

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

LA PRÉSENCE DES MACROPHYTES PEUT-ELLE INFLUENCER LE
BUDGET DE CARBONE DES LACS BORÉAUX?

MÉMOIRE
PRÉSENTÉ
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAITRISE EN BIOLOGIE

PAR
KARELLE DESROSIERS

JANVIER 2019

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.07-2011). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

REMERCIEMENTS

La réalisation de cette maîtrise n'aurait pas été possible sans l'aide précieuse de Tonya DelSontro, qui m'a supporté scientifiquement mais aussi moralement du début, et même avant, jusqu'à la fin, et même après. J'aimerais également remercier Paul del Giorgio, pour son soutien inconditionnel tous au long de mon parcours académique, à travers les difficultés, la maladie, mais aussi les réussites et les bon coups. Merci encore à Paul de m'avoir permis d'intégrer un groupe de recherche exceptionnel, de participer à plusieurs rendez-vous scientifiques qui sont sans aucun doute des expériences précieuses, mais surtout de m'avoir épaulé et d'avoir cru en moi tout au long de mon parcours. J'aimerais remercier spécialement Alexandre Ducharme et Marie Gérardin, qui ont vu tous mes hauts et mes bas au long des trois dernières années et qui ont su me faire garder la tête haute.

Merci à mes collègues, anciens ou présents, qui ont fait du lieu de travail un lieu d'amitié, de soutien, de café, de cinéma et de beaucoup de bière : Clara Ruiz González, Juan Pablo Niño Garcia, Matt Bogard, Erin Hotchkiss, Richard Vogt, Jorge Negrin Dastis, Patricia Pernica, Shoji Thottathil, Cynthia Soued, Tristy Vick-Majors, Sophie Crèvecoeur, Paula Reis, Ryan Hutchins, Joan Pere Casa Ruiz, Max Lau, JiHyeon Kim, Martin Demers, et beaucoup d'autres qui rempliraient sûrement toute la page. Merci spécialement à Alice Parkes, Annick St-Pierre, et Serge Paquet pour être si souvent la colonne vertébrale soutenant tout ce beau monde dans leur aventure scientifique. Merci à Carla Mahé, Sébastien Dugas, Sophie Crèvecoeur, Alexandre Ducharme et Martin Demers pour leur contribution inestimable à la campagne d'échantillonnage derrière ce projet.

Merci également à ces professeurs et chargés de cours qui m'ont inspiré, de par leur passion et leur incroyable talent de pédagogue, à poursuivre des études supérieures : Serge Beaudoin, Yves Prairie, Daniel Rivest, Olivier Aubry, Claire Bénéard et Maikel Rosabal.

J'aimerais également remercier, pour leur soutien financier qui a rendu ma maîtrise possible : la Fondation De Sève et sa bourse pour la Faculté des Sciences, Hydro Québec et sa bourse d'excellence, les bourses ECOLAC, financées par le programme FONCER du CRSNG, ainsi que mon directeur, Paul del Giorgio.

DÉDICACE

To all the survivors of the
« Microsoft Word quit unexpectedly »
and
« JMP Alert : This is an error message »

AVANT-PROPOS

Ce mémoire sur l'impact des habitats de macrophytes sur le budget de carbone (C) d'un lac boréal est divisé en trois sections : un premier chapitre sous forme de revue de littérature, un second chapitre sous forme d'article scientifique, et une conclusion. Le premier chapitre fait la synthèse des connaissances actuelles m'ayant mené à me pencher sur l'intérêt des habitats de macrophytes pour les budgets globaux de C, et plus spécifiquement, sur leur effet sur la dynamique lacustre du méthane. Ce chapitre présente la problématique, les objectifs généraux de l'étude, ainsi que les hypothèses générales du projet. Le second chapitre représente le corps du projet de recherche et est présenté sous forme d'article scientifique, en anglais, dans le but d'être publié dans une revue scientifique évaluée par les pairs. La conclusion permet de faire le rappel des conclusions tirées dans le cadre de l'étude, et de les mettre en perspective dans le contexte actuel des connaissances mais aussi de la situation contemporaine des changements globaux et des actions pour y faire face.

TABLES DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS.....	vi
LISTE DES FIGURES	ix
LISTE DES TABLEAUX	xi
LISTE DES ABRÉVIATIONS	xii
RÉSUMÉ.....	xiv
ABSTRACT	xv
INTRODUCTION	1
CHAPITRE I Macrophytes et gaz à effet de serre : État des connaissances.....	3
1.1 Contexte.....	3
1.2 Éléments marquants.....	5
1.3 Changements globaux, budget globaux.....	7
1.4 Le méthane	7
1.4.1 Propriétés moléculaires et rétention de la chaleur	7
1.4.2 Forte hausse depuis l'industrialisation	8
1.4.3 Obstacles à l'évaluation des bilans de CH ₄	8
1.4.4 Lien entre le C /CH ₄ et les eaux intérieures.....	9
1.5 La contribution des lacs au budget de C global.....	10
1.5.1 À propos des régions boréales.....	11
1.6 Facteurs influençant la dynamique et les émissions de CH ₄	11
1.6.1 Un équilibre entre production et oxydation.....	11
1.6.2 Facteurs contrôlant la diffusion.....	13
1.6.3 Facteurs contrôlant l'ébullition	15
1.6.4 Facteurs contrôlant les émissions à médiation végétale.....	16

1.7	L'influence globale des macrophytes sur les émissions de CH ₄ des lacs.....	17
1.7.1	Impact des processus liés aux plantes sur les émissions de CH ₄	17
1.7.2	Facteurs affectant les émissions des plantes	22
1.7.3	Facteurs influençant les autres voies d'émissions.....	27
1.8	Objectifs et hypothèses	28
CHAPITRE II Integrating vegetated habitats into whole lake CH ₄ and CO ₂ Budgets		32
2.1	Introduction.....	32
2.2	Methods.....	37
2.2.1	Study site and experimental design.....	37
2.2.2	Sampling	40
2.2.3	CH ₄ and CO ₂ mass balance for specific habitats and for the whole lake.	51
2.3	Results.....	52
	General lake conditions.....	52
2.3.1	Spatial distribution of pCH ₄ and pCO ₂ across the lake	52
2.3.2	Temporal variability.....	54
2.3.3	Magnitude of diffusive, ebullitive, and plant-mediated flux	57
2.3.4	Seasonal trends of fluxes.....	60
2.3.5	Contribution of fluxes to total habitat emissions	61
2.3.6	Benthic CH ₄ fluxes and oxidation of CH ₄ across habitat types	63
2.3.7	Spatially weighted contribution of habitats to total daily lake emissions	67
2.4	Discussion	69
2.4.1	Spatial and temporal patterns in surface water gas concentrations.....	69
2.4.2	Influence of vegetation in patterns of CH ₄ production and oxidation	72
2.4.3	The contribution of vegetated habitats to the lake C budget.....	74
2.4.4	Plant influences on gas fluxes in Lake Simoncouche	76
2.4.5	Regional importance of these patterns	80
2.5	Acknowledgements.....	83
CONCLUSION.....		84
BIBLIOGRAPHIE.....		88

LISTE DES FIGURES

Figure	Page
1.1 Coupe transversale de tiges de plantes aquatiques typiques montrant l'aérenchyme	18
1.2 Schéma du flux direct de CH ₄ à travers les macrophytes et apport d'O à la rhizosphère	19
1.3 Représentation visuelle des émissions de CH ₄ en fonction de la biomasse émergente par espèce	23
2.1 Aerial views of Simoncouche southernmost basin (left in 1983, right in 1996) with, shown in white, a wide coverage of <i>B schreberi</i> (Source : FERS archives).....	38
2.2 Disposition of docks, sampling sites and specific plant coverage on Lake Simoncouche	39
2.3 Examples of chamber time courses of CH ₄ (ppm) accumulation with linear, diffusive flux (a) compared with typical jump-like ebullitive flux (b) over the same period of time	45
2.4 Average pCH ₄ (a) and pCO ₂ (b) in surface water for the ice-free period (May-October) in ppmv, as a function of the site, ordered from the southernmost bay (S01) to the deepest point of the lake (S18)	53
2.5 Ice-free period surface pCH ₄ (a) and pCO ₂ (b) in ppm, as a function of <i>in situ</i> lake water temperature (C°) at time of sampling	55
2.6 Average of ice-free period surface pCH ₄ as a function of average ice-free period pCO ₂ (ppm) per type of habitat.....	56

2.7	Ice-free period cumulative mean emissions (in $\text{mmol m}^{-2} \text{d}^{-1}$) of CH_4 (a) and CO_2 (b) for the four types of habitats surveyed	59
2.8	Seasonal variations in mean CH_4 fluxes, as a function of the sampling time, for the ebullitive (a), diffusive (b), and plant-mediated (c) pathways for the four types of habitats surveyed	60
2.9	Seasonal variations in mean CO_2 fluxes, as a function of the sampling time, for the diffusive (a) and ebullitive (b) pathways for the four types of habitats surveyed	61
2.10	Monthly means of total daily CH_4 (a) and CO_2 (b) emissions ($\text{mmol m}^{-2} \text{d}^{-1}$), summing ice-free season mean ebullitive, diffusive, and plant-mediated fluxes, for the four habitat surveyed	62
2.11	Seasonal average of daily mean CH_4 fluxes in benthic chambers and surface waters for the three habitats surveyed.....	64
2.12	Seasonal average stable carbon isotopic composition of CH_4 ($\delta^{13}\text{C}-\text{CH}_4$) in sediment source gas, in the benthic chamber, and in the water column for the three habitat surveyed	65
2.13	Seasonal average of fraction of CH_4 oxidized (f_{ox}) within the benthic chambers at t_1 and in the surface water for the three habitats surveyed, calculated assuming a closed-system, non-steady state	67
2.14	Relative contribution of each habitat to the surface area of the lake (a) and their expected relative contribution to the lake's estimated daily CH_4 (b) and CO_2 (c) emissions for the ice-free season.....	68

LISTE DES TABLEAUX

Tableau	Page
2.1 General parameters of Lake Simoncouche	37
2.2 Ice-free season mean fluxes of CH ₄ and CO ₂ (mmol m ² d ⁻¹) and their ranges (min-max) for the plant-mediated, diffusive, and ebullitive pathways of the four types of habitats.....	57
2.3 Measured and literature averaged partial pressures (μAtm) of CH ₄ and CO ₂ and their ranges (min-max)	71
2.4 Proportion of CH ₄ removed in the water column for the two sites where benthic chambers could be deployed, i.e B.schreberi and unvegetated habitat	73

LISTE DES ABRÉVIATIONS

C	Carbone	N₂	Diazote
CH₄	Méthane	NO₃	Nitrate
Chl <i>a</i>	Chlorophylle <i>a</i>	O	Oxygène
Cl	Chlore	O₂	Dioxygène
CO₂	Dioxyde de carbone	OH	Hydroxyle
d	Jour (day)	OM	Matière organique (organic matter)
FeO (OH)	Oxyde- hydroxyde de Fer	pCH₄	Pression partielle de CH ₄
GES (GHG en anglais)	Gaz à effet de serre	pCO₂	Pression partielle de CO ₂
H₂	Dihydrogène	Pg	Petagramme

H₂O	Eau	ppb	Partie par billion
km	kilomètre	ppm	Partie par million
L	Litre	qt.	quart
m	Mètre	s	seconde
mg	milligramme	SO₂	Dioxyde de soufre
ml	millilitre	sp	Species (espèce)
mmol	millimole	Tg	Téragramme
MnO₂	Dioxyde de manganèse	µAtm	Micro-atmosphère
mol	mole	yr	Année (year)

RÉSUMÉ

Les habitats lacustres colonisés par des macrophytes génèrent des conditions particulières de production, de traitement et d'émission de méthane (CH₄) et de dioxyde de carbone (CO₂) qui diffèrent considérablement des zones pélagiques, mais ces habitats sont rarement pris en compte dans les bilans globaux de carbone (C). On prévoit de surcroît que l'étendue des macrophytes, leur répartition géographique et leur effet net réel sur les émissions de C devraient augmenter avec les changements climatiques, et ce particulièrement dans la région boréale. Les objectifs de cette étude sont d'explorer l'effet net des habitats de macrophytes sur le bilan global en CH₄ et CO₂ du lac Simoncouche, un lac boréal avec de vastes étendues de *Typha latifolia* et *Brasenia schreberi*, et d'évaluer les impacts directs/indirects des plantes sur la dynamique de C locale. Dans une étude de terrain exhaustive couvrant toute la saison de croissance 2016, nous avons mesuré les émissions de CH₄ et de CO₂ via diffusion, ébullition, et flux médié par les plantes, ainsi que la pression partielle en CH₄ de CO₂ des eaux de surface et de la colonne d'eau, et ce pour les différents types d'habitats de Simoncouche, végétalisés et non-végétalisés. Nous avons intégré les émissions totales des deux zones sur l'ensemble du lac afin d'élaborer un budget global et pondéré spatialement du CH₄ et du CO₂ pour l'impact des différents habitats de macrophytes, qui pourra ultimement être extrapolé à d'autres lacs similaires. Nos résultats ont montré que les émissions des habitats non végétalisés (en moyenne 18 mg C m² d⁻¹) se situaient dans le spectre des émissions décrites dans la littérature, alors que les habitats végétalisés de *B. schreberi* et *T. latifolia* dépassaient largement ces valeurs (211 et 449 mg C m² d⁻¹). Les habitats de macrophytes étaient responsables de 95% des émissions totales de CH₄ du lac et 78% des émissions de CO₂, tout en n'occupant que 26% de la surface. Même si la présence des plantes est saisonnière et que les flux associés sont temporellement très variables, les habitats de macrophytes ont un impact significatif sur le bilan C total du lac, à une échelle qui n'est actuellement pas comptabilisée dans les budgets globaux. Prendre en compte l'influence des macrophytes est un pas vers une compréhension plus complète des budgets de CH₄ et CO₂ dans les lacs boréaux, permettant une meilleure compréhension du budget global de C et une meilleure prédiction des tendances pour l'avenir.

