les lacs d'aval et coloniser de nouveaux habitats (Michels *et al.* 2001; Urban *et al.* 2008).

Notre étude met également en évidence le fait que la connectivité agit à deux niveaux : l'isolement complet et la connexion fréquente ou continue. Les lacs isolés avaient des communautés de zooplancton diverses et riches principalement composées de zooplancton de grande taille tels que *Daphnia middendorffiana*, *Polyphemus pediculus* et *Eurycerus lamellatus*. Au contraire, les lacs connectés étaient caractérisés par des communautés à forte abondance de zooplancton mais principalement composées de petits rotifères. Nos résultats sont conformes à notre hypothèse et à d'autres études, indiquant que la connectivité hydrologique est une variable importante dans la structuration des communautés de zooplancton (Reid *et al.* 2012; Mallick et Chakraborty 2015; Gozdziejewska *et al.* 2016).

En somme, cette étude fournit des données de base importantes sur les communautés de zooplancton habitant les lacs connectés et isolés du Haut-Arctique, qui serviront dans les études futures pour comprendre l'effet des changements climatiques actuels. Notre étude souligne également l'importance de considérer les lacs isolés et la connectivité hydrologique lors de la caractérisation des communautés zooplanctoniques des lacs arctiques. La productivité et la biomasse élevée du zooplancton dans les lacs isolés montrent que ces systèmes sont des points chauds de biodiversité d'invertébrés qui jouent potentiellement un rôle important dans les bassins versants de l'extrême-Arctique et qu'ils devraient être inclus pour mieux comprendre le réseau trophique aquatique à l'échelle du paysage.

## Bibliographie

Arp C, Jones B et Grosse G. 2013. Recent lake ice-out phenology within and among lak districts of Alaska, U.S.A. *Limnology and Oceanography*, 58 : 2013-2028.

Ayala Borda P, Bogard MJ, Grosbois G, Lovejoy C, Power M et Rautio M. Unpublished work. Arctic lakes act as potential CO<sub>2</sub> sinks on Victoria Island, Nunavut.

Beaver JR, Arp CD, Tausz CE, Jones BM, Whitman MS, Renicker TR, Samples EE, Ordosch DM et Scotese KC. 2019. Potential shifts in zooplankton community structure in response to changing ice regimes and hydrologic connectivity. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 51 : 327-345.

Begin PN, Lebedeva L, Tashyreva D, Velazquez D et Blaen PJ. 2017. Future priorities for Arctic freshwater science from the perspective of early-career researchers. *Arctic Science*, 3 : 661-671.

Boeing WJ, Ramcharan CW et Riessen HP. 2006. Clonal variation in depth distribution of *Daphnia pulex* in response to predator kairomones. *Archiv fur Hydrobiologie*, 166 : 241-260.

Bottrell HH, Duncan A, Gliwicz ZM, Grygierek E, Herzig A, Hillbriht-Illokowska A, Kurasawa H, Larsson P et Weglenska T. 1976. A review of some problems in zooplankton production studies. *Norwegian Journal of Zoology*, 24 : 419-456.

Bowling LC, Kane DL, Gieck RE, Hinzman LD et Lettenmaier DP. 2003. The role of surface storage in a low-gradient Arctic watershed. *Water Resources Research*, 39 : 1-13.

Brendonck L, Rogers DC, Olesen J, Weeks S et Hoeh WR. 2008. Global diversity of large branchiopods (Crustacea: Branchiopoda) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595 : 167-176.

Brooks JL et Dodson SI. 1965. Predation, body size, and composition of plankton. *Science*, 150 : 28-35.

Buij R, Melman TCP, Loonen MJJE et Fox AD. 2017. Balancing ecosystem function, services and disservices resulting from expanding goose populations. *Ambio*, 46 : S301-S318.

Canada Gd. 2015. Centres des sciences de l'environnement de l'Ontario. <https://www.canada.ca/fr/environnement-changement-climatique/services/sciences-technologies/centres/ontario.html#nwri>

Canada Go. 2019 (mis à jour le 2019/08/05). Daily discharge data for freshwater creek near Cambridge Bay, Nunavut. Consulté le November 15, 2019, [https://wateroffice.ec.gc.ca/report/historical\\_e.html?stn=10TF001&dataType=Daily&parameterType=Flow&year=2016&mode=Table&y1Max=1&y1Min=1](https://wateroffice.ec.gc.ca/report/historical_e.html?stn=10TF001&dataType=Daily&parameterType=Flow&year=2016&mode=Table&y1Max=1&y1Min=1)

Canada NR. 2017. High resolution digital elevation model (HRDEM) - CanElevation Series Consulté le April, 6th, <https://open.canada.ca/data/en/dataset/957782bf-847c-4644-a757-e383c0057995>

Cañedo-Argüelles M, Sgarzi S, Arranz I, Quintana XD, Ersoy Z, Landkildehus F, Lauridsen TL, Jeppesen E et Brucet S. 2017. Role of predation in biological communities in naturally eutrophic sub-Arctic Lake Mývatn, Iceland. *Hydrobiologia*, 790 : 213-223.

Canfield TJ et Jones JR. 1996. Zooplankton abundance, biomass, and size-distribution in selected midwestern waterbodies and relation with trophic state. *Journal of Freshwater Ecology*, 11 : 171-181.

Cazzanelli M, Forsstrom L, Rautio M, Michelsen A et Christoffersen KS. 2012. Benthic resources are the key to *Daphnia middendorffiana* survival in a high arctic pond. *Freshwater Biology*, 57 : 541-551.

Clarke KR, Tweedley JR et Valesini FJ. 2014. Simple shade plots aid better long-term choices of data pre-treatment in multivariate assemblage studies. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 94 : 1-16.

Conley JM, Schorr MS, Hanson ML, Symes SJ et Richards SM. 2009. Is ambient chitobiase activity a monitoring tool for impacts on secondary production in lotic systems? *Canadian Journal of Fisheries & Aquatic Sciences*, 66 : 1274-1281.

Conover RJ et Siferd TD. 1993. Dark-season survival strategies of coastal zone zooplankton in the Canadian Arctic. *Arctic*, 46 : 303-311.

Covino T. 2017. Hydrologic connectivity as a framework for understanding biogeochemical flux through watersheds and along fluvial networks. *Geomorphology* : 133-144.

Culver DA, Boucherie MM, Bean DJ et Fletcher JW. 1985. Biomass of freshwater crustacean zooplankton from length-weight regressions. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 42 : 1380-1390.

Daase M, Berge J, Soreide JE et Falk-Peterson S. 2021. Ecology of arctic pelagic communities. Dans : Thomas DN éd. *Arctic Ecology*. John Wiley & Sons Ltd., Helsinki, p. 219-260.

Dahl-hansen GAP. 1995. Long-term changes in crustacean zooplankton-the effects of a mass removal of Arctic chan, *Salvelinus alpinus* (L.), from an oligotrophic lake. *Journal of Plankton Research*, 17 : 1819-1833.

Dodson SI. 1988. The ecological role of chemical stimuli for the zooplankton: predator-avoidance behavior in *Daphnia*. *Limnology and Oceanography* : 1431-1439.

Ersoy Z, Brucet S, Bartrons M et Mehner T. 2019. Short-term fish predation destroys resilience of zooplankton communities and prevents recovery of phytoplankton control by zooplankton grazing. *Plos One*, 14 : 1-15.

Fergus CE, Lapierre JF, Oliver SK, Skaff NK, Cheruvilil KS, Webster K, Scott C et Soranno P. 2017. The freshwater landscape: lake, wetland, and stream abundance and connectivity at macroscales. *Ecosphere*, 8 : 23.

Figuerola J et Green JA. 2002. Dispersal of aquatic organisms by waterbirds: A review of past research and priorities for future studies. *Freshwater Biology*, 47 : 483-494.