Mots clés : méthane (CH₄), dioxyde de carbone (CO₂), lacs, macrophytes, budget global de C, changements climatiques.

ABSTRACT

Lakes are important components of the global carbon (C) budget and known to be significant C emitters, but the pathways underlying these emissions remain poorly constrained. In particular, lake habitats associated with macrophytes generate conditions of methane (CH₄) and carbon dioxide (CO₂) production, processing, and emission that differ considerably from pelagic areas, yet these habitats are seldom considered in aquatic C budgets. The objectives of this study were to explore the net effect of macrophyte habitats on the overall CH₄ and CO₂ budget of Lake Simoncouche, a boreal lake with extensive beds of *Typha latifolia* and *Brasenia schreberi*, and to assess the direct and indirect impacts of the plants on the local C dynamics. Over the 2016 ice-free season, we measured plant-mediated CH₄ emissions, CH₄ ebullition, and CH₄ and CO₂ diffusion and dissolved CH₄ and CO₂ in surface water and water column in the different types of habitats within Simoncouche, vegetated and unvegetated. We used the stable carbon isotopic ($\delta^{13}\text{C}$) mass balance of CH₄ to determine the state of CH₄ oxidation across the water column in the different habitats. We then integrated total emissions from both zones over the entire lake to develop a spatially weighted CH₄ and CO₂ budget accounting for the impact of different macrophyte habitats. Our results show that, if the unvegetated habitat's budget considered alone fell within the range of reported CH₄ and CO₂ emissions from similar boreal and temperate lakes, emergent macrophyte habitats accounted for an average of 81% of the lake's total CH₄ emissions, and for 78% of the CO₂ emissions, while occupying only 26% of the total surface area. Plant habitats had significant differences relative to non-vegetated habitats in terms of both sediment / water CH₄ fluxes and also on the patterns of CH₄ oxidation. Although the presence of the plants is highly localized and seasonal, the macrophyte habitats significantly influence the spatial distribution of gases in the lake and the total C gas budget, in ways that have not been previously recognized. Accounting for these plant habitats is necessary for the development of more robust C budgets in boreal lakes, enabling a better understanding of the global C .

Keywords: methane (CH₄), carbon dioxide (CO₂), lakes, macrophytes, global C budgets, climate change.

INTRODUCTION

Les lacs représentent une composante importante du budget global de carbone; bien que leur rôle considérable d'émetteurs de carbone soit connu, on comprend encore peu les dynamiques qui régissent ces émissions. Plus spécifiquement, on retrouve dans les habitats lacustres peuplés de macrophytes des conditions de production, de transformation et d'émissions de méthane et de dioxyde de carbone qui diffèrent considérablement des zones lacustres pélagiques. Pourtant, ces habitats ne sont, pour l'instant, pas considérés dans les budgets de carbone des milieux lacustres, alors que l'on prévoit une augmentation importante de leur étendue géographique et de leurs effets sur les dynamiques d'émissions de méthane et de dioxyde de carbone dans un avenir proche avec les changements climatiques, spécialement dans les écosystèmes boréaux. Les objectifs de ce mémoire de recherche sont donc d'explorer les effets nets des habitats de macrophytes sur le bilan global de méthane et de dioxyde de carbone lacustres dans un contexte boréal. Comme les macrophytes sont un élément qui n'est pas, à ce jour, pris en compte dans les budgets globaux, il tenait en premier lieu de faire le point quant aux connaissances actuelles en faisant une revue de la littérature existante sur les macrophytes, leurs liens avec les émissions de carbone lacustres, et les différents mécanismes pouvant entrer en jeu dans les dynamiques locales de carbone. Il importait également de s'interroger de l'importance relative que pourraient théoriquement avoir ces habitats, en tenant compte du portrait hydrologique de la région boréale, qui comporte de nombreux lacs peu profonds propices à l'établissement de plantes aquatiques. À la lumière de ces informations, plusieurs objectifs de recherche et leurs hypothèses respectives sont définis et complètent la synthèse de la littérature qui constitue le premier chapitre de ce

mémoire. Nous explorons ensuite ces questions dans un travail de recherche élaboré au cours de l'été 2016, ayant pour sujet l'effet net des habitats de macrophytes sur le bilan global de méthane et de dioxyde de carbone d'un lac boréal avec de vastes lits de *Typha latifolia* et de *Brasenia schreberi*, et l'évaluation des impacts directs et indirects des plantes sur la dynamique locale du carbone. Nous avons mesuré les différentes voies d'émissions possible du méthane et du dioxyde de carbone, soit les émissions directes par les plantes, l'ébullition, et la diffusion, ainsi que les concentrations dissoutes de ces gaz dans l'eau de différents types d'habitats du lac d'étude, végétalisées et non végétalisées. Nous avons utilisé le bilan massique isotopique du carbone stable du méthane pour déterminer l'état de l'oxydation du méthane dans la colonne d'eau dans les différents habitats. Nous avons ensuite intégré les émissions totales des habitats de macrophytes sur l'ensemble du lac afin d'établir un budget pondéré en méthane et en dioxyde de carbone qui tient compte des différents impacts des habitats de macrophytes. Ces résultats proposent un intervalle d'émissions par les habitats de macrophytes pouvant être extrapolé à d'autres lacs similaires, tout en démontrant l'importance relative que peuvent avoir ces milieux éphémères sur les budgets locaux annuels. Les résultats de cette étude sont présentés sous forme d'article, et constituent le second chapitre de ce mémoire de recherche.

CHAPITRE I

MACROPHYTES ET GAZ À EFFET DE SERRE : ÉTAT DES CONNAISSANCES

1.1 Contexte

Face à la menace de plus en plus tangible du changement climatique, il est particulièrement important d'investir de l'énergie pour évaluer correctement les sources et les puits de gaz à effet de serre (GES) afin d'obtenir des bilans C fiables. Ces budgets constituent le point de départ pour la conception de modèles prédictifs utiles à l'élaboration de plans d'action pour contrer les changements climatiques. Le méthane (CH₄) est un GES important qui, bien qu'il soit présent en moindre quantité que le dioxyde de carbone (CO₂), possède un potentiel de rétention de la chaleur environ 23% plus élevé (Hallett *et al.*, 2002). Puisque les niveaux de CH₄ atmosphériques augmentent plus rapidement que ceux des autres GES, l'attention s'est déplacée du CO₂ vers le CH₄. De 1950 à 2011, la concentration atmosphérique de CH₄ a augmenté de 150% (de 722 ppm à 1803 ppm), un taux d'accroissement supérieur à tout taux observé au cours des 20 000 dernières années (Ciais *et al.*, 2014; Hallett *et al.*, 2002).

En conséquence, l'accent a été mis sur une meilleure compréhension des sources et des puits de CH₄. Les sources se divisent en deux catégories: anthropiques et naturelles. Les sources anthropiques sont généralement subdivisées en trois sections

principales: production et utilisation de combustibles fossiles (émission $\sim 105 \text{ Tg CH}_4 \text{ an}^{-1}$), agriculture et déchets ($\sim 188 \text{ Tg CH}_4 \text{ an}^{-1}$) et combustion de biomasse ($\sim 34 \text{ Tg CH}_4 \text{ an}^{-1}$) (Saunois *et al.*, 2016), bien que la combustion de biomasse soit considérée à la fois comme induite par l'homme et naturelle. Même si les sources anthropiques collectivement émettent le plus de CH_4 , les émissions naturelles sont également considérables. Les plus grands émetteurs naturels sont les zones humides avec $\sim 167 \text{ Tg CH}_4 \text{ an}^{-1}$, ce qui en fait le seul plus grand émetteur (puisque «agriculture et déchets» sont deux émetteurs différents regroupés dans une seule catégorie) (Saunois *et al.*, 2016). Toutes les autres sources naturelles restantes émettent des quantités plus faibles et sont généralement regroupées en une seule catégorie. Cette catégorie «autres» regroupe les émissions géologiques, le pergélisol, les termites, les océans et les eaux intérieures, cette dernière étant l'une des sources les plus incertaines de l'ensemble du budget (Saunois *et al.*, 2016).

Les zones humides sont les principaux émetteurs de CH_4 , et l'un des principaux facteurs contribuant à ces émissions, outre les sédiments anaérobies inondés qui fournissent un emplacement idéal pour la méthanogénèse, est la présence de plantes. Les plantes aquatiques peuvent affecter positivement les émissions de CH_4 d'abord en alimentant l'activité microbienne dans les sédiments en fournissant de la matière organique biodisponible, où la production de CH_4 est au moins 400 fois plus élevée que dans les sédiments composés de matière organique lessivée du milieu terrestre (Emilsson *et al.*, 2018). Les macrophytes fournissent également une voie d'émission directe vers l'atmosphère; les émissions de CH_4 médiées par les plantes sont également l'une des principales voies décrites dans les lacs, avec le flux diffusif, l'ébullition et le « turnover » (mélange du lac dans les systèmes stratifiés) (Bastviken *et al.*, 2004). Cependant, lors de l'évaluation des bilans de CH_4 lacustre, les émissions induites par les plantes ne sont généralement pas prises en compte (par exemple: Wik *et al.*, 2016), ou sont mal représentées dans l'ensemble de données (par exemple: Bastviken *et al.*, 2004). De plus, les plantes peuvent coloniser fortement les lacs, à tel

point que les zones littorales peuvent ressembler à des zones humides. En fin de compte, les plantes ont un effet sur la dynamique locale et globale du CH₄, qui est bien décrite pour les terres humides (par exemple, Boon et Sorrell, 1995; Ding *et al.*, 2005; Kim *et al.*, 1999; Shannon *et al.*, 2016; Ström *et al.*, 2005; Waddington et Roulet, 1996; Whiting et Chanton, 1992), mais ce même effet est rarement adressée dans la littérature lacustre.

1.2 Éléments marquants

Les eaux intérieures sont maintenant considérées comme une source importante de CH₄, mais leur contribution au bilan mondial du CH₄ reste des plus incertaines (Ciais *et al.*, 2014; Saunio *et al.*, 2016). La surface terrestre est couverte de 3 650 723 km² d'eaux intérieures dont 40% seulement dans la région boréale (Feng et al, 2015) et cette eau douce dans le nord est une source majeure d'incertitude sur les émissions de CH₄ (Wik *et al.*, 2016). En raison de l'histoire glaciaire, volcanique et tectonique, de nombreux petits bassins d'eau douce peu profonds se trouvent dans l'hémisphère Nord, en particulier dans la région boréale (Wetzel, 2001). Ces conditions morphologiques rendent les lacs boréaux favorables à la présence et à l'expansion des macrophytes. La couverture de nombreuses espèces de macrophytes émergents s'est déjà développée au cours des dernières décennies, et leur distribution devrait augmenter davantage avec les changements climatiques, notamment avec le changement de degré-jour (Alahuhta *et al.*, 2010; Emilson *et al.*, 2018). Tous les scénarios prédictifs prévoient l'expansion des macrophytes, en particulier dans la région boréale où les impacts du changement climatique sont déjà fortement ressentis (Alahuhta *et al.*, 2010; Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC), 2007). Les émissions de GES des plantes sont également fortement liées à la température de l'air et de l'eau, qui a augmenté au cours des dernières décennies et devrait continuer sur cette tendance (O'Reilly *et al.*, 2015; Trenberth et Josey, 2007). Compte tenu de ces considérations, le rôle des zones littorales végétalisées en tant qu'émetteurs

naturels de CH₄ devrait prendre encore en importance, et devrait donc être pris en compte lors de l'évaluation des émissions de CH₄ régional et mondial (Bergström *et al.*, 2007). Un problème qui entrave l'inclusion des zones littorales végétalisées dans les budgets à grande échelle est la manière dont les sources naturelles sont classées et considérées. Les articles évaluant le bilan du CH₄ des zones humides écartent délibérément les émissions provenant des littoraux végétaux du lac, considérant ces émissions comme faisant partie du budget des « autres eaux intérieures », puisque la catégorie « terres humides » ne tient compte que des tourbières, bogs, fens, marécages, marais (saisonniers ou permanents) et des marais d'eaux peu profondes (Matthews et Fung, 1987; National Work Groups on Wetlands, 1997). La limite est toutefois très mince et mal définie entre les marais d'eaux peu profonde et les portions de lacs qui deviennent saisonnièrement fortement colonisées par des plantes aquatiques. D'autre part, la plupart des budgets locaux à régionaux de CH₄ des eaux intérieures ne tiennent compte que des flux provenant des eaux libres, en supposant que les flux à médiation végétale sont inclus dans les limites d'émission des milieux humides (Saunois *et al.*, 2016). Un autre problème est le manque de documentation sur les flux de plantes mesurés dans les lacs. Les bilans de CH₄ des lacs qui prennent en compte les flux végétaux reposent sur un ensemble de données peu abondant (Bastviken *et al.*, 2011). En outre, dans le rapport 2013 de l'IPCC, on mentionne qu'il est peu probable que les plantes émettent du CH₄ dans des conditions aérobies et ne figurent donc pas dans le bilan mondial du CH₄, ignorant ainsi la vaste littérature sur les émissions de CH₄ par les plantes en conditions anaérobies dans les écosystèmes inondés (Boon et Sorrell, 1995; Ding *et al.*, 2005). Ultimement, les bilans mondiaux du CH₄ négligent une source potentiellement importante de CH₄ en n'évaluant pas les émissions de CH₄ aquatique par l'intermédiaire des macrophytes.

1.3 Changements globaux, budget globaux

La façon dont le C est distribué sur terre est généralement décrite par ses réservoirs (terre, océan et atmosphère) et par les échanges qui ont lieu entre eux (Cole *et al.*, 2007). La dynamique de l'échange des réservoirs s'explique par les sources et les puits, ou les extrants et les intrants, et les processus de transfert du C de la terre vers l'océan vers l'atmosphère, et vice versa. Par exemple, la surface terrestre est un important puits de gaz à effet de serre (GES) estimé à environ $2,6 \pm 1,7$ Pg de C par an en excluant la déforestation (Bastviken *et al.*, 2011). Les eaux intérieures reçoivent ensuite de la terre environ $1,9$ Pg C an⁻¹ dont $0,2$ Pg C an⁻¹ s'accumule dans les sédiments, $0,9$ Pg C an⁻¹ se jette dans l'océan, et $0,8$ Pg C an⁻¹ est retourné à l'atmosphère par échange de gaz (Cole *et al.*, 2007). La description et la compréhension de cette dynamique mondiale du C deviennent nécessaires puisque les activités humaines ont le potentiel de perturber gravement les puits et les sources de C, créant ainsi des déséquilibres susceptibles de provoquer des changements globaux importants, tels que le climat. De plus en plus d'efforts sont consacrés à la construction de modèles conçus pour mieux comprendre et prévoir la réaction des puits de C face aux changements globaux à venir (Canadell *et al.*, 2000; Foley *et al.*, 1996). Les échanges de C prennent de nombreuses formes, dont les GES, principalement CO₂ et le CH₄, sont d'une grande importance surtout parce que leurs concentrations atmosphériques ont fortement augmenté en raison des activités humaines (Ciais *et al.*, 2014).

1.4 Le méthane

1.4.1 Propriétés moléculaires et rétention de la chaleur

Même si le CH₄ est émis en moindre quantité que le CO₂, il s'agit du gaz trace organique le plus abondant dans l'atmosphère (Cicerone et Oremland, 1988; Cole *et*

al., 2007) et son potentiel de réchauffement global est estimé à 23 fois celui du CO₂ sur un siècle (Hallett *et al.*, 2002). Il est en effet responsable d'environ 20% de l'effet actuel des GES (Cicerone et Oremland, 1988). Le CH₄ contribue également à la consommation de la couche d'ozone stratosphérique par la production de vapeur d'eau (H₂O), un GES encore plus puissant, et constitue ainsi un élément clé des cycles d'oxydation atmosphérique (Schimel, 2000).

1.4.2 Forte hausse depuis l'industrialisation

La forte augmentation de l'activité humaine depuis la révolution industrielle dans les années 1750 a plus que doublé la quantité d'émissions de CH₄ (Wuebbles et Hayhoe, 2002). En 2011, les concentrations atmosphériques de CH₄ avaient augmenté de 150% (de 722 ppb à 1803 ppb), un taux de variation supérieur à tout autre observé au cours des 20 000 dernières années (Ciais *et al.*, 2014). Même si la plus grande partie de la variabilité atmosphérique du CH₄ est imputable à l'activité humaine (par exemple la culture du riz, les élevages de ruminants et les déchets), les apports naturels de CH₄ sont non négligeables. Les sources naturelles représentaient 35 à 50% des émissions mondiales moyennes de la décennie 2000-2010 (Ciais *et al.*, 2014).

1.4.3 Obstacles à l'évaluation des bilans de CH₄

Environ 85% du CH₄ qui atteint l'atmosphère sera détruit par oxydation via les radicaux hydroxyle (OH) dans la troposphère, le plus grand puits de CH₄. L'épuisement par OH enlève une quantité de CH₄ équivalente à 90% des émissions annuelles totales à la surface. Les émissions restantes continuent plus haut dans la stratosphère et dans la mésosphère, où elles réagiront avec les atomes OH, Cl ou O, ou seront dégradées par photolyse (Cicerone et Oremland, 1988). Les budgets actuels considèrent que la durée de vie moyenne du CH₄ est d'environ 9,14 ans, ce qui en fait un GES intéressant à envisager de réduire, car les résultats seraient plus rapidement perceptibles. En comparaison, la durée de vie du CO₂ ne peut pas être estimée, car

l'élimination du CO₂ atmosphérique implique des processus travaillant sur très longue échelle (Ciais *et al.*, 2014). La durée de vie atmosphérique plus courte du CH₄ en fait à la fois un point de départ intelligent pour contrer les changements climatiques, mais aussi l'une des principales difficultés rencontrées par les scientifiques lorsqu'ils essaient d'évaluer leur budget. L'autre difficulté majeure est la grande variété de sources de CH₄ diffusives, qui se chevauchent géographiquement, rendant les mesures fastidieuses et les estimations globales très incertaines. Pour les années 2003-2012, les estimations *top-down* des émissions mondiales de CH₄ sont d'environ 588 Tg CH₄ an⁻¹, tandis que les estimations *bottom-up* suggèrent une valeur beaucoup plus élevée, autour de 736 Tg CH₄ an⁻¹ (Saunois *et al.*, 2016). Ces écarts plutôt importants s'expliquent principalement par des mesures *bottom-up* plus élevées de diverses sources naturelles de CH₄, telles que les sources géologiques des zones humides et les eaux intérieures.

1.4.4 Lien entre le C /CH₄ et les eaux intérieures

Les eaux douces intérieures sont une source importante de CH₄ du paysage terrestre, qui couvrent à elles seules près de 3% de la surface terrestre totale (Aufdenkampe *et al.*, 2011; McGinnis *et al.*, 2015). Ces zones aquatiques comprennent les lacs, les retenues d'eau (*impoundments*) et les cours d'eau (*streams*), appelés eaux intérieures. Ces zones aquatiques émettent environ 103 Tg de CH₄ an⁻¹ (Bastviken *et al.*, 2011). Les zones humides, bien que techniquement des eaux intérieures, ne sont pas incluses dans cette catégorie et sont considérées isolément. Ils constituent en effet la plus grande source naturelle de CH₄, émettant environ 167 Tg de CH₄ par an (Saunois *et al.*, 2016). Les mécanismes responsables de leurs émissions considérables de CH₄ ont été largement étudiés et sont bien décrits dans la littérature (Bubier et Moore, 1994; Le Mer et Roger, 2001; Segers, 1998).

1.5 La contribution des lacs au budget de C global

La contribution des eaux intérieures, quant à elle, n'a pas été prise en compte lors de l'évaluation des bilans C globaux jusqu'à tout récemment, et les lacs en particulier ne sont pas toujours quantifiés dans les budgets. À titre d'exemple, l'Agence de Protection Environnementale des États-Unis (USEPA, 2010) cite une étude de Christensen *et al.*, 2007 évaluant le bilan du CH₄ pour le paysage subarctique en Suède, où les lacs et les rivières, environ 15% de la zone d'étude totale du bassin versant, ont été exclus en raison du manque de données sur les flux de CH₄. La perception générale de la contribution de l'eau aux budgets globaux du CH₄ a considérablement évolué au cours des dernières décennies. Les premières estimations d'Ehhalt (1974) ont évalué la contribution des lacs comme allant de 1 à 25 Tg de CH₄ an⁻¹. Cette étude, cependant, reposait sur un ensemble de données limité avec des mesures d'ébullition élevées, et la croyance que seulement 1 à 10% de la surface d'un lac pouvait émettre du CH₄. Bastviken *et al.*, (2004) ont suggéré que l'utilisation généralisée de l'estimation d'Ehhalt (1974) dans la littérature pourrait être l'explication de l'exclusion des émissions lacustres des budgets antérieurs du CH₄. À l'heure actuelle, on sait que les lacs constituent une source importante de CH₄ pour l'atmosphère (Bastviken *et al.*, 2011; Cole *et al.*, 2007), mais leur contribution au bilan mondial du CH₄ demeure incertaine. Smith et Lewis (1992) ont estimé que les émissions mondiales se situaient entre 11 et 55 Tg de CH₄ an⁻¹, tandis que Bastviken *et al.*, (2004) dont les estimations sont actuellement utilisées pour les bilans globaux du CH₄, se situent entre 8 et 48 Tg CH₄ an⁻¹. En raison des incertitudes restantes, le *Global Methane Budget 2000-2012* (Saunio *et al.*, 2016) fixe comme priorité l'intensification des observations de CH₄ aux échelles locale et régionale, car ces émissions sont mal connues et la documentation limitée (Bastviken *et al.*, 2004). Les estimations globales actuelles sont basées sur des relations empiriques calculées à partir d'un échantillonnage limité sur le terrain; par exemple, l'échantillonnage des

flux de CH₄ dans les lacs n'a pas encore été effectué dans de nombreuses régions des tropiques, de l'Arctique et de la région boréale (USEPA, 2010).

1.5.1 À propos des régions boréales

Près de 40% des 3 650 723 km² des eaux intérieures de la Terre se trouvent dans la région boréale (Feng *et al.*, 2015). Les eaux intérieures constituent donc une partie importante du paysage boréal, avec plus de 1,5 million de lacs et une superficie minimale de 40 000 m² dans la seule zone canadienne boréale, couvrant 7,6% de la superficie totale du pays. La plupart des lacs du nord sont d'origine glaciaire, ce qui crée de petits bassins d'eau douce peu profonds avec une proportion élevée de zones littorales par rapport aux zones pélagiques (Wetzel, 2001). Les petits plans d'eau, en particulier dans l'hémisphère nord, ont été décrits comme étant d'importants émetteurs de CH₄ à l'échelle régionale (Bartlett *et al.*, 1992; Bubier *et al.*, 1993; Hamilton *et al.*, 1994; Juutinen *et al.*, 2009; Reeburgh *et al.*, 1998). Bien que sa vaste couverture en étendues d'eau douce peu profondes fasse de la région boréale un endroit clé pour les mesures des émissions de CH₄, la menace des changements globaux est également une incitation principale à son étude. En fait, les impacts des changements globaux commencent déjà à y être fortement ressentis, et le changement climatique sera l'un des défis écologiques les plus urgents pour cette région spécifique (Alahuhta *et al.*, 2010; Heino *et al.*, 2009; Sala *et al.*, 2000).

1.6 Facteurs influençant la dynamique et les émissions de CH₄

1.6.1 Un équilibre entre production et oxydation

La quantité de CH₄ qui entre dans la colonne d'eau pour y subir des processus de transformation est la somme résultante de la production et de l'oxydation dans les sédiments. Les microorganismes méthanogènes (Archaea) sont les producteurs exclusifs de CH₄ dans les environnements anoxiques d'eau douce, ainsi que dans

d'autres sources naturelles ou anthropiques telles que les termites, l'intestin des ruminants, les décharges et les déchets, contribuant à environ 75% du CH₄ atmosphérique total (Conrad 2007). On parle également désormais de méthanogénèse dans la partie oxygène de la colonne d'eau, bien que le phénomène ne soit pas encore décrit en détail (Bogard *et al.*, 2014). Dans les sédiments anoxiques, puisque seul l'acétate ou le H₂ avec CO₂ peuvent être utilisés comme substrat par les méthanogènes, la méthanogénèse repose sur l'ensemble de la communauté microbienne. Les polysaccharides doivent d'abord être hydrolysés en sucres avant d'être fermentés en alcools et en acides gras, et seulement ensuite en acétate, CO₂ et H₂. Ces produits peuvent ensuite être utilisés par les méthanogènes pour produire du CH₄ avec CO₂ ou du CH₄ avec H₂O, tandis que les alcools et les acides gras subissent une fermentation secondaire résultant de la production d'acétate, de CO₂ et d'H₂O (Conrad 2007, Ferry 1993). La dégradation de la matière organique qui conduit à la méthanogénèse peut strictement se produire dans des environnements sans oxygène ni oxydants inorganiques tels que NO₃⁻, MnO₂, FeO (OH) et SO₂. (Capone et Kiene, 1988; Conrad, 2007; Ponnampereuma *et al.*, 1981). Ces accepteurs d'électrons potentiels sont généralement épuisés par réduction après l'inondation du milieu, d'où l'importance des conditions inondées comme facteur de contrôle de la production de CH₄ (Garcia *et al.*, 2000; Huttunen *et al.*, 2003; Saunois *et al.*, 2016). En plus des conditions inondées, la décomposition anaérobie élevée et la production de CH₄ sont soutenues par la charge organique provenant de la zone de drainage (Wetzel 1995) et la présence de végétation fournissant de la matière organique et du substrat (Juutinen *et al.*, 2003). En fait, des efflux plus élevés de CO₂ et de CH₄ ont été signalés dans des lacs ayant une teneur élevée en matières organiques dans les sédiments (Casper *et al.*, 2000; Kankaala *et al.*, 2003; Michmerhuizen *et al.*, 1996). Les émissions de CH₄ d'origine biogénique sont atténuées par l'action des microorganismes méthanotrophes, qui oxydent environ la moitié du CH₄ global produit (Conrad, 2007; Reeburgh, 2003). Dans les milieux d'eau douce, les méthanotrophes agissant comme atténuateurs du CH₄ sont aérobies plutôt

qu'anaérobies, vivant à l'interface entre les zones anoxiques et oxiques (Conrad, 2007) qui peuvent se produire dans la colonne d'eau, sur la couche supérieure de sédiments oxygénés ou sur la surface de plantes aquatiques (Heilman et Carlton, 2001; Saunois *et al.*, 2016). L'action des méthanotrophes est un puits de CH₄, contrebalançant l'effet des archaea producteurs de CH₄. La fraction restante du CH₄ produit peut suivre l'une des quatre voies d'émission, à savoir la diffusion, le flux de stockage que nous considérerons ici avec la diffusion, l'ébullition et les flux médiés par les plantes. La contribution relative de ces différentes voies varie grandement d'un lac à l'autre, le flux diffusif étant le moins variable et l'ébullition la plus importante (Bastviken *et al.*, 2004).

1.6.2 Facteurs contrôlant la diffusion

Sursaturé dans les sédiments anoxiques, le CH₄ peut diffuser vers la colonne d'eau par diffusion moléculaire. Selon l'oxygénation de l'hypolimnion du lac et la distribution des bactéries oxydant le CH₄, la plus grande partie du CH₄ sera soit oxydée dans la couche supérieure oxygénée des sédiments, soit plus haut dans la colonne d'eau (Lidstrom et Somers 1984). La majeure partie du CH₄ qui parvient à la couche supérieure de la colonne d'eau sera ensuite émise dans l'atmosphère par un flux diffusif (Bastviken *et al.*, 2004), contrôlé par un ensemble de facteurs biologiques et physiques.