Frolova L, Nigmatullin N, Nazarova L et Kadirov A. The current state of zooplankton in remote cold lakes of the pechora delta (Russia). Dans : *International Multidisciplinary Scientific GeoConference Surveying Geology and Mining Ecology Management, SGEM*, 2018. p. 901-908.

Gluchowska M, Kwasniewski S, Prominska A, Olszewska A, Goszczko I, Falk-Petersen S, Hop H et Weslawski JM. 2016. Zooplankton in Svalbard fjords on the Atlantic-Arctic boundary. *Polar Biology*, 39 : 1785-1802.

Gozdziejewska A, Glinska-Lewczuk K, Obolewski K, Grzybowski M, Kujawa R, Lew S et Grabowska M. 2016. Effects of lateral connectivity on zooplankton community structure in floodplain lakes. *Hydrobiologia*, 774 : 7-21.

Green J. 1954. Size and reproduction in *Daphnia magna* (Crustacea : Cladocera). *Journal of Zoology*, 123 : 535-545.

Griffiths K, Michelutti N, Sugar M, Douglas MSV et Smol JP. 2017. Ice-cover is the principal driver of ecological change in High Arctic lakes and ponds. *Plos One*, 12 : 1-25.

GRIMP GdRiSIMP. 2019. Données et Produits. <https://grimp.ca/data/>

Grosbois G et Rautio M. 2018. Active and colorful life under lake ice. *Ecology*, 99 : 752-754.

Grosbois G, Mariash H, Schneider T et Rautio M. 2017. Under-ice availability of phytoplankton lipids is key to freshwater zooplankton winter survival. *Scientific Reports*, 7 : 11.

Grosse G, Jones B et Arp C. 2013. Thermokarst lakes, drainage, and drained basins. Dans : *Treatise on geomorphology*. Academic Press, p. 325-353.

Gürbüz P, Buyurgan Ö, Tekatli Ç et Altindag A. 2017. Species diversity and community structure of zooplankton in three different types of water body within the Sakarya River Basin, Turkey. *Turkish Journal of Zoology* : 848-859.

Havel JE et Shurin JB. 2004. Mechanisms, effects, and scales of dispersal in freshwater zooplankton. *Limnology and Oceanography*, 49 : 1229-1238.

Hayden B, Myllykangas J-P, Rolls RJ et Kahilainen KK. 2017. Climate and productivity shape fish and invertebrate community structure in subarctic lakes. *Freshwater Biology*, 62 : 990-1003.

Hebert PDN. 1995. *The Daphnia of North America: An illustrated fauna*. Department of Zoology, University of Guelph

Imbeau E, Vincent WF, Wauthy M, Cusson M et Rautio M. 2021. Hidden stores of organic matter in northern lake ice: selective retention of terrestrial particles, phytoplankton and labile carbon. *Journal of Geophysical Research-Biogeosciences*, 126 : 18.

Jeppesen E, Christoffersen K, Rautio M et Lauridsen T. 2021. Ecology of arctic lakes and ponds. Dans : Thomas DN éd. *Arctic Ecology*. John Wiley & Sons Ltd, Helsinki Finland, p. 159-180.

Jeppesen E, Lauridsen TL, Christoffersen KS, Landkildehus F, Geertz-Hansen P, Amsinck SL, Sondergaard M, Davidson TA et Riget F. 2017. The structuring role of fish in Greenland lakes: an overview based on contemporary and paleoecological studies of 87 lakes from the low and the high Arctic. *Hydrobiologia*, 800 : 99-113.

Johaneman TM, Arp CD, Whitman MS, Bondurant AC, Hamann HB et Kerwin MW. 2020. Classifying connectivity to guide aquatic habitat management in an arctic coastal plain watershed experiencing land use and climate change. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 52 : 476-490.

Johnson CR, O'Brien WJ et MacIntyre S. 2007. Vertical and temporal distribution of two copepod species, *Cyclops scutifer* and *Diatomus pribaifensis*, in 24 h arctic daylight. *Journal of Plankton Research*, 29 : 275-289.

Jones BM, Arp CD, Whitman MS, Nigro D, Nitze I, Beaver J, Gädeke A, Zuck C, Liljedahl A, Daanen R, Torvinen E, Fritz S et Grosse G. 2017. A lake-centric geospatial database to guide research and inform management decisions in an Arctic watershed in northern Alaska experiencing climate and land-use changes. *Ambio*, 46 : 769-786.

Kiorboe T. 2008. *A mechanistic approach to plankton ecology*. Princeton University Press, Princeton.

Knapp R, Matthews K et Sarnelle O. 2001. Resistance and resilience of alpine lake fauna to fish introductions. *Ecological Monographs*, 71 : 401-421.

Langeland A. 1982. Interactions between zooplankton and fish in a fertilized lake. *Ecography*, 5 : 273-310.

Larsen AS, O'Donnell JA, Schmidt JH, Kristenson HJ et Swanson DK. 2017. Physical and chemical characteristics of lakes across heterogeneous landscapes in arctic and subarctic Alaska. *Journal of Geophysical Research-Biogeosciences*, 122 : 989-1008.



- Laske SM, Rosenberger AE, Kane WJ, Wipfli MS et Zimmerman CE. 2017. Top-down control of invertebrates by Ninespine Stickleback in Arctic ponds. *Freshwater Science*, 36 : 124-137.
- Lawrence S, Malley D, Findlay W, MacIver M et Delbaere IL. 1987. Method for estimating dry weight of freshwater planktonic crustaceans from measures of length and shape. *Canadian Journal of Fisheries & Aquatic Sciences*, 44 : 264-274.
- Litchman E, Ohman MD et Kiorboe T. 2013. Trait-based approaches to zooplankton communities. *Journal of Plankton Research*, 35 : 473-484.
- Louette G et De Meester L. 2004. Rapid colonization of a newly created habitat by cladocerans and the initial build-up of a Daphnia-dominated community. *Hydrobiologia*, 513 : 245-249.
- MacArthur RH et Wilson EO. 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* : 373-387.
- Mallick PH et Chakraborty SK. 2015. Does intra-site connectivity influence the dynamics of zooplankton metacommunity in freshwater habitats? *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 15 : 15.
- Mariash HL, Devlin SP, Forsström L, Jones RI et Rautio M. 2014. Benthic mats offer a potential subsidy to pelagic consumers in tundra pond food webs. *Limnology and Oceanography*, 59 : 733-744.
- McCauley E. 1984. The estimation of the abundance and biomass of zooplankton in samples. Dans : Downing J et Rigler F éds. *A Manual on Methods for the Assessment of Secondary Productivity in Fresh Waters*. Blackwell Scientific Publications, p. 228-266.
- McGovern M, Pavlov AK, Deininger A, Granskog MA, Leu E, Soreide JE et Poste AE. 2020. Terrestrial Inputs Drive Seasonality in Organic Matter and Nutrient Biogeochemistry in a High Arctic. *Frontiers in Marine Science*, 7 : 15.
- Michels E, Cottenie K, Neys L, De Gelas K, Coppin P et De Meester L. 2001. Geographical and genetic distances among zooplankton populations in a set of interconnected ponds: a plea for using GIS modelling of the effective geographical distance. *Molecular Ecology* : 1929-1938.
- Muster S, Roth K, Langer M, Lange S, Cresto Aleina F, Bartsch A, Morgenstern A, Grosse G, Jones B, Sannel ABK, Sjöberg Y, Günther F, Andresen C, Veremeeva A, Lindgren PR, Bouchard F, Lara MJ, Fortier D, Charbonneau S, Virtanen TA, Hugelius G, Palmtag J, Siewert MB, Riley WJ, Koven CD et Boike J. 2017. PeRL: a circum-Arctic permafrost region pond and lake database. *Earth System Science Data* : 317-348.
- Nigmatullin N et Frolova L. 2019. Zooplankton community structure and environmental conditions of tundra lakes in the Pechora river delta (Northern Russia). *International Multidisciplinary*

Scientific GeoConference Surveying Geology and Mining Ecology Management, SGEM, 19 : 817-824.