Facteurs biologiques

La concentration de CH₄ dans l'eau de surface dépend donc de la différence entre la production de CH₄ par les microorganismes et le CH₄ oxydé par les communautés méthanotrophes, à l'interface sédiment-eau ou dans la colonne d'eau. La concentration en phosphore total dans le lac et la charge en carbone organique allochtone dissous (COD) jouent un rôle indirect mais important dans le contrôle des émissions, tandis

qu'une relation plus faible existe également avec le pH et la Chl *a* (Bastviken *et al.*, 2004).

Facteurs physiques

Les autres facteurs contrôlant la dynamique de la diffusion sont ceux qui influent sur les taux et les mouvements du CH₄ dans le lac. Ce flux dépend principalement de la différence de concentration entre la surface de l'eau et l'atmosphère et de la vitesse de transfert de masse entre l'air et l'eau (vitesse du piston ou *k*) dépendante de la turbulence créée par la vitesse du vent (Bastviken *et al.*, 2004, Stumm et Morgan 1990). La vitesse piston est un facteur important, car elle influe sur les taux d'élimination du CH₄ dans la couche d'eau supérieure. Dans les zones pélagiques d'un lac, les émissions sont fortement liées à la morphologie et à la superficie du lac ainsi qu'à la fraction d'eau anoxique dans le volume total. Il a également été démontré que la latitude du lac est également corrélée au flux diffusif, quoique de manière plus faible (Bastviken *et al.*, 2004). La diffusion a été mesurée comme la voie d'émission prédominante dans les lacs généralement plus profonds et plus froids mais moins productifs (Joyce et Jewell 2003) et plus importante dans les lacs de plus de 1 km² (Bastviken *et al.*, 2004). Un cas particulier se produit dans les lacs mictiques stratifiés, où le CH₄ peut s'accumuler dans l'hypolimnion anoxique puis être libéré lors du mélange. Ce mécanisme s'appelle flux de stockage ou accumulation dans la colonne d'eau (Bastviken *et al.*, 2004). Le CH₄ s'accumule en hiver et en été et est rapidement émis lorsque le lac se mélange au printemps et en automne. Le gaz accumulé quitte ensuite les sédiments beaucoup plus rapidement que par simple diffusion et a beaucoup moins de chance d'être oxydé lors de son ascension (Schubert *et al.*, 2010). Cette voie dépend principalement de la stratification du lac et du volume d'eau anoxique dans l'hypolimnion.

1.6.3 Facteurs contrôlant l'ébullition

Une partie du CH₄ peut également être directement exportée des sédiments vers l'atmosphère par ébullition. Lorsque la concentration dans l'eau interstitielle des sédiments devient suffisamment élevée, la faible solubilité du CH₄ (saturation en eau douce est d'environ 1,6 mol m⁻³ à 20 ° C contre 39 mol m⁻³ pour le CO₂) permet une phase gazeuse séparée de se former et éventuellement de se fondre en bulles (Casper *et al.*, 2000; Joyce et Jewell, 2003). Les bulles traversent alors la colonne d'eau en flux direct, avec de très faibles chances d'oxydation, car leur transport est beaucoup plus rapide que le transport diffusif (Bastviken *et al.*, 2004; Casper *et al.*, 2000; Joyce et Jewell, 2003).

Facteurs biologiques

De même que pour la diffusion, le flux ébullitif est étroitement lié à la communauté microbienne, puisqu'il est le résultat du taux brut de production microbienne de CH₄ dans les sédiments, moins l'oxydation potentielle par les méthanogènes (Bastviken *et al.*, 2004). La présence de macrophyte a également été décrite dans la littérature comme affectant l'ébullition (Chanton *et al.*, 1989). Les bulles provenant de sites contenant des macrophytes émergents ont une composition gazeuse différente de celles des sites non végétalisés et sont habituellement composées majoritairement de N₂ et d'une portion moindre de CH₄, mais contiennent plus de O₂ que les bulles émises dans les zones non végétalisées, elles-mêmes composées de plus CH₄, et moins de O₂ et N₂. La forte teneur en azote des bulles provenant des zones inondées et végétalisées montre que l'ébullition n'est pas la principale voie de transport des sédiments lorsque les plantes sont présentes et que l'apport d'oxygène fourni par les racines dans la rhizosphère entraîne l'épuisement du CH₄ sédimentaire (Chanton *et al.*, 1989).

Facteurs physiques

La pression hydrostatique est un facteur physique clé; une fois amoindrie (en raison notamment de la variation de la pression de la nappe phréatique ou de la pression atmosphérique), l'expansion du gaz provoque la libération des bulles (Chanton *et al.*, 1989). Un tel événement peut être le résultat d'un phénomène météorologique, mais aussi de tendances saisonnières, de la présence de forts courants ou de seiches. Les milieux peu profonds, de même que les lacs à fort courant où le cisaillement du fond se produit ont donc généralement plus d'émission sous forme de bulles que les milieux profonds (Joyce et Jewell, 2003). La température a également un effet important sur les taux d'ébullition, en raison de son impact sur le taux de méthanogénèse dans les sédiments et sur la solubilité des gaz (Fechner-Levy et Hemond, 1996; Joyce et Jewell, 2003) puisque lorsque la température diminue, les bulles de CH₄ entrent en solution (Chanton *et al.*, 1989). L'ébullition est considérée comme l'une des principales raisons de la variation spatiale et temporelle extrêmement élevée des mesures de CH₄ faites avec des chambres, puisqu'elle peut se produire dans des canaux discrets (tubes à bulles, voir Martens *et al.*, 1980), ou ponctuels (Chanton *et al.*, 1989; Fechner-Levy et Hemond, 1996). Le flux d'ébullition est très difficile à mesurer, car la discrimination entre ébullition naturelle et la perturbation (anthropique ou autre) est complexe (Juutinen et al, 2003b). Avec les émissions médiées par les plantes discutées plus loin, l'ébullition est la source des émissions les plus élevées par site, puisqu'elle permet d'échapper en grande partie à l'oxydation (Bastviken *et al.*, 2004).

1.6.4 Facteurs contrôlant les émissions à médiation végétale

La dernière composante du flux potentiel comprend les émissions à médiation végétale dans les zones littorales avec végétation émergente. En plus d'affecter la composition gazeuse des bulles comme décrit précédemment, la présence de plantes peut avoir des implications majeures sur la dynamique du CH₄ du lac. Ces aspects

seront abordés en trois étapes en fonction de l'importance relative de leur impact sur les émissions de CH₄: d'abord comment les plantes affectent les émissions, puis les facteurs qui modifient ces émissions et finalement comment la présence des plantes peut affecter les autres flux. L'impact de la plante sur les émissions de CH₄ provient de la structure interne spécialisée du macrophyte qui permet au CH₄ de voyager directement des sédiments vers l'atmosphère, favorisée par la pressurisation interne de certaines espèces, tandis que l'oxygène accède à la rhizosphère anoxique. L'apport organique pour la méthanogénèse fournie par la décomposition est un autre facteur majeur de l'influence des plantes. De plus, les facteurs qui peuvent influencer sur la contribution des macrophytes comprennent l'espèce et la quantité de biomasse (par plante ou par lac) le niveau d'eau, la saison, la température et la radiation solaire. La présence de plantes peut également affecter d'autres voies d'émission, tels que la diffusion et l'ébullition. La médiation végétale représente une grande partie du flux de CH₄ biogénique; en fait, les taux d'émission de CH₄ provenant de la végétation aquatique sont parmi les plus élevés (Chanton *et al.*, 1993). C'est l'une des dynamiques de CH₄ lacustre les plus complexes mais les moins étudiées ; nous allons donc approfondir ce sujet dans la section suivante.

1.7 L'influence globale des macrophytes sur les émissions de CH₄ des lacs

1.7.1 Impact des processus liés aux plantes sur les émissions de CH₄

Émissions directes par les plantes

Puisque la végétation aquatique qui peuple les littoraux des lacs pousse habituellement dans des sédiments appauvris en oxygène, les plantes ont développé un système spécialisé pour fournir de l'oxygène à leurs racines inondées. Leur tissu interne, le parenchyme, est rempli de lacunes qui permettent le stockage et la circulation du gaz à travers la plante, un tissu spécialisé alors appelé aerenchyme (Sebacher *et al.*, 1985) montré sur la fig. 1.7.1. Autant les parties aériennes

qu'immergées des plantes présentent l'aérenchymes et, dans les racines, les canaux intercellulaires remplis de gaz permettent aux gaz sursaturés dans les sédiments d'être absorbés par la couche externe perméable (Dacey et Klug, 1979; Sebacher *et al.*, 1985). Le CH₄ contenu dans les sédiments peut alors pénétrer par les lacunes de la tige de la plante et remonter vers l'atmosphère tandis que l'oxygène est activement pompé par la plante pour oxygéner le système racinaire (fig. 1.7.2). Sebacher *et al.*, (1985), l'un des premiers à décrire l'aérenchyme, ont trouvé une concentration de CH₄ bien au-dessus des niveaux ambiants environnants dans le mésophylle de 16 espèces de plantes aquatiques différentes. La même étude a observé que plus de 50% du CH₄ émis par le littoral de la zone d'étude, un étang végétalisé, était émis par les plants de quenouilles. Dans les rizières, les plantes transportent plus de 90% du flux total de CH₄ provenant des sédiments (Holzapfel-Pschorn, *et al.*, 1985; Gerard et Chanton 1993).

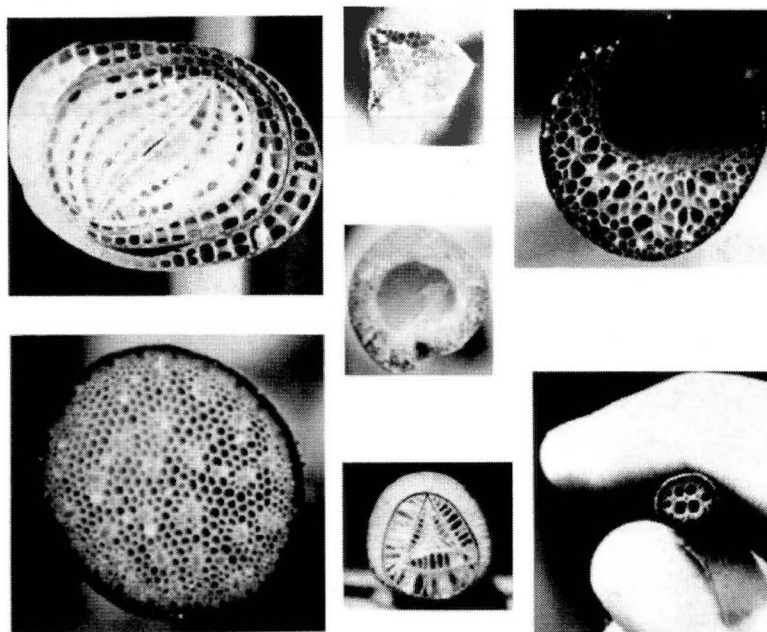


Figure 1.1 : Coupe transversale d'une tige de plante aquatique typique montrant l'aérenchyme. En haut à gauche: pétiole de *Nuphar luteum*; En bas à gauche: tige de la feuille de *Typha latifolia*; Rangée du milieu vers le bas: tige de la feuille de *Sagittaria lancifolia*, tige de la feuille de *Pontederia cordata*, tige de la feuille du *Cladium jamaicense*; En haut à droite: tige de la feuille de *Peltandra virginica*; En bas à droite: pétiole de *Nymphaea odorata*. (De Sebacher *et al.*, 1985)

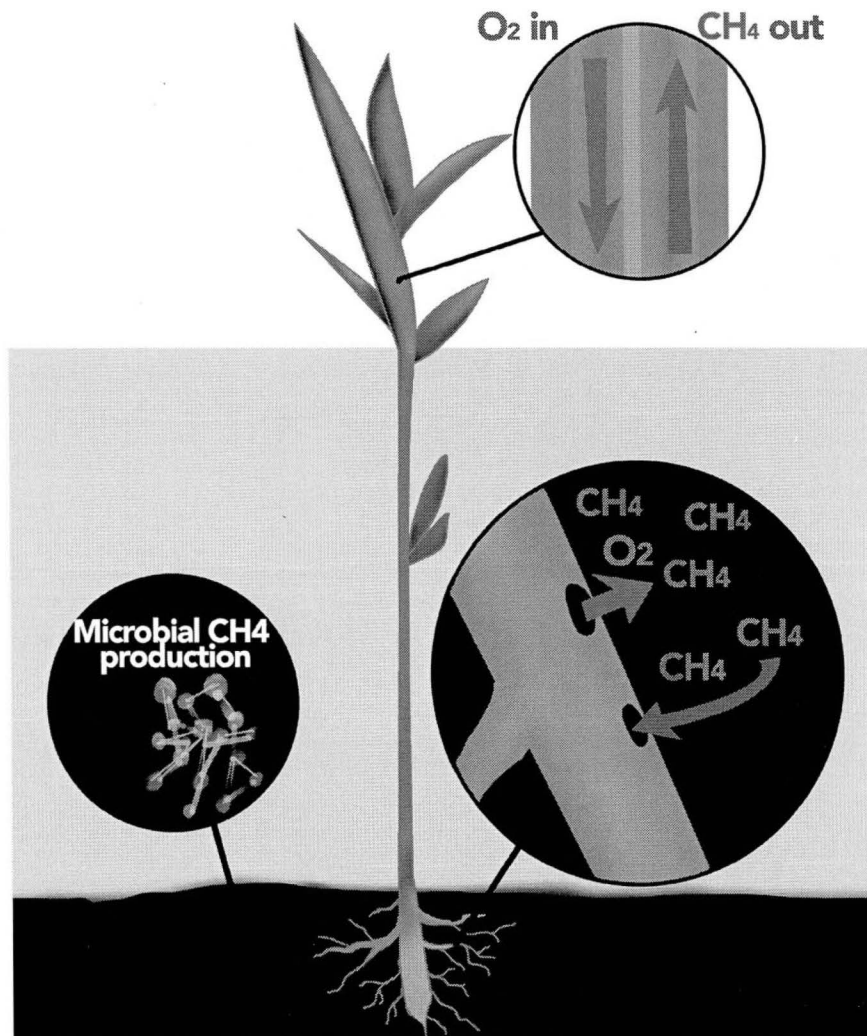


Figure 1.2 : Schéma du flux direct de CH₄ à travers les macrophytes et apport d'oxygène à la rhizosphère

Oxygénation de la rhizosphère

Un autre impact principal des plantes sur la dynamique du CH_4 est l'oxygénation de la rhizosphère. Alors que la présence d'aérenchyme permet au CH_4 des sédiments de remonter jusqu'à l'atmosphère, la plante utilise le parenchyme poreux pour conduire l'O jusqu'aux racines submergées dans la rhizosphère anoxique (King, 1996). L'O ainsi transporté peut, de la même manière que le CH_4 peut pénétrer dans la plante par les cellules externes, sortir de la plante et atteindre les sédiments. Là, l'oxygène réagira avec le CH_4 sursaturé, par l'action de bactéries oxydant le CH_4 , ce qui entraînera l'épuisement du CH_4 par oxydation (De Bont *et al.*, 1978; King, 1994). Alors que l'oxygénation de la rhizosphère est généralement considérée comme la principale rétroaction négative des plantes sur les émissions de CH_4 , elle est atténuée par la forte compétition pour l'oxygène entre les méthanotrophes et les racines. En fait, il a été démontré que la majeure partie de l'oxygène transporté dans les sédiments est consommée par la respiration racinaire, tandis que seule la portion restante peut entrer en oxydation (Chanton *et al.*, 1993; Yamasaki, 1987). Ce facteur de contrôle des plantes sur les émissions de CH_4 peut être considéré comme indirect, puisqu'il dépend de la présence de méthanotrophes pour engendrer le processus d'oxydation et donc l'appauvrissement en CH_4 . Les espèces ont également un effet sur l'oxydation du CH_4 dans la rhizosphère, car de nombreuses études (Calhoun et King, 1997; Kankaala *et al.*, 2003; Van Der Nat et Middelburg, 1998) ont décrit les différences interspécifiques de la capacité oxydante des plantes aquatique, vraisemblablement en raison de la différence dans la constitution du système racinaire et de la présence de pressurisation interne.

Production de substrat pour la méthanogénèse

Le dernier impact le plus important des plantes sur la dynamique du CH₄ est la production de substrat qui soutient la méthanogénèse (Chanton *et al.*, 1993). Les plantes peuvent alimenter la production de CH₄ dans les sédiments d'abord en produisant une couche de litière végétative en se décomposant, enrichissant la teneur en matière organique des sédiments. Il a été démontré que les sédiments dont la matière organique provient de macrophytes produit ple de 400 fois plus de CH₄ que les sédiments enrichis de matière organique terrestre, comme celle qui est lessivée des littoraux (Emilson *et al.*, 2018). Les macrophytes fournissent également aux sédiments de la matière organique labile, l'acétate, par leur exsudation racinaire favorisant ainsi l'activité bactérienne méthanogène (Laanbroek 2010). Dans une étude par Juutinen *et al.*, (2003b), les résultats ont montré des liens entre la végétation et les flux de CH₄ et ont suggéré que le composé organique labile relativement récent, tel que fourni par les détritux végétaux, serait la source préférentielle de CH₄-C. Ils ont également signalé que le plus grand flux mesuré dans leurs sites d'étude (environ 19 mol m⁻² saison de croissance⁻¹) provenait directement de l'accumulation de litière végétale près du rivage. Inversement, dans une étude de Kankaala *et al.*, (2003), la teneur en matière organique des sédiments littoraux a été décrite comme un faible indicateur du flux des plantes et de l'activité méthanogène dans les sédiments. Ces résultats suggèrent que si l'amélioration de la méthanogénèse via la production de substrats est d'une importance majeure, la biogéochimie des sédiments et les flux de CH₄ des zones littorales des lacs peuvent différer considérablement en fonction de la qualité et du type de détritux fournis par les plantes, ainsi que l'exposition aux vagues et à l'érosion, qui influencent l'accumulation et la décomposition de la litière végétale (Kankaala *et al.*, 2003).

1.7.2 Facteurs affectant les émissions des plantes

La manière dont les macrophytes agissent comme un conduit passif direct des gaz est le facteur déterminant le plus important des émissions de CH₄ par les plantes, mais il dépend d'un facteur secondaire important, soit l'espèce de la plante. Les différences interspécifiques dans le flux de CH₄ sont les aspects les plus étudiés du flux médié par les plantes, et de nombreuses études ont montré des différences significatives entre les émissions des espèces (Boon et Sorrell, 1995; Dacey et Klug, 1979; Hyvönen *et al.*, 1998; Kankaala *et al.*, 2003; Mikkela *et al.*, 1995; Sebacher *et al.*, 1985; Van Der Nat et Middelburg, 1998; Whiting et Chanton, 1996). Par exemple, dans une vaste étude mesurant les taux d'émission de 16 variétés de plantes aquatiques, Sebacher *et al.*, (1985) ont trouvé des taux d'émission par plante variant de 14,8 mg de CH₄ d⁻¹ à des taux trop bas pour être détectables. Ces différences dans les émissions de CH₄ peuvent d'abord être attribuées aux différences physiologiques interspécifiques, et surtout à la pressurisation interne permettant le flux induit par la pression, un mécanisme spécialisé lié à la photosynthèse pour transporter activement l'oxygène vers le système racinaire. On sait que les espèces qui présentent un flux induit par la pression, ou flux convectif, émettent plus que les plantes qui dépendent uniquement de la diffusion moléculaire pour le transport interne du gaz, et ont des régimes quotidiens d'émissions différents (Brix *et al.*, 1996; Kankaala *et al.*, 2003; Sebacher *et al.*, 1985). Chez les plantes présentant le flux convectif, les émissions diurnes seront 2 à 4 fois plus élevées que les émissions nocturnes, où seuls les échanges gazeux diffusifs ont lieu (Käki *et al.*, 2001; Kankaala *et al.*, 2003; Kim *et al.*, 1998). La quantité de biomasse émergeant de l'eau est également un facteur clé pour expliquer les écarts majeurs d'émissions interspécifiques. Dans une étude de Kankaala *et al.*, (2003) la biomasse émergente explique 60% de la variation spatiale observée dans les émissions de CH₄ littorales. Cette relation a été observée dans plusieurs autres études, et s'explique par le fait que plus de CH₄ est émis si une plus grande partie des stomates des plantes est connectée à l'atmosphère (fig. 1.7.3)

(Bergström *et al.*, 2007; Juutinen *et al.*, 2003; Laanbroek, 2010). Les plantes émergentes, telles que *Phragmites sp.* et *Carex sp.*, émettent généralement plus que les espèces flottantes dont plus de biomasse est submergée, telles que *Nuphea sp.* ou *Brasenia sp.* (Juutinen *et al.*, 2003)

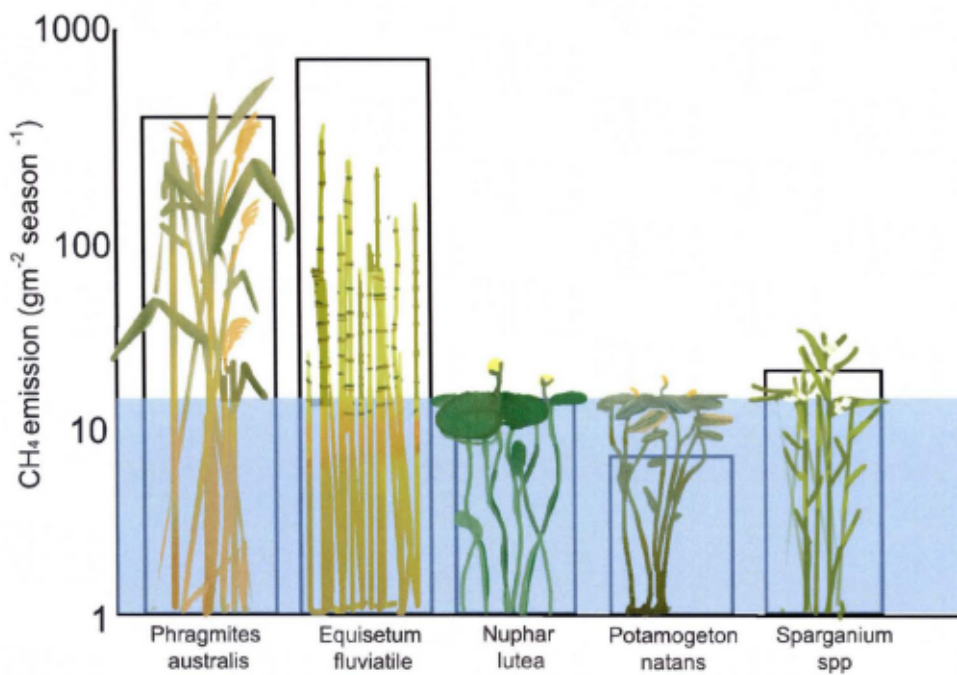


Figure 1.3 : Représentation visuelle des émissions de CH₄ en fonction de la biomasse émergente par espèce. Adapté de Laanbroek et al. (2010), estimation des émissions saisonnières totales de CH₄ par différentes zones de végétation dans un paysage boréal du sud de la Finlande (calculées par Laanbroek d'après Bergström et al. (2007).

Étendue de la zone littorale

Alors que la quantité de biomasse émergeant de l'eau est un facteur important déterminant la différence d'émission d'une plante à l'autre, la quantité totale de biomasse végétale, à la surface d'un lac, est un autre facteur secondaire contrôlant les émissions globales du lac. Les littoraux des lacs montrent généralement une grande variation intra- et inter-lac de la végétation et, par extension, de la qualité des sédiments, facteurs qui ont tous un impact sur les émissions de CH₄ (Juutinen *et al.*, 2003). Par conséquent, l'étendue de la zone littorale, habituellement déterminée par la morphologie du lac, aura un impact significatif sur les émissions de CH₄. La proportion des émissions lacustres totales provenant du littoral est rarement calculée, l'accent étant généralement mis sur les zones pélagiques, mais Smith et Lewis (1992) ont estimé que les littoraux pourraient être responsables de 90% des émissions totales de CH₄ du lac. L'étendue de la zone littorale par rapport à la surface totale du lac varie considérablement en fonction du profil de profondeur, des sédiments et des caractéristiques hydrologiques (Juutinen *et al.*, 2003), mais dans les régions nordiques, l'air du littoral domine d'ordinaire sur celle du pélagique (Kankaala *et al.*, 2003; Wetzel, 2001). Par exemple, dans une vaste étude sur les lacs finlandais, la superficie de la zone littorale avec végétation émergente représentait en moyenne 10,2% de la superficie totale du lac (Juutinen *et al.*, 2003b; Saunois *et al.*, 2016). Ils ont constaté que la contribution des zones littorales végétalisées, bien que représentant moins du quart de la superficie totale du lac, atteignait 60 à 80% du rejet total de CH₄ dans les lacs (Juutinen *et al.*, 2003) ce qui montre l'importance de la contribution du littoral sur la dynamique du CH₄ dans les lacs.

Autres facteurs secondaires

Un large éventail de facteurs est également connu pour avoir un impact, bien que plus faible, sur la dynamique du CH₄ dans le contexte de littoral végétalisé. L'ampleur de ces impacts varie également d'un site à l'autre, en raison de la grande variabilité entre les lacs, ainsi que de la végétation littorale (Saunois *et al.*, 2016). Il a été démontré que les tendances de variation du niveau de l'eau influencent les flux de CH₄; d'abord parce que le niveau d'eau est le principal déterminant de l'anoxie dans les sédiments et donc de la production et de l'oxydation du CH₄ (Moosavi et Crill, 1997; Roulet *et al.*, 1992). De plus, la fréquence des inondations semble être un facteur important, puisque l'extension des zones inondées n'augmente pas nécessairement les émissions de CH₄ si l'eau monte pour atteindre des zones inondées de façon peu fréquente (Juutinen *et al.*, 2003b). Ces zones inondées en intermittence, même lorsqu'elles sont inondées, auront un plus faible potentiel de production de CH₄ en raison des différences de communauté microbienne, de qualité des sédiments et de productivité générale du site (Juutinen *et al.*, 2003; Michmerhuizen *et al.*, 1996; Whiting et Chanton, 1993). Le niveau d'eau peut également influencer les plantes différemment en fonction de l'espèce, de la présence de pressurisation interne et de la quantité de biomasse émergente (Egertson *et al.*, 2004). Par exemple, les plantes émergentes qui utilisent un flux sous pression verront leurs émissions réduites si le niveau d'eau augmente jusqu'à un point où l'eau recouvre la structure de ventilation de la plante (Juutinen *et al.*, 2003b). Juutinen *et al.*, (2003b) ont également observé une réponse différente au niveau d'eau selon l'espèce, où les flux de CH₄ ont été significativement affectés pour les espèces de type graminée et carex, mais pas pour les espèces de type roseaux et de nénuphar. Outre les contraintes imposées par le niveau d'eau, la production, l'oxydation et les émissions de CH₄ dépendront de la température, principalement en raison de son fort effet sur l'activité des méthanogènes et de la production consécutive de CH₄ (Moore et Dalva 1993). La température aura également un effet sur la végétation elle-même, en influençant les activités

physiologiques des plantes (par exemple: respiration, ouverture des stomates) et aidera à la croissance (Alahuhta *et al.*, 2010; Mensing *et al.*, 1998). Ultimement, l'activité des méthanogènes (et donc la production de CH₄) dépend à la fois de la température et de l'approvisionnement en substrats. Dans les peuplements dispersés et moins productifs, l'efflux de CH₄ sera plus fortement corrélé avec la dynamique de croissance des plantes, tandis que dans les peuplements denses et productifs, les méthanogènes seront plus limités par la température dans les sédiments que par le substrat (Kankaala et Bergström 2004). Un autre facteur important influençant les émissions de CH₄ par les plantes est la quantité de radiation solaire, en raison de son contrôle direct sur la photosynthèse et le mécanisme de flux pressurisé, décrit précédemment (Kankaala *et al.*, 2003). Il a ainsi été démontré que le rayonnement solaire favorise le flux de masse sous pression et l'ouverture des stomates (Chanton *et al.*, 1993), ce qui augmente considérablement les émissions directes des végétaux (Paula Kankaala et Bergström 2004). D'autre part, cet effet dépendra de l'espèce, puisque les plantes à échange gazeux diffusif (sans pressurisation interne) ne montrent aucune variation du taux d'émission de CH₄ avec le rayonnement solaire changeant, bien que la conductance des stomates varie (Chanton *et al.*, 1993). Enfin, le moment de la saison est un autre facteur important lié aux émissions de CH₄ par les plantes, bien qu'indirectement, puisqu'il crée des changements temporels dans d'autres facteurs d'influence tels que la biomasse végétale, le niveau d'eau, la température et le rayonnement solaire. En effet, la quantité de biomasse végétale variera grandement tout au long de la saison, au fur et à mesure que les plantes pousseront et commenceront la sénescence et, dans une certaine mesure, affecteront également la quantité de matière organique ajoutée aux sédiments. De plus, le niveau de l'eau sera également fortement influencé par le temps de la saison, notamment en raison de la fonte des neiges ou d'une température plus élevée entraînant une sécheresse. Les changements de saison induisent également des changements de température et de rayonnement solaire, à mesure que les heures d'ensoleillement changent.