O'Reilly M, Sharma S, Gray D, Hampton S, Read J, Rowley R, Schneider P, Lenters J, McIntyre P et Kraemer B. 2015. Rapid and highly variable warming of lake surface waters around the globe. *Geophysical Research Letters*, 42 : 10773-10781.

Paukert CP et Willis DW. 2003. Aquatic invertebrate assemblages in shallow prairie lakes: Fish and environmental influences. *Journal of Freshwater Ecology*, 18 : 523-536.

Plourde J, Gauthier D et Fortin A. 2008. Identification des cyclopoïdes et des calanoïdes du lac Saint-Jean à partir de l'échantillonnage effectué en 2006 et 2007. Université du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi, 30 p.

Ponomarenko S, McLennan D, Pouliot D et Wagner J. 2019. High resolution mapping of tundra ecosystems on Victoria Island, Nunavut - Application of a standardized terrestrial ecosystem classification. *Canadian Journal of Remote Sensing*, 45 : 551-571.

Pringle C. 2003. What is hydrologic connectivity and why is it ecologically important? . *Hydrological Processes*, 17 : 2685-2689.

Prowse TD, Beltaos S, Gardner JT, Gibson JJ, Granger RJ, Leconte R, Peters DL, Pietroniro A, Romolo LA et Toth B. 2006. Climate change, flow regulation and land-use effects on the hydrology of the peace-athabasca-slave system; findings from the northern rivers ecosystem initiative. *Environmental Monitoring and Assessment*, 113 : 167-197.

Przytulska A, Bartosiewicz M et Vincent WF. 2017. Increased risk of cyanobacterial blooms in northern high-latitude lakes through climate warming and phosphorus enrichment. *Freshwater Biology*, 62 : 1986-1996.

Raatikainen M et Kuusisto E. 1990. Suomen järvien lukumäärä ja pinta-ala (The number and surface area of the lakes in Finland). *Terra* : 97-110.

Rabalais NN. 2002. Nitrogen in aquatic ecosystems. *Ambio*, 31 : 102-112.

Rautio M. 2001a. Zooplankton assemblages related to environmental characteristics in treeline ponds in finnish lapland. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 33 : 289-298.

Rautio M. 2001b. Ecology of zooplankton in subarctic ponds, with a focus on responses to ultraviolet radiation. University of Helsinki, Helsinki, 92 p.

Rautio M et Vincent WF. 2006. Benthic and pelagic food resources for zooplankton in shallow high-latitude lakes and ponds. *Freshwater Biology*, 51 : 1038-1052.

- Rautio M, Bayly I, Gibson J et Nyman M. 2008. Zooplankton and zoobenthos in high-latitude water-bodies. Dans : Vincent WF et Laybourn-Parry J éd. Polar Lakes and Rivers : Limnology of Arctic and Antarctic aquatic ecosystems. Oxford University Press, p. 231-247.
- Rautio M, Lapeyre J, Ayala Borda P et Blackburn-Desbiens P. 2020. Surface waters and their hydrological connectivity in coastal Greiner Lake watershed, Victoria Island, Nunavut, Arctic Canada. Arctic Change Conference 2020, Online.
- Rautio M, Dufresne F, Laurion I, Bonilla S, Vincent WF et Christoffersen KS. 2011. Shallow freshwater ecosystems of the circumpolar Arctic. *Écoscience*, 18 : 204-222.
- Reid J. 2015. Chapter 16 : Phylum Arthropoda. Dans : Thorp J et Rogers DC éd. Ecology and General Biology : Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates. Elsevier, Boston, p. 524-574.
- Reid MA, DeLong MD et Thoms MC. 2012. The influence of hydrological connectivity on food web structure in floodplain lakes. *River Research and Applications*, 28 : 827-844.
- Sami K, Mohsen B, Afef K et Fouad Z. 2013. Hydrological modeling using GIS for mapping flood zones and degree flood risk in Zeuss-Koutine Basin (South of Tunisia). *Journal of Environmental Protection*, 4 : 1409-1422.
- Sastri AR, Juneau P et Beisner BE. 2013. Evaluation of chitobiase-based estimates of biomass and production rates for developing freshwater crustacean zooplankton communities. *Journal of Plankton Research*, 35 : 407-420.
- Schartau AK, Mariash HL, Christoffersen KS, Bogan D, Dubovskaya OP, Fefilova EB, Hayden B, Ingvason HR, Ivanova EA, Kononova ON, Kravchuk ES, Lento J, Majaneva M, Novichkova AA, Rautio M, Ruhland KM, Shaftel R, Smol JP, Vrede T et Kahilainen KK. 2021. First circumpolar assessment of Arctic freshwater phytoplankton and zooplankton diversity: Spatial patterns and environmental factors. *Freshwater Biology* : 1-18.
- Schneider T, Grosbois G, Vincent WF et Rautio M. 2016. Carotenoid accumulation in copepods is related to lipid metabolism and reproduction rather than to UV-protection. *Limnology and Oceanography*, 61 : 1201-1213.
- Schneider T, Grosbois G, Vincent WF et Rautio M. 2017. Saving for the future: Pre-winter uptake of algal lipids supports copepod egg production in spring. *Freshwater Biology*, 62 : 1063-1072.
- Shuter BJ et Ing KK. 1997. Factors affecting the production of zooplankton in lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54 : 359-377.
- Skoglund S, Knudsen R et Amundsen PA. 2013. Selective predation on zooplankton by pelagic Arctic char, *Salvelinus alpinus*, in six subarctic lakes. *Journal of Ichthyology*, 53 : 849-855.

Smith LC, Sheng YW et MacDonald GM. 2007. A first pan-Arctic assessment of the influence of glaciation, permafrost, topography and peatlands on northern hemisphere lake distribution. *Permafrost and Periglacial Processes*, 18 : 201-208.

Smith TM, Smith RL et Waters I. 2012. *Elements of ecology*. Pearson Canada Inc. , New Jersey, 645 p.

Smol JP et Douglas MSV. 2007. Crossing the final ecological threshold in high Arctic ponds. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104 : 12395-12397.

Soininen J, McDonald R et Hillebrand H. 2007. The distance decay similarity in ecological communities. *Ecography* : 3-12.

Spoljar M, Tomljanovic T, Drazina T, Lajtner J, Stulec H, Matulic D et Fressl J. 2016. Zooplankton structure in two interconnected ponds : similarities and differences. *Croatian Journal of Fisheries*, 74 : 6-13.

Stemberger R. 1979. *A guide to rotifers of the Laurentian Great lakes*. Environmental Monitoring and Support Laboratory, Michigan, 200 p.

Urban MC, Leibold MA, Amarasekare P, De Meester L, Gomulkiewicz R, Hochberg ME, Klausmeier CA, Loeuille N, de Mazancourt C, Norberg J, Pantel JH, Strauss SY, Vellend M et Wade MJ. 2008. The evolutionary ecology of metacommunities. *Trends in Ecology & Evolution*, 23 : 311-317.

Vasconcelos FR, Diehl S, Rodriguez P, Hedstrom P, Karlsson J et Bystrom P. 2019. Bottom-up and top-down effects of browning and warming on shallow lake food webs. *Global Change Biology*, 25 : 504-521.

Vincent W, Hobbie J et Laybourn-Parry J. 2009. Introduction to the limnology of high-latitude lake and river ecosystems. Dans : Laybourn-Parry WFV éd. *Polar Lakes and Rivers: Limnology of Arctic and Antarctic Aquatic Ecosystems*. Oxford University Press, New York, p. 1-23.