1.7.3 Facteurs influençant les autres voies d'émissions

Impact sur la diffusion et l'ébullition

La présence de macrophytes, même si elle affecte directement les émissions de CH₄ dans les peuplements végétalisés, a également un impact sur d'autres composants de flux qui pourraient à première vue ne pas sembler liés aux plantes. L'étendue ou la couverture de macrophytes à la surface du lac peut également avoir un impact direct sur l'émission de CH₄ en affectant la vitesse de transfert de masse entre l'atmosphère et la surface de l'eau. La présence de plantes, comme un lit de nénuphars flottants ou une colonie de roseaux dense, diminuent la turbulence produite habituellement par le vent et diminuent ainsi la libération de CH₄ par diffusion à la surface de l'eau (Poindexter *et al.*, 2016). De plus, en fournissant de la matière organique aux sédiments, les plantes mèneront à une augmentation de la méthanogénèse et à une augmentation conséquente de la quantité de CH₄ diffusée dans la colonne d'eau vers la surface, influençant ainsi le flux diffusif de l'interface air-eau. Le bilan final de ces deux effets opposés reste toutefois inconnu. Comme mentionné précédemment, il a également été démontré que la présence de macrophytes affecte la composante du flux ébullitif, en affectant la composition gazeuse des bulles et en provoquant une diminution globale de la quantité de bulles émises dans les zones peuplées. Les bulles provenant des zones peuplées de végétaux contiendront généralement plus de N₂ et d'O₂ et moins de CH₄ que les bulles provenant des zones exemptes de végétation. De plus, le CH₄ dans les peuplements de macrophytes sera pompé par le système racinaire de la plante, entraînant une diminution du CH₄ dissous dans l'eau interstitielle des sédiments. La possibilité de concentrer suffisamment de CH₄ pour la formation de bulles diminue, cet effet étant encore diminué par l'apport d'O₂ par les plantes à la rhizosphère anoxique (Chanton *et al.*, 1989).

À la lumière des nombreux facteurs qui influencent la dynamique du CH₄ et des nombreux facteurs qui influent sur la dynamique du CH₄, nous pouvons observer que

bien que plusieurs de ces facteurs soient complémentaires, d'autres agissent de façon opposée, tandis que d'autres agissent comme catalyseur. Si l'effet de chacun de ces facteurs a été décrit individuellement, nous ignorons encore quel est l'effet net de tous ces processus contrastés et comment ils peuvent influencer la dynamique du CH_4 d'un écosystème lacustre entier ou même les émissions lacustres globales.

1.8 Objectifs et hypothèses

Nous savons que les plantes émettent du CH_4 directement dans l'atmosphère et que leur présence influence la dynamique du CH_4 de diverses façons; par conséquent, je vais étudier deux habitats de macrophytes, dominés par différentes espèces, des types flottants et émergents. **Objectif 1:** Mon premier objectif sera de quantifier les émissions totales des habitats végétalisés d'un lac boréal fortement colonisé, le lac Simoncouche, en évaluant les émissions directement à partir des plantes et ce pour deux habitats de macrophytes différents afin de d'observer les potentielles différences interspécifiques. J'évaluerai également les autres voies d'émission qui peuvent être affectées par la présence de plantes, c'est à dire le flux diffusif et ébullitif. Pour ce faire, je mesurerai les trois composantes de flux individuellement, afin de décrire leur importance relative dans le contexte d'un habitat végétalisée. Dans un premier temps, je mesurerai le flux direct des plantes et la diffusion à l'interface air-eau des habitats de macrophytes en utilisant la technique de la chambre flottante. Comme il a également été démontré que les plantes ont un impact sur la production de CH_4 dans les sédiments, j'étudierai également la contribution de l'ébullition relative, avec l'utilisation de trappes à bulles.

Hypothèse 1: J'émet l'hypothèse que le flux direct des plantes sera la voie d'émission la plus élevée dans les habitats de macrophytes, et que parmi les plantes, les émissions directes des espèces émergentes seront plus élevées que celles des espèces flottantes. Le flux diffusif sera la composante de flux seconde en importance,

puisqu'elle est diminuée par l'oxydation dans la colonne d'eau. Enfin, je m'attends à ce que l'ébullition soit le flux le moins important dans les habitats de macrophytes, car la présence de plantes diminue la probabilité que le CH_4 dissout dans l'eau interstitielle sédimentaire forme des bulles.

Objectif 2: Le deuxième objectif consistera à déterminer comment les différentes voies d'émission vont changer au cours d'une saison de croissance, car la durée et les différentes étapes de la saison de croissance peuvent avoir un effet important sur les plantes et la dynamique du CH_4 . Pour capturer correctement l'hétérogénéité temporelle de l'impact sur les plantes sur la dynamique du CH_4 , je vais prendre toutes les mesures décrites ci-dessus pour une saison de croissance, soit la période sans glace.

Hypothèse 2: Je prévois observer les concentrations de CH_4 les plus élevées juste après la fonte des glaces, quand le CH_4 produit pendant l'hiver et accumulé dans les sédiments et le fond anoxique est libéré. Je m'attends également à mesurer peu ou pas d'émissions provenant directement des macrophytes puisque les seules plantes présentes au printemps sont les vestiges en sénescence des plantes de la saison précédente. Je prévois également une augmentation du flux diffusif entre le printemps et l'été, avec des émissions des concentrations de gaz dissout maximales à la fin de l'été, puisque la biomasse totale des plantes se développera au printemps jusqu'à atteindre un pic à la fin de l'été avant la sénescence en automne. Les concentrations d'eau devraient également augmenter pour cette période, car la variation de la température aura un effet important à la fois sur l'activité des méthanogènes et sur la production de CH_4 dans les sédiments. Toutes les émissions et les concentrations dans l'eau diminueraient alors avec la fin de l'été et le début de l'automne à mesure que les températures diminuent et que les macrophytes entrent en sénescence. L'ébullition devrait être plus faible dès que les plantes émergeront au début de la

saison de croissance, mais augmenter encore lorsque les plantes commenceront à mourir.

Afin de pouvoir ultimement mettre en perspective les résultats obtenus et les comparer aux budgets régionaux, évaluerai l'impact des habitats de macrophytes précédemment évalué sur le budget de CH_4 du lac entier. **Objectif 3** Mon troisième objectif sera donc d'intégrer tous les processus étudiés dans les habitats de macrophytes afin de calculer les émissions totales de CH_4 pour les zones végétalisées, et de les comparer avec des habitats sans plante, ayant une profondeur similaire. La principale difficulté dans l'évaluation des émissions provenant des zones peuplées de plantes vient du fait que de nombreux facteurs influençant ces zones sont additifs, certains vont amplifier l'effet d'autres facteurs, d'autres les annuleront. Afin de capturer le portrait global de ce système complexe, j'utiliserai les mesures des différentes composantes de flux étudiées individuellement et les combinerai afin d'estimer l'émission totale de CH_4 pour la zone. Je comparerai ensuite ces résultats avec les observations des flux diffusif et ébullitifs dans les habitats non végétalisés du lac, semblables en profondeur et en distance du rivage.

Hypothèse 3: J'émetts l'hypothèse que la diffusion sera plus élevée dans les habitats végétalisés que dans les habitats non végétalisés. Puisque les plantes fournissent un substrat qui favorise une méthanogénèse plus élevée, le flux diffusif ainsi que le gaz dissous devraient être augmentés par une production accrue de CH_4 dans les sédiments, tandis que les plantes permettront un flux direct. D'autre part, je m'attends à ce que l'ébullition soit plus importante dans les habitats non végétalisés, car l'absence de plante permettrait la formation de bulles. Finalement, je m'attends à mesurer des émissions totales de CH_4 plus élevées dans les habitats végétalisés par rapport à ceux non-végétalisés.

Objectif 4: Mon dernier objectif est ensuite d'intégrer les différents habitats afin d'estimer un budget pour le CH₄ du lac, et de le comparer aux budgets publiés dans la littérature. Ce budget aura l'avantage d'inclure des mesures détaillées et représentatives des habitats végétalisés, rarement inclus dans les estimés, et de tenir compte à la fois des types de plantes flottantes et émergentes. Pour ce faire, j'utiliserai des mesures des habitats non végétalisés et végétalisés du lac pour calculer le budget total du lac, en caractérisant la variation spatiale du CH₄. Ces mesures me permettront ensuite de calculer un bilan des émissions pondéré spatialement en tenant compte de l'impact des macrophytes et de la variation des émissions entre habitats végétalisés non-végétalisés.

Hypothèse 4: Étant donné que les évaluations des émissions de CH₄ des lacs sont généralement effectuées dans les lacs les plus profonds non végétalisés, je m'attends que le budget global de la présente étude dépasse les estimations précédentes, et montrerais l'impact des habitats de macrophytes sur les émissions globales de CH₄.

CHAPITRE II

INTEGRATING VEGETATED HABITATS INTO WHOLE LAKE CH₄ AND CO₂ BUDGETS

2.1 Introduction

The potential importance of C emissions from freshwater systems is increasingly recognized for its significant contribution to the global C balance (Saunio *et al.*, 2016). However, global studies such as the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) report and regional upscaling studies highlight the need to better constrain the sources and sinks of C of these systems, especially from lakes, because the magnitude of their contribution remains uncertain (Bastviken *et al.*, 2011; Ciais *et al.*, 2014). We now know that most lakes emit CO₂ and CH₄ to the atmosphere (Bastviken *et al.*, 2004; Bastviken *et al.*, 2011; Huttunen *et al.*, 2003; Rasilo *et al.*, 2015; Raymond *et al.*, 2013). It is also clear that these emissions, and more especially those of CH₄, are highly variable across lakes within and across different regions (Huttunen *et al.*, 2003; Juutinen *et al.*, 2009; Rasilo *et al.*, 2015), and within a given lake, in time and space (DelSontro *et al.*, 2017; Riera *et al.*, 1999; Smith and Lewis, 1992). This large degree of among- and within-lake variability in CH₄ concentration and fluxes complicates upscaling of CH₄ fluxes, and points to the need to better understand its underlying regulation and pathways, as well as its relation to CO₂.

Much of the CH₄ that is observed in lakes is produced in anoxic environments, mostly in lake sediments and secondarily in anoxic hypolimnetic waters, although there is increasing evidence that there can also be CH₄ production in oxic water columns of lakes (Bogard *et al.*, 2014; Capone and Kiene, 1988; Feng *et al.*, 2015). There are multiple factors that influence the rates of CH₄ production and emission in the different lake habitats (Casper, 1992; Conrad, 2007; Devlin, *et al.*, 2015; Duc *et al.*, 2010; Huttunen *et al.*, 2003; Juutinen *et al.*, 2009; Saunois *et al.*, 2016), and there are also multiple processes and transport pathways that mediate the transfer of CH₄ from production sites to the atmosphere, including aerobic and anaerobic oxidation (Bastviken *et al.*, 2002; Kankaala *et al.*, 2006), diffusion in the water column, ebullition and direct plant-mediated transport (Bastviken *et al.*, 2004). The existence of these co-occurring processes complicates our mechanistic understanding of CH₄ dynamic in lakes and, from a more practical perspective, the accounting of CH₄ sources and fluxes within lakes.

Most whole lake CH₄ budgets have been traditionally based only on diffusive fluxes, and in most cases, only on estimates derived from open water sites (Saunois *et al.*, 2016). More recent work has begun to capture some of the spatial heterogeneity in diffusive fluxes that is known to exist between pelagic and littoral areas (Juutinen *et al.*, 2003), and also to incorporate ebullition into the whole lake CH₄ budgets (DelSontro *et al.*, 2016; Walter *et al.*, 2007; Wik *et al.*, 2016). Few studies to date have attempted to explicitly incorporate the potential contribution of emergent and floating-leaved vegetation to whole lake CH₄ budgets, and those that did are based on very fragmented data sets (i.e. Bastviken *et al.*, 2011). This still remains a major gap in our quantitative understanding of lake CH₄ emissions, particularly for boreal lakes, which are generally shallow with a large proportion of littoral area and extensive macrophyte development.

In lake littorals that are colonized by emergent plants, over 90% of CH₄ produced in the anoxic sediments may be emitted via plant-mediated transport (Van Der Nat and Middelburg 1998). Aquatic plants reaching the atmosphere, including floating-leaved, have indeed a direct influence on aquatic CH₄ emissions, since they can directly transport gas through their aerenchyma and thus allow CH₄ to avoid oxidation in the oxic water column (Dacey and Klug, 1979; Sebacher *et al.*, 1985). This direct transport mechanism has been well studied, especially in wetlands, but to some degree in lakes as well (Bergström *et al.*, 2007; Chanton and Dacey, 1991, Kankaala and Bergström, 2004). However, plants can also have indirect impacts on the local CH₄ dynamics within their habitats and at the whole lake scale. On one hand, they provide organic matter, via root exudates or decaying biomass upon senescence, which may also provide fuel for methanogenesis in the sediments (Marinho *et al.*, 2015), and favour anoxia in the hypolimnion and sediments (Capone and Kiene, 1988; Chanton *et al.*, 1993; Laanbroek, 2010). On the other hand, plants can promote depletion of sedimentary CH₄ via oxidation as their roots may supply the surrounding sediments with oxygen (De Bont *et al.*, 1978; Gerard and Chanton, 1993; King, 1994), therefore also influencing the rate of bubble formation and subsequent ebullitive flux. Furthermore, the presence of plants can also influence the physical environment, by modulating wind or heat-driven turbulence and therefore reducing gas exchange between water surface and atmosphere (Poindexter *et al.*, 2016). Some species such as *Typha latifolia* develop complex and dense root mats, which may act as barriers or traps for CH₄ bubbles, while plants rooted in the sediments, either floating or emergent, can provide an alternative escape path for CH₄ and thus reduce the formation of bubbles (Chanton *et al.*, 1989). All the above effects are likely to be plant-specific, and dependent on plant morphology and functional characteristics. In order to simplify accounting for all these aspects, here we focus our discussion on the potential effects of plants that meet two main criteria relevant to gas exchange: growing attached to the sediments, and to have some portion of the biomass emerging the water and thus exchanging directly with the atmosphere. The established

botanical terminology, such as Wetzel's (2001), differentiates emergent macrophytes and floating-leaved macrophytes based on their plant groups and other physiological aspects. However, note that for clarity purposes, we are grouping here both the emergent and floating-leaved species under the term "emergent" without referring to a specific taxonomic group, but simply denoting an aquatic plant with leaves and flowers that appear above the water surface, as opposed to the submersed species, and excluding as well the free-floating ones.

Previous studies have explored the mechanisms of each of these potential plant effects individually, aiming to quantify specific processes. For example, studies have attempted to estimate direct plant mediated CH₄ emissions by quantifying CH₄ efflux directly out from the aerial parts either by bagging the plants (Sebacher *et al.*, 1985) or considering emissions directly above the vegetated area using floating chambers (Kankaala *et al.*, 2003; 2005; Kankaala and Bergström, 2004). There have been attempts to upscale these potential direct plant mediated CH₄ fluxes across lakes (Bergström *et al.*, 2007; Juutinen *et al.*, 2003), which have shown that these may be significant relative to other components of the lake CH₄ budget. No study to date, however, has attempted to determine the net effect of the presence of vegetated habitats on the overall CH₄ emissions within a lake, and how this net effect may vary between different types of emerging plants. We still do not have the tools to effectively incorporate vegetated habitats into whole-lake CH₄ budgets, or to predict how changes in macrophyte cover or plant invasions may influence lake CH₄ budgets. One additional aspect of the problem is that we do not understand the interaction between CH₄ with the other main greenhouse gas emitted by lakes, CO₂. Although extensively studied on their own, what has seldom been studied is the joint effect of plant habitats on CH₄ and CO₂ dynamics, and in particular, the possibility that some of these effects may not be always additive but may offset each other.

Here we explicitly have assessed the direct and indirect effects of the presence of emergent macrophytes on both CH₄ and CO₂ fluxes in a boreal lake, and quantified the role that these vegetated habitats may play in the whole lake GHG budget. In order to obtain a complete assessment of the impact of plants on lake CH₄ dynamics, we consider the main pathways of emissions (direct plant emissions, diffusive fluxes and ebullition), and we further consider the extent of CH₄ oxidation throughout the water column and possible links to CO₂. We hypothesize that the presence of plants in littoral areas impacts the habitat's CH₄ dynamics by augmenting the CH₄ production in the sediments and overall emission to the atmosphere. To test this hypothesis we determined the net CH₄ emissions of two habitats dominated by two different types of emerging macrophytes, *Typha latifolia*, the common cattail, and floating-leaved *Brasenia schreberi*, the watershield, as well as of non-vegetated littoral habitats and open water pelagic areas within the lakes, for comparative purposes. We have built a net CH₄ and CO₂ emission budget for each of these different lake habitats for the entire open water season, and have integrated these to estimate a whole lake CH₄ and CO₂ budget, so that we can assess the relative contribution of vegetated habitats to this whole lake GHG budget. We also hypothesize that the presence of emergent plants may alter the balance between CH₄ production in the sediments and oxidation in the water column, with a higher proportion of CH₄ being consumed and turned to CO₂ in plant habitats. To test this hypothesis, we have determined CH₄ release from each of these habitats and have compared this to the fraction of CH₄ oxidized within the water column, the latter estimated using an isotopic mass balance.

2.2 Methods

2.2.1 Study site and experimental design

The study site, Lake Simoncouche (48.231929N, 71.250404W), is located in the Saguenay region of Quebec, Canada. It is a typical Canadian Shield lake, small and shallow (see table 2.1), within the Forêt d'Enseignement et de Recherche Simoncouche (FERS) of University of Québec in Chicoutimi. This lake was chosen because it is known to develop extensive beds of two different species of emerging macrophytes, emergent and floating-leaved. There is also a wealth of available complementary data for this lake, including data from an autonomous buoy installed by the Groupe de Recherche Interuniversitaire en Limnologie (GRIL) in 2013. Lake Simoncouche is located within a pristine watershed composed of mixed boreal forest, and has two major inlets, several ephemeral ones fed by rainwater, and one outflow. The inlets are sometimes dammed by beavers, periodically affecting the lake's water level. Simoncouche is a mesotrophic dimictic lake, with first ice appearing in the beginning of November, ice-melt occurring in late April or early May. To capture the whole seasonal variability, sampling started right after ice-melt in May 2016, and was carried on until the last week of October and the first days of November 2016.

Table 2.1 : General characteristics of Lake Simoncouche, obtained from the FERS, with volume and residence time obtained from Vachon & del Giorgio (2014).

Characteristics of Simoncouche	
Lake area	86.1 ha
Watershed area	2633 km ²
Volume m ³	1 812 894 m ³
Max and Mean depth	8m, 2.1m
Water residence time	50 days

The lake is long and narrow, and has three distinct basins separated by narrows; for this study we focused only on the southern and middle basins (Fig. 2.2), where we carried out detailed spatial and temporal measurements in order to reconstruct the full CH₄ and CO₂ balance. There is extensive coverage of *Brasenia schreberi* in the southernmost basin (40% coverage of this basin area) and in the central basin (10% of this basin area) from June to October, as reported by Vachon & del Giorgio (2014), and documented since 1983 by local observations made in the FERS station (Fig. 2.1). In addition, *Typha latifolia* has been increasingly spreading in the southern basin as well in recent years (19% coverage of this basin area).

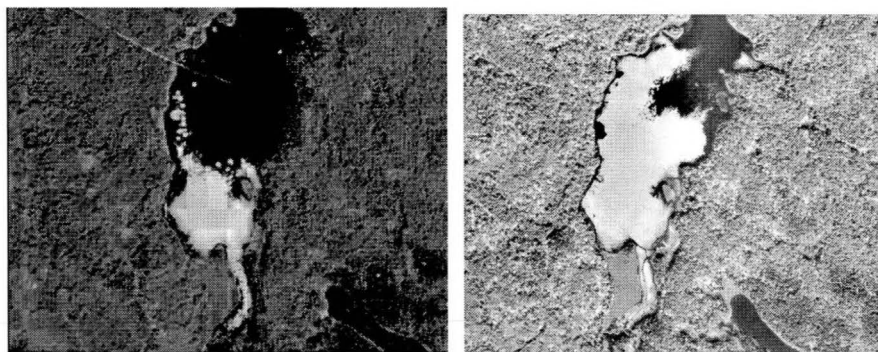


Figure 2.1: Aerial views of Simoncouche southernmost basin (left in 1983, at right in 1996) with, shown in white, a wide coverage of *B. schreberi*. (Source: FERS archives).

Mapping of study area, and delineation of habitats

We delineated recurring macrophytes areas using satellite pictures (years 2005, 2008, 2010, 2013, 2016, and 2017, Google Earth Pro 2018) and the most recent detailed plant inventory (2004) provided by the FERS. Within those areas (referred to as the vegetated or plant habitats), we sampled within two main beds of macrophytes over the entire sampling period: one of *Brasenia schreberi* (*B. schreberi* habitat) and one of *Typha latifolia* (*T. latifolia* habitat) (see fig. 2.2). We determined areas with no macrophyte development, and divided these into two habitat types: unvegetated littoral (depth <3m) and pelagic (depth ≥3m), collectively referred to as open-water habitat.

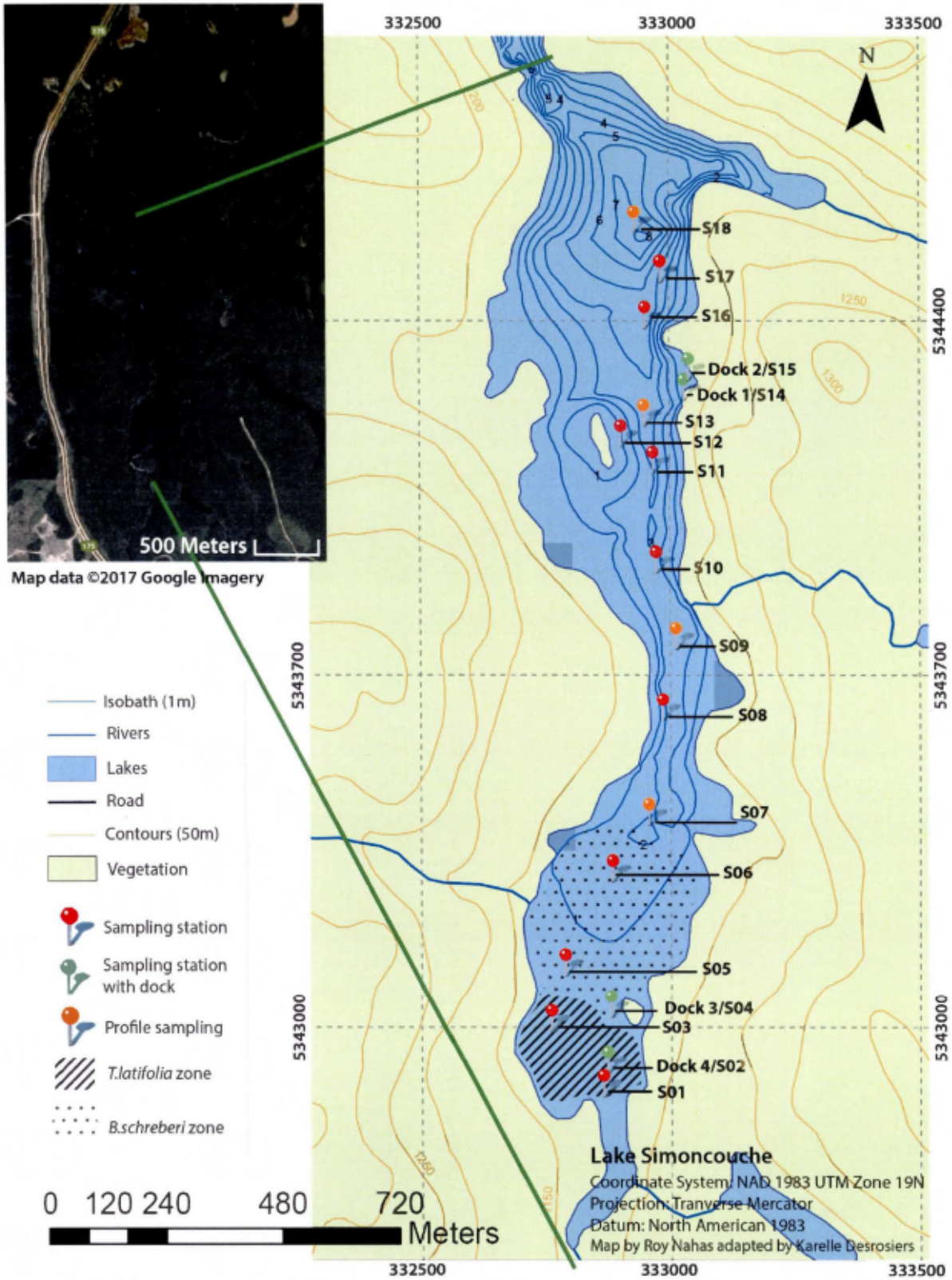


Figure 2.2: Disposition of docks, sampling sites and specific plant coverage on Lake Simoncouche. Map by Roy Nahas, adapted for the present figure

Dock installation:

In order to sample in the vegetated habitats over the growing season without disrupting the plants and the surrounding environment, we installed three floating docks (Candock Floating Dock Systems) in early spring of 2016, before the plants started to grow. The docks were installed in May following ice break-up, and could be reached by boat or canoe, while keeping the sampling spot relatively undisturbed. One dock was installed as a control station (i.e., open water habitat) in the middle basin, where the inventory of previous years had shown no presence of macrophytes. However, we observed growth of submerged macrophytes in this site by June, so another open-water habitat sampling station was deployed in a nearby, unvegetated location. The data for those two sites were ultimately averaged. Two other docks were installed in the southern basin, one within the bed of *B. schreberi* and the other within the bed of *T. latifolia*, where it had been observed in the previous years. Note that *T. latifolia* dock was inaccessible for the sampling campaign in July due to the massive growth of the plants, making the dock unreachable for sampling the second campaign of July. Samples for this region and period were taken in the *T. latifolia* area, but not at the dock.

2.2.2 Sampling

Sampling period

To capture the open-water seasonal variability, sampling started right after ice-melt in May 2016, and was carried on until the last week of October and the first days of November 2016. We visited the lake once per month with the exception of July, when we carry out two biweekly samplings. In each campaign, we took detailed measurements of surface water CH₄ and CO₂ concentrations as well as water column profiles, water / air and plant-mediated diffusive fluxes using floating chambers, ebullitive gas fluxes using bubble traps and floating chambers, and sediment fluxes

using benthic chambers. We made complementary measurements of dissolved O₂, temperature and pH using a multi-parameter probe (YSI 5000®).