Vucic JM, Gray DK, Cohen RS, Syed M, Murdoch AD et Sharma S. 2020. Changes in water quality related to permafrost thaw may significantly impact zooplankton in small Arctic lakes. *Ecological Applications*, 30 : 14.

Wauthy M et Rautio M. 2020. Permafrost thaw stimulates primary producers but has a moderate effect on primary consumers in subarctic ponds. *Ecosphere*, 11 : 1-16.

Wauthy M, Rautio M, Christoffersen KS, Forsström L, Laurion I, Mariash HL, Peura S et Vincent WF. 2018. Increasing dominance of terrigenous organic matter in circumpolar freshwaters due to permafrost thaw. *Limnology and Oceanography Letters*, 3 : 186-198.

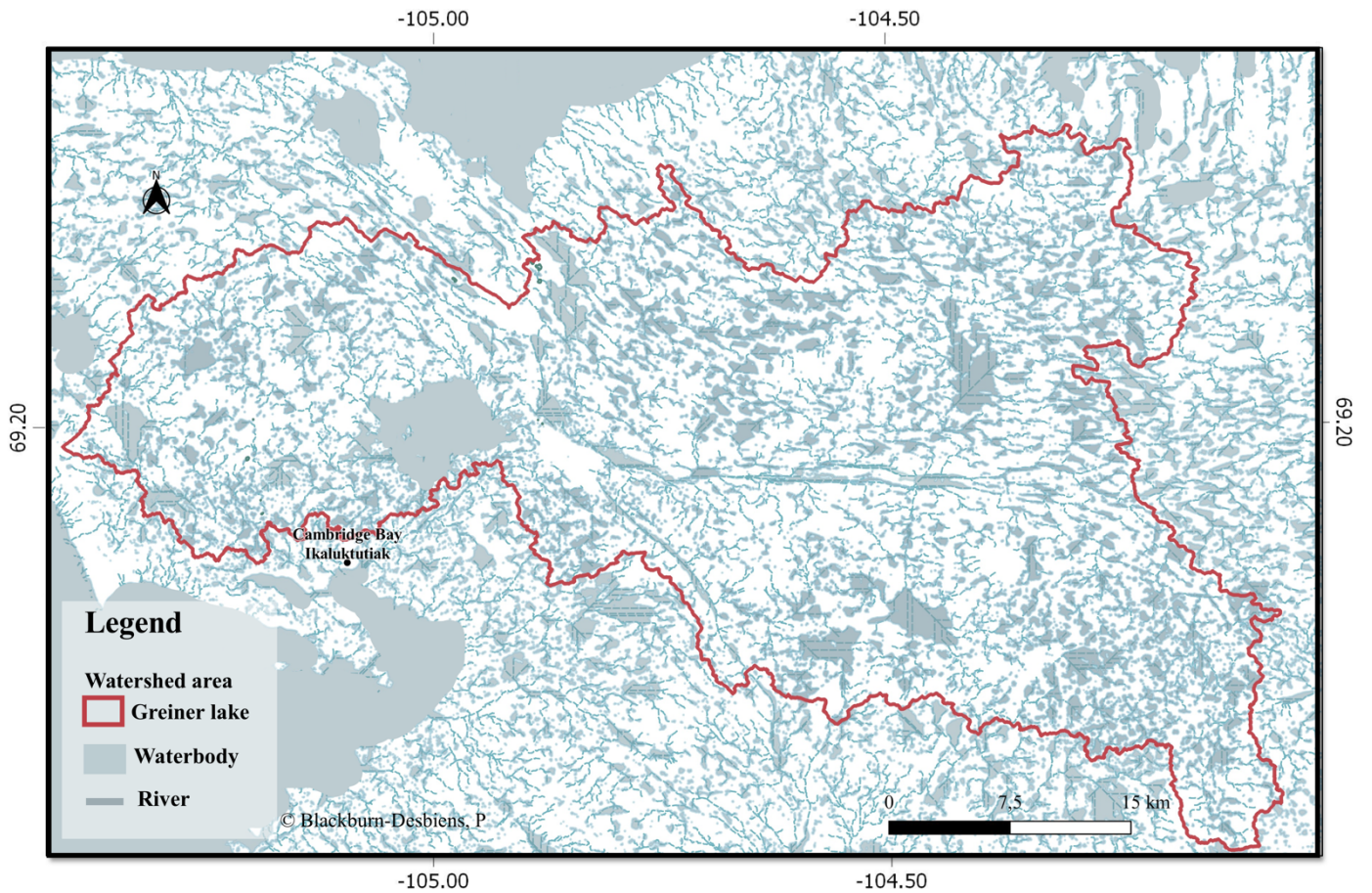
Wetzel RC. 2001. *Limnology : Lake and river ecosystems*. Academic Press, California, 1006 p.

White J, Hall RI, Wolfe BB, Light EM, Macrae ML et Fishback L. 2014. Hydrological connectivity and basin morphometry influence seasonal water-chemistry variations in tundra ponds of the Northwestern Hudson Bay Lowlands. *Arctic Antarctic and Alpine Research*, 46 : 218-235.

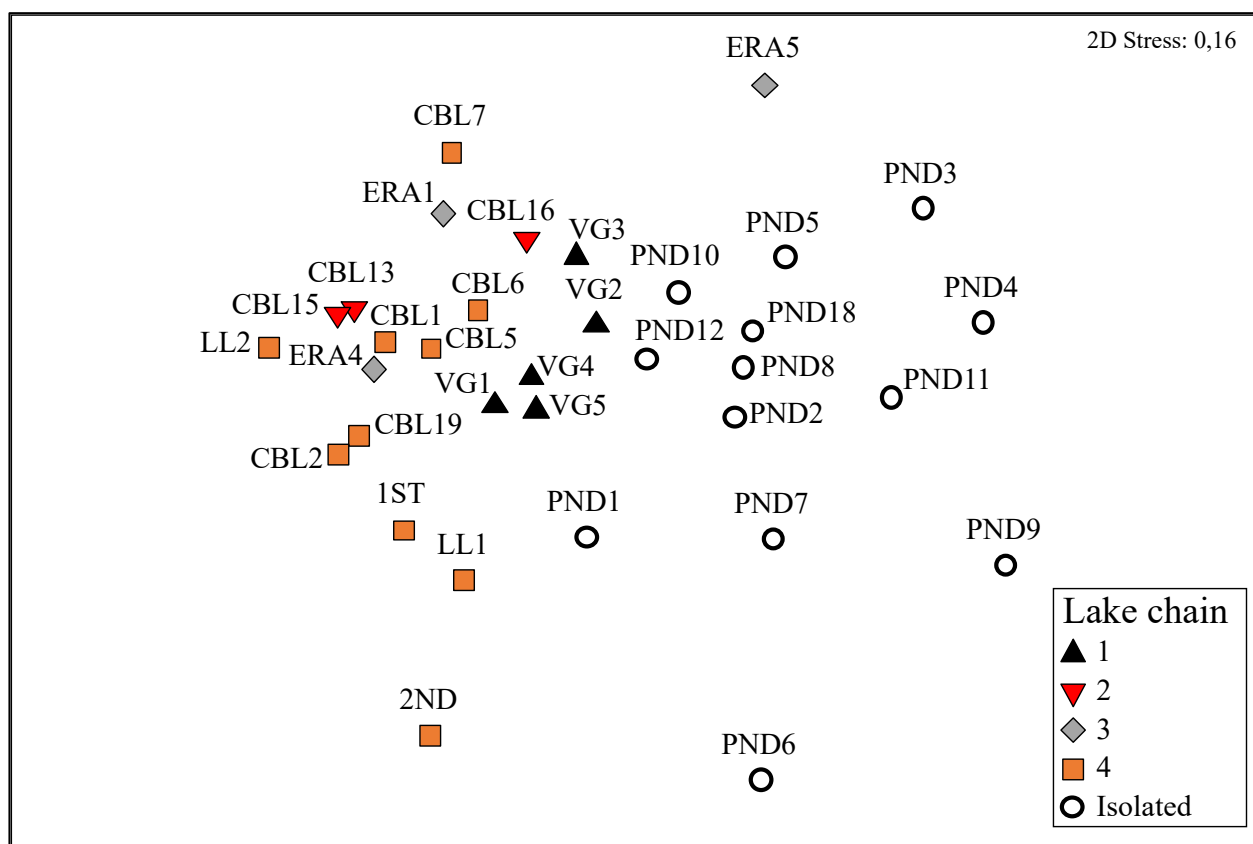
Witty L. 2004. Practical guide to identifying freshwater crustacean zooplankton. Cooperative Greshwater Ecology Unit, Sudbury, 60 p.

Wrona FJ, Johansson M, Culp JM, Jenkins A, Mård J, Myers-Smith IH, Prowse TD, Vincent WF et Wookey PA. 2016. Transitions in Arctic ecosystems: Ecological implications of a changing hydrological regime. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 121 : 650-674.

## ANNEXES

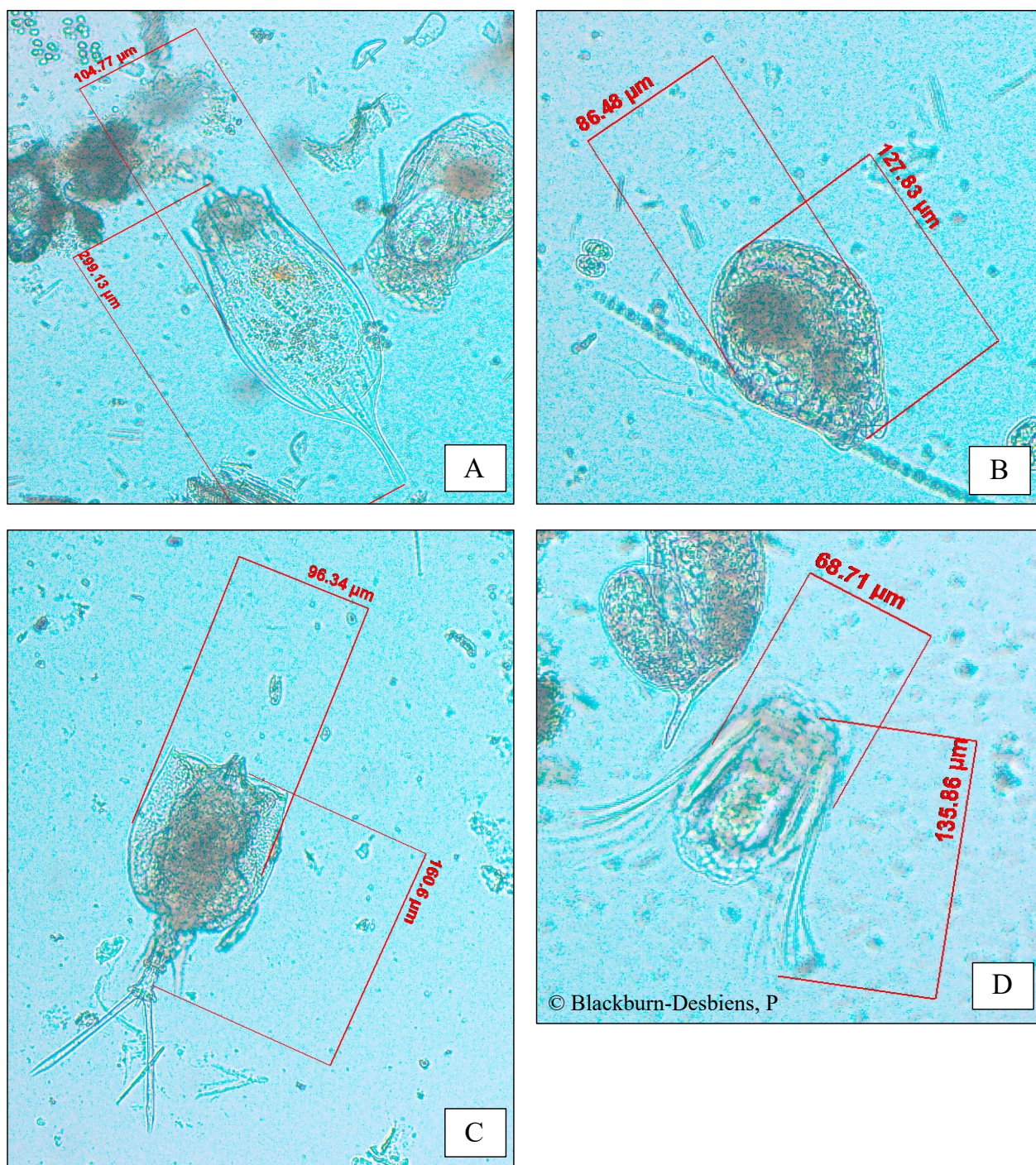


**Fig A.1.** Map of the sampled Greiner Lake watershed located on Southern Victoria Island. The Greiner Lake watershed has an aerial extent of 1580 km<sup>2</sup> and contains more than 6300 waterbodies.



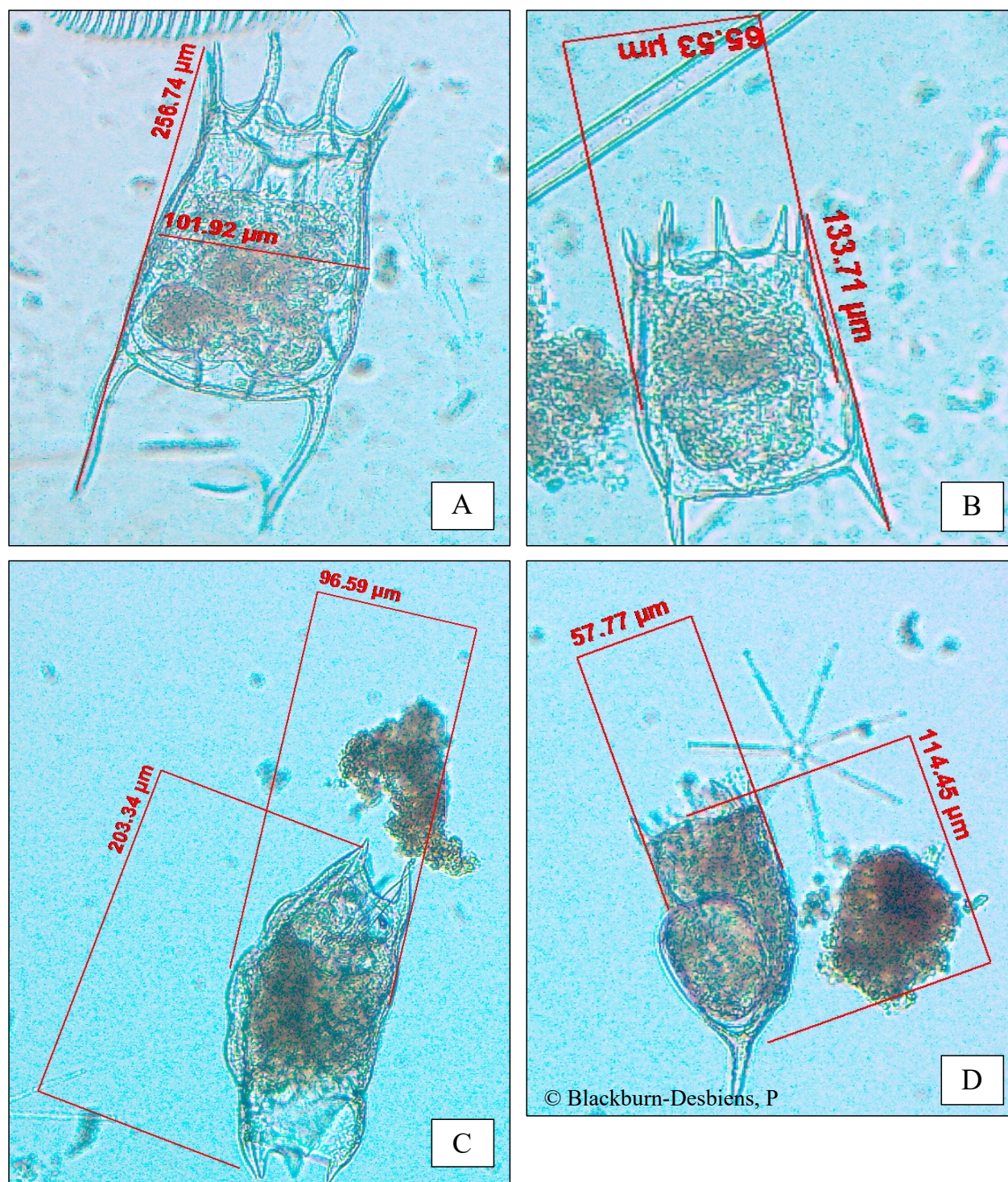
**Fig A.2.** Non-metric multidimensional scaling (nMDS) of zooplankton community structure (based on log transformed biomass and Bray Curtis resemblance matrix) between connected lakes from different lakes (black, red, grey and orange symbols) in the four lake chains and isolated waterbodies (empty symbols) on the Greiner Lake watershed. Lake chain and site locations are shown in Fig. 6.





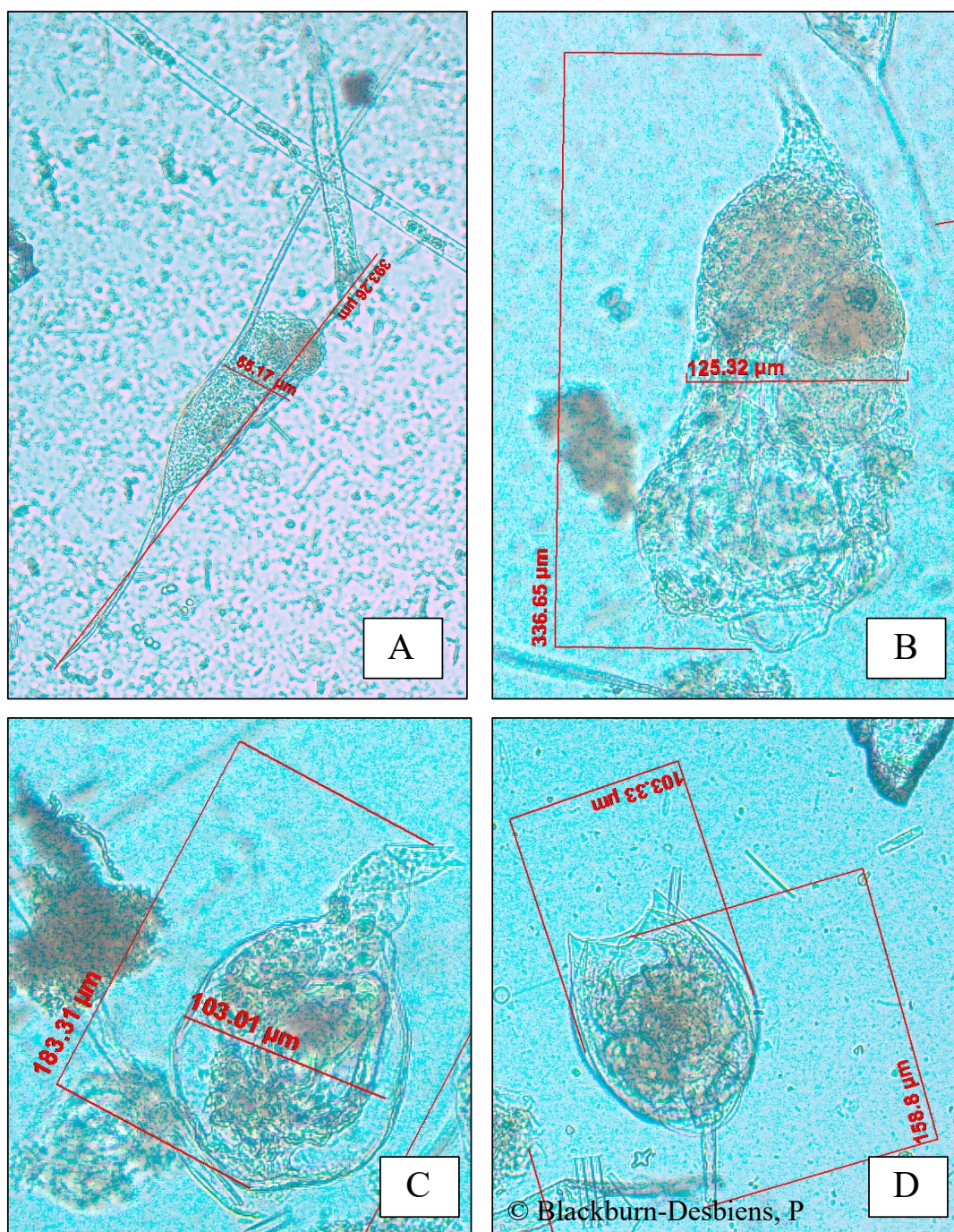
**Fig A.3.** Photomicrographie d'espèces de rotifères : A) *Notholca acuminata* dans formaldéhyde 4% (100X); B) *Ascomorpha saltans* dans formaldéhyde 4% (100X); C) *Trichotria tetractis* dans formaldéhyde 4% (100X); D) *Polyarthra remata* dans formaldéhyde 4% (100X).





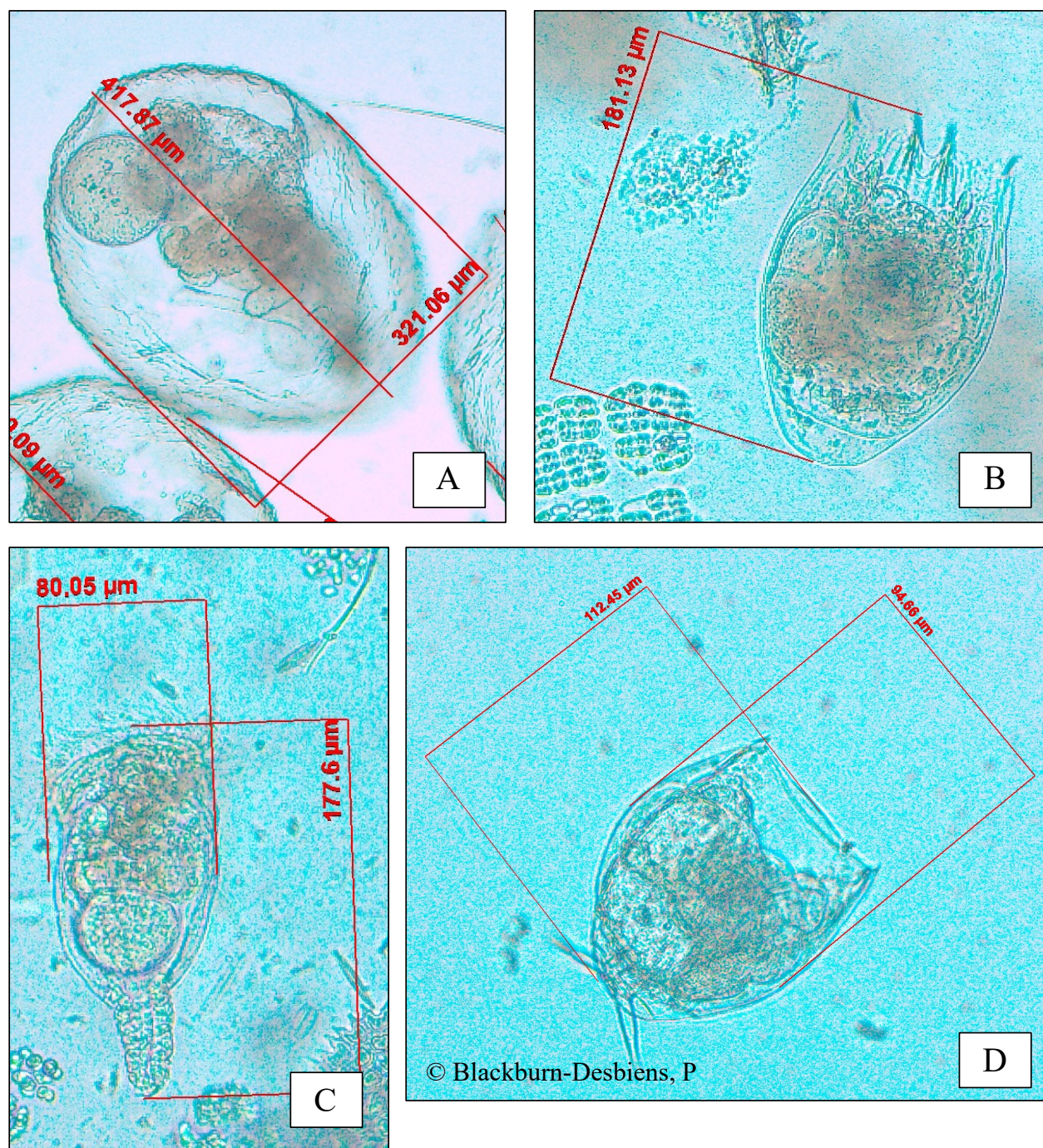
**Fig A.4.** Photomicrographie d'espèces de rotifères : A) *Keratella quadrata* dans formaldéhyde 4% (100X); B) *Keratella testudo* dans formaldéhyde 4% (100X); C) *Mytilina ventralis* dans formaldéhyde 4% (100X); D) *Keratella cochlearis* dans formaldéhyde 4% (100X).





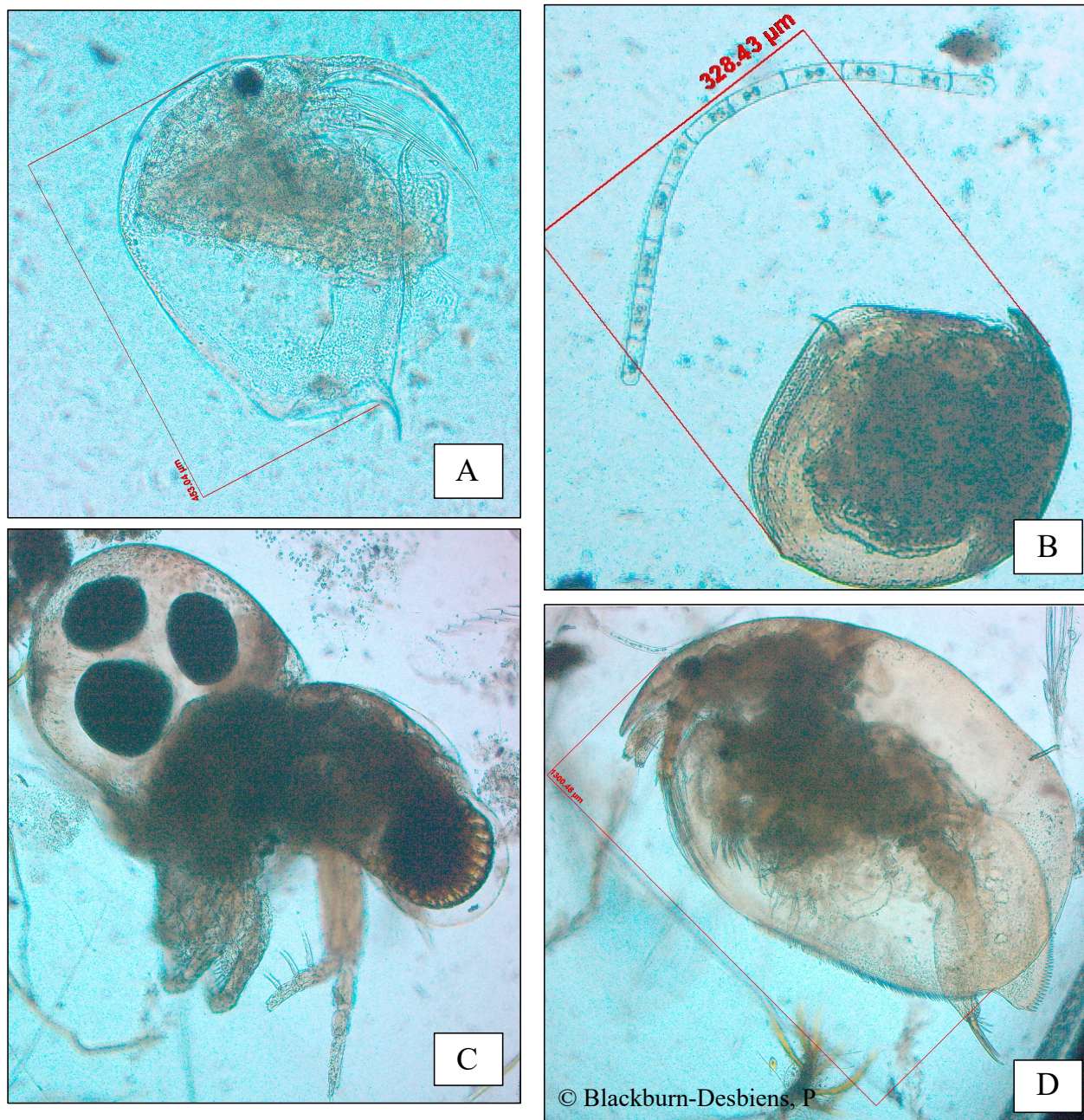
**Fig A.5.** Photomicrographie d'espèces de rotifères : A) *Kellicotia longispina* dans formaldéhyde 4% (100X); B) *Synchaeta* sp. dans formaldéhyde 4% (100X); C) *Ploesoma* sp. dans formaldéhyde 4% (100X); D) *Monostyla stenroosi* dans formaldéhyde 4% (100X).





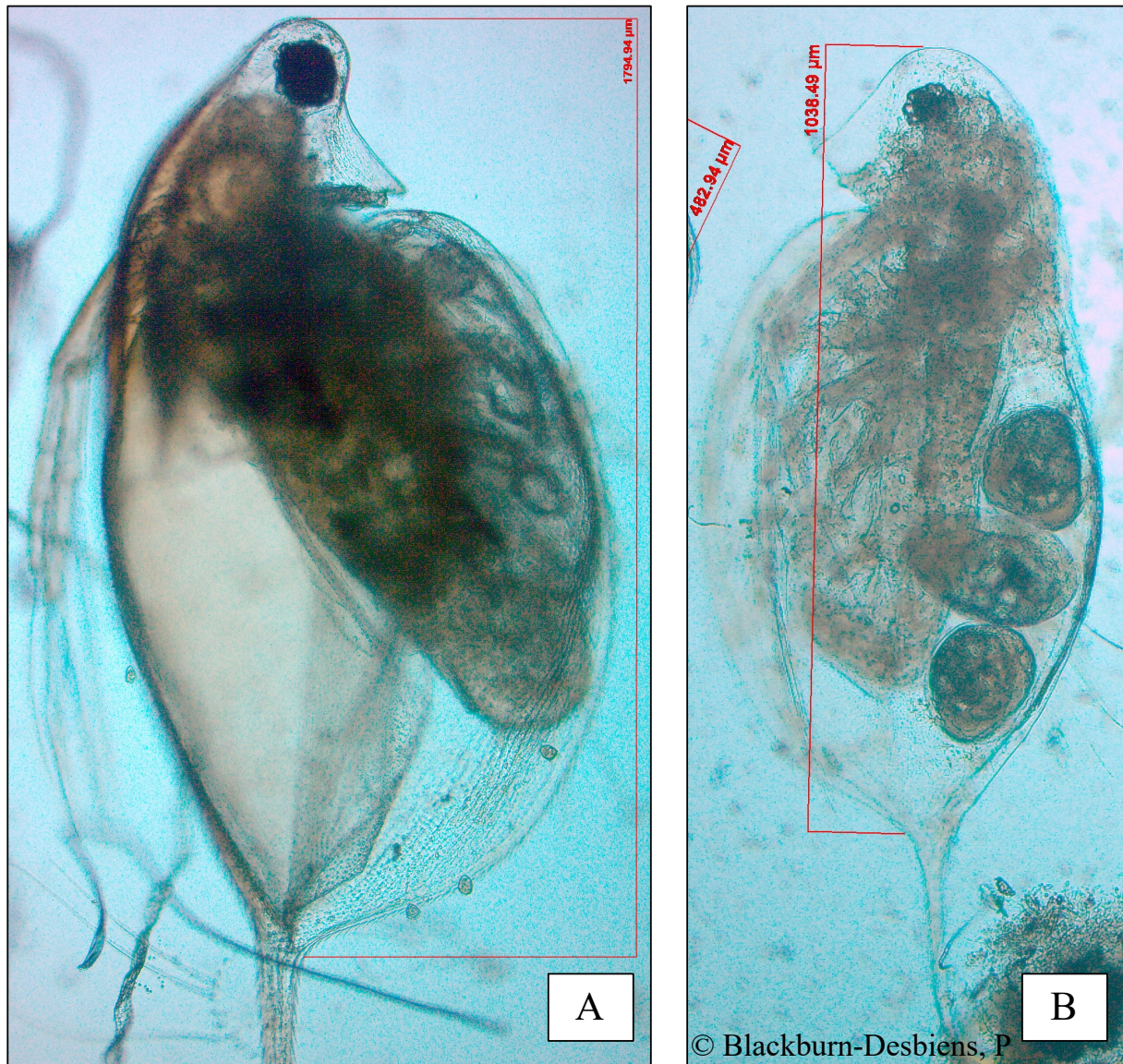
**Fig A.6.** Photomicrographie d'espèces de rotifères : A) *Asplanchna* sp. dans formaldéhyde 4% (100X); B) *Notholca squamula* dans formaldéhyde 4% (100X); C) *Conochilus unicornis* dans formaldéhyde 4% (100X); D) *Lecane luna* dans formaldéhyde 4% (100X).





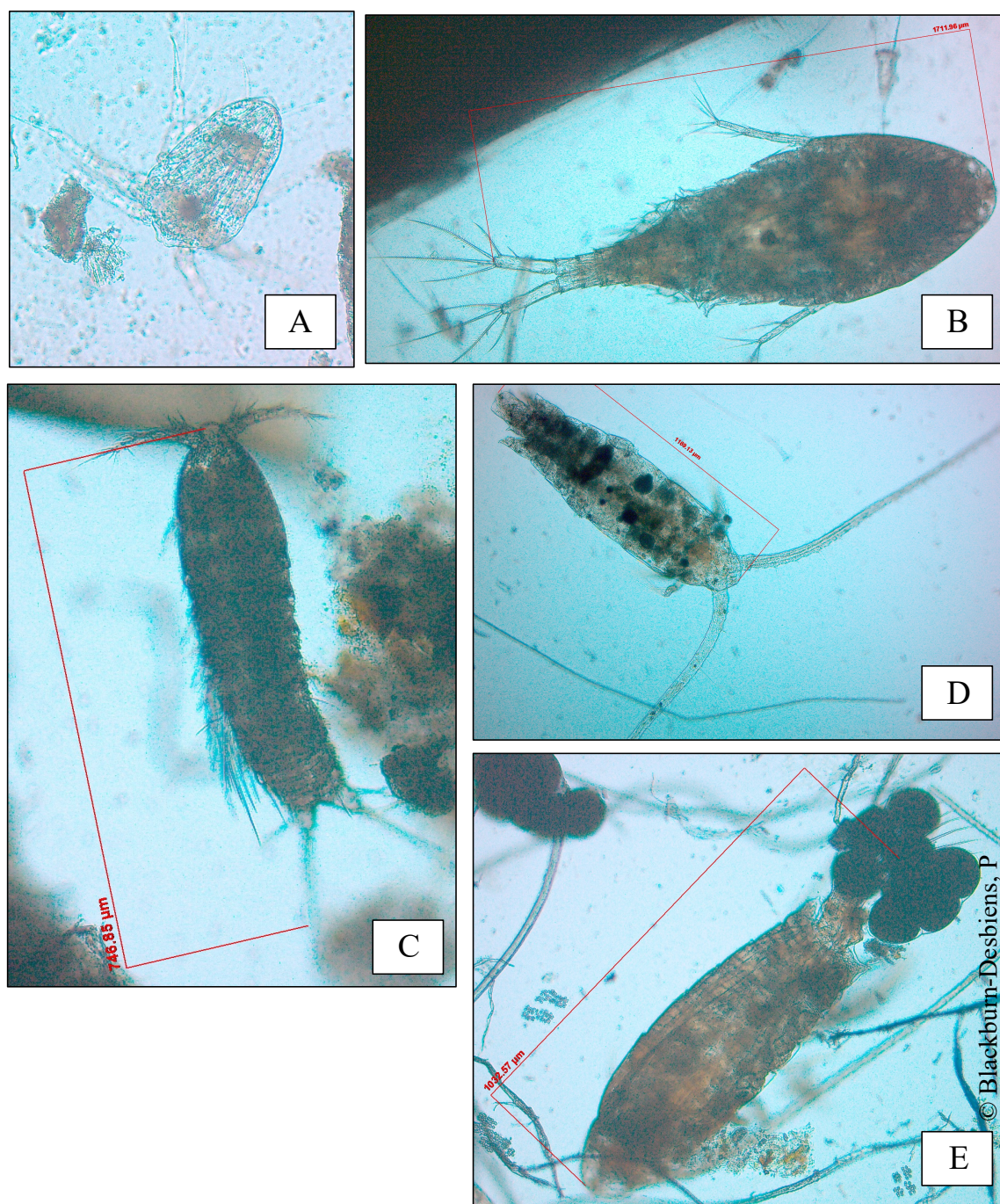
**Fig A.7.** Photomicrographie d'espèces de cladocères : A) *Bosmina* sp. dans formaldéhyde 4% (100X); B) *Chydorus sphaericus* dans formaldéhyde 4% (100X); C) *Polyphemus pediculus* dans formaldéhyde 4% (50X); D) *Eurycercus lamellatus* dans formaldéhyde 4% (50X).





**Fig A.8.** Photomicrographie d'espèces de cladocères : A) *Daphnia middendorffiana* dans formaldéhyde 4% (50X); B) *Daphnia longimeris* dans formaldéhyde 4% (50X).





**Fig A.9.** Photomicrographie d'espèces de copépodes A) Nauplii dans formaldéhyde 4% (100X);  
 B) *Cyclops scutifer* (cyclopoïde) dans formaldéhyde 4% (50X); C) Harpacticoida sp. dans  
 formaldéhyde 4% (100X); D) *Leptodiaptomus minutus* (calanoïde) dans formaldéhyde 4% (50X);  
 E) *Leptodiaptomus sicilis* femelle avec œufs (calanoïde) dans formaldéhyde 4% (50X).