Ambient gas concentrations and $\delta^{13}\text{C-CH}_4$: Headspace technique and sample analysis

We used the headspace technique to collect dissolved gases in lake water in order to measure the partial pressure or concentration of CH₄ and CO₂ (McAullife, 1971). The technique consists of mixing sample water with a known volume of a known gas phase, here ambient air, by shaking the bottle (i.e., 2 minutes) until a state of gas equilibrium is reached between the liquid and gas phases. Headspace gas is then injected (if contained in syringe) or pumped out (using a peristaltic pump when contained in a glass bottle with stopcock outlets) into an airtight super-inert foil bag (Sigma-Aldrich Canada Co., Canada) or an exetainer vial (Labco, UK). Gas samples were later run in a portable greenhouse gas analyser (UGGA, ABB-Los Gatos Research) to determine gas concentrations, or in a cavity ringdown spectrometer (CRDS, Picarro G2201-i, Picarro Inc) to determine stable carbon isotopic composition of CH₄ and CO₂ ($\delta^{13}\text{C-CH}_4$ and $\delta^{13}\text{C-CO}_2$) (see paragraph bellow). Dissolved gas concentrations were calculated using the measured headspace concentrations, water-to-headspace ratio, ambient air gas concentrations, and Henry's Law (e.g., Bastviken *et al.*, 2010; Rasilo *et al.*, 2015).

For isotopic composition of CH₄ ($\delta^{13}\text{C-CH}_4$), we used a CRDS with a Small Sample Isotopic Module (SSIM, Picarro Inc.). Sub-samples for $\delta^{13}\text{C-CH}_4$ were taken from exetainer vials collected in the field, using gastight glass syringes. For samples with CH₄ concentrations under 200 μAtm , 20 mL of sample was injected directly into the SSIM for analysis. Samples exceeding this threshold samples were also directly injected into the SSIM but diluted using ultra-pure zero air (Praxair Canada Inc., Canada) using the dilution mode of the SSIM to avoid possible interference of laser paths at high CH₄ concentrations. Isotopic data are reported in the standard delta (δ)

notation expressed in per mil (‰) relative to the standard Vienna Pee Dee Belemnite (Whiticar, 1999). The calibration of $\delta^{13}\text{C-CH}_4$ values was done using three certified isotopic standards (Liso1, -66.5 ± 0.2 ‰; Tiso1, -38.3 ± 0.2 ‰; Hiso1, -23.9 ± 0.2 ‰; Isometric Instruments, Canada). Final $\delta^{13}\text{C-CH}_4$ values were corrected for isotopic mixing with ambient air using the seasonal mean of air values.

Sampling for surface water CO_2 and CH_4

The partial pressure of CO_2 and CH_4 was measured at 18 sites in the lake, spread across the south and middle basin (see Fig. 2.2), covering vegetated and non-vegetated, and open water habitats. At each site, we collected water about ≈ 30 cm below the surface by filling duplicate 1 L Nalgene glass bottles, and carried out a headspace extraction as described above; the gas recovered was then injected into foil bags for later analysis of concentration, and a subsample into exetainer for $\delta^{13}\text{C-CH}_4$ and $\delta^{13}\text{C-CO}_2$. Water temperature was taken in situ in the lake, and in the bottle after equilibration and sampling. At each site, data was collected for pH, dissolved oxygen, and water conductivity using a multi-parameter probe (YSI 5000®), while atmospheric pressure, air temperature and wind speed were taken using a Kestrel® handheld weather and wind meter. Average pelagic wind speed for modelling of the gas exchange coefficient (k) and gas fluxes, as provided by the autonomous buoy located in the middle of the bay, located at the deepest point of the lake. Lake depth was measured using a portable water depth sounder gauge. We also collected an ambient air sample every sampling day for CO_2 and CH_4 atmospheric concentration.

Depth profiles of gases

At 4 of the 18 sampling sites (S02, S04, S14, S15 see fig.2.2), we carried out vertical profiles by sampling every meter until reaching the sediment. Those 4 sites were chosen based on their maximum depths (i.e., 1.5, 2, 3, and 8 m) in order to capture a

representative range of morphometry within the two bays of Simoncouche, which have a maximum depth of 8m and an average depth of 2.5 m. For each sample, we applied the same treatment as surface water samples described in the surface sampling section.

Floating chamber measurements of CO₂ and CH₄ water / air exchange

In each campaign, CH₄ and CO₂ fluxes across the air-water interface were measured in a subset of the sites (“dock” sites, fig. 2.2), in order to determine the fluxes and also gas exchange coefficients in the presence and absence of plants. These short-term fluxes were measured using a 20.8 L transparent floating chamber (FC) that allows passage of photosynthetically active radiation (PAR), made from a round 20.8L polypropylene round storage bin (Cambro©) encased by a float made from a ring of high density, closed-cell foam (EVA foam, Nordesco Inc. Industries). The inside of the chamber had a battery driven fan and a thermometer, and was connected in a closed loop to the UGGA for continuous (1 sec. resolution) measurement. Fluxes were measured twice per site for 10 minutes with ~2 minutes flushing in between. Temperature in the chamber was recorded at the beginning and end of each time course, along with air temperature, pressure, wind speed (Kestrel© handheld weather and wind meter), water temperature, and dissolved CH₄ and CO₂. Short-term fluxes were measured once per campaign, with the exception of *T.latifolia* dock, where measurements were taken twice in 2 locations around the dock to capture the high spatial heterogeneity of the site (mixed dead and alive plants). Plants in the Typha habitat had to be folded and maintained in position with twine when put under the chamber to avoid damaging the plants. Diffusive CO₂ and CH₄ fluxes were calculated using the following equation:

$$Flux (mmol m^2 d^{-1}) = \left(s \left(\frac{8.31451 * \sigma T^{\circ}}{P} \right) ChR \right) 1000^{-1}$$

where s is the slope of the rate of gas accumulation in the chamber with time (ppm min^{-1}), 8.31451 is the gas constant R , σT° is the mean of the chamber's temperature at beginning and end of measurement, P is the atmospheric pressure in kPa, ChR is the ratio between the volume (cm^3) and the base area (mm^2) of the chamber, and 1000 is a unit conversion factor to obtain a flux in mmol of gas.

Flux calculation and modelling gas transfer

Placing a chamber over an area captures the total areal emissions of the site, including diffusive, plant-mediated if there is vegetation emerging within the chamber, and potentially ebullitive flux as well, if bubbling occurs during the time course. Regarding the latter, the occurrence of a bubble during a chamber flux time course typically results in a sudden step-like jump of gas concentration that contrasts with the otherwise linear increase in the headspace gas concentration (see example in Fig. 2.3.3). As we explain in the results, although bubbles are very rarely encountered in short term chamber deployments in open lake waters, there were some habitats in Lake Simoncouche where these occurred very frequently, and we therefore had to develop a strategy to systematically differentiate purely diffusive from ebullitive portions of the time course. For each chamber incubation that we carried out we identified any potential ebullition-related jumps in the concentration, and removed these from the time course and left only the linear portions of the time course, and used these resulting mean slope in the calculation of the diffusive flux (ebullitive fluxes estimated from chambers were treated separately, see “Ebullitive fluxes” below). The first seconds after chamber deployment were also discarded because there often were sudden swings in gas concentration resulting from the initial equilibration between the inside of the chamber and the air-water interface.

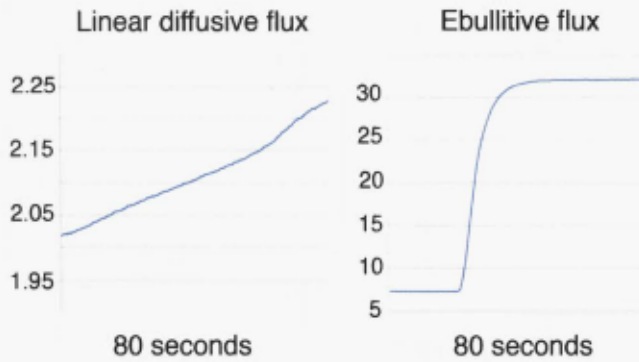


Figure 2.3: Examples of chamber time courses of CH₄ (ppm) accumulation with linear, diffusive flux (a) compared with typical jump-like ebullitive flux (b) over the same period of time.

Estimating direct plant-mediated CH₄ transport

The resulting flux measurements, after discarding ebullition events, can still include plant-related emissions, if emerging plants were present within the chamber, and we used the difference between the expected diffusive fluxes and the actual measured fluxes to quantify the latter. To do so, we modelled the gas transfer velocity (k) k_{600} for each of the sites where we carried chamber measurements that involved vegetation emerging to the surface, using the equation from Vachon and Prairie (2013):

$$k_{modelled} = 2.51(\pm 0.99) + 1.48(\pm 0.34) \times U_{10} + 0.39(\pm 0.08) \times U_{10} \times \text{Log}_{10} LA$$

where U_{10} is wind speed at 10m height (m/s), and LA is lake area in km². U_{10} was averaged per campaign, and obtained from the meteorological stations located in the nearby GRIL buoy, with the exception of October where the buoy had been retrieved for winter storage and we used handheld Kestrel data for wind speed. The expected diffusive flux can then be modelled as:

$$Flux_{modelled} (mmol m^{-2} d^{-1}) = k_{modelled} \times (Surf\ gas - gas\ equil.\ Sat)$$

where *surf gas* is the average measured surface concentration of the gas, in $\mu\text{mol/L}$, and *gas equil. Sat* is the gas equilibrium saturation point, in $\mu\text{mol/L}$:

$$\text{Gas equil. Sat} = (\text{gas}_{\text{ambient}} \times \text{Atm } P) \times \text{pkH}$$

where *gas_{ambient}* is the measured partial pressure of air (in ppm), *Atm P* is the atmospheric pressure in atm, and *pkH* is the gas's solubility at sampling temperature.

In the case of *T. latifolia* beds, the density of plants is such that models of *k* that have been developed for open waters simply do not apply due to wind attenuation. For *T. latifolia* site, we used the model for in-canopy *k* developed by Poindexter *et al.*, (2016) to derive average values of *k* for diffusive gas exchange. Based on this study, we assumed that diffusive *k* within the *T. latifolia* beds averaged 0.1 cm/h between 6am and 3pm, and 1 cm/h after 3pm (to account for heat flux), with the exception of May measurements, where plants were still in the early stages of growth and not high enough to be accounted as a canopy sheltering from wind.

To determine the plant-mediated portion of the measured CH_4 flux, we first selected all plant-habitat samples for which $\text{CH}_4 \text{ flux}_{\text{measured}} - \text{flux}_{\text{modelled}}$ was outside the range for $\text{flux}_{\text{measured}} - \text{flux}_{\text{modelled}}$ of unvegetated habitats. We then assumed that the difference between $\text{CH}_4 \text{ flux}_{\text{measured}}$ and $\text{flux}_{\text{modelled}}$ represented the plant-mediated CH_4 flux, while $\text{CH}_4 \text{ flux}_{\text{modelled}}$ accounted for strictly diffusive flux in plant habitats. In the case of CO_2 , we often encountered negative fluxes (net uptake) in these vegetated habitats, and also large but extremely variable deviations of observed K_{CO_2} relative to the modeled k_{CO_2} , clearly driven by the net metabolic balance of the plants (photosynthesis vs. respiration), as well as of the water itself. These deviations in CO_2 exchange are not analogous to those driven by the direct plant-mediated transport of CH_4 , which is a unidirectional and always with the same sign. In the case of CO_2 in vegetated habitats we therefore used modeled diffusive fluxes whenever the measured

values deviated on either sign from those expected from purely diffusive exchange based on the average wind and turbulence conditions. We did not attempt to estimate the direct plan-mediated uptake or release of CO₂, because as opposed to CH₄, this is highly variable and time dependent, and our sampling scheme did not allow to capture this variability.

Determining open water diffusive fluxes

In the unvegetated littoral, as well as in the *B. schreberi* beds, we used the actual fluxes of both CH₄ and CO₂ measured with the chambers and corrected for potential bubbles as described above. For the pelagic, for which we had surface water concentrations but not actual chamber measurements (sites of depth <3m, S13, S16, S17, S18 in Fig. 2.2), we estimated diffusive fluxes using modeled k_{600} as described above, and the measured pCO₂ and pCH₄, with the exception of September where we took *in situ* flux measurements in S18, the deepest point of the lake.

Sediment fluxes

In order to measure CH₄ and CO₂ fluxes from the sediment-water interface we used benthic chambers. We first installed PVC benthic collars in the sediment approximately 2 weeks before the first sampling in order for the sediments to settle following the disturbance caused by collar deployment. Two collars were deployed at each of the sampled habitats, except in *T. latifolia* zone as the extremely dense roots, as well as disturbance by local fauna (*i.e.*, beavers) prevented effective installation. Benthic chambers (volume, 18.53 L, surface area 0.05 m²) were made of Plexiglas covered with aluminum tape and with 5 m of PVC tubing connected to the lid for sampling. Chambers were installed by scuba diving, with care taken not to disturb sediments, and deployed for 24 hrs at a time, once per habitat and season. Sample t_0 was taken right before installation of the chamber, and t_1 after 24 hrs, when the chambers were sampled from the docks using the PVC tubing connected from the

lid via a peristaltic pump. We filled 500 ml of chamber water into two 1 L Nalgene glass bottles from each chamber, after purging water contained in the tubing. Gas was collected using the headspace technique, and ~30 ml of gas was injected into duplicate 12 ml exetainer tubes for isotopic analysis. The remaining gas was injected into foil bags for concentration analysis on the UGGA. Diffusive sedimentary CO₂ and CH₄ fluxes were calculated using the following equation:

$$Flux_{sediment}(mmol\ m^2\ d^{-1}) = \left(\frac{\Delta\ gas\ [C]}{V} * SA^{-1} \right) * 1000$$

where $\Delta\ gas\ [C]$ is the difference in gas concentration in the chamber between the initial and final time points, in $\mu\ mol/L$, V is the chamber volume in L, SA is the surface area of the chamber in m^2 and 1000 is a unit conversion factor to obtain a flux in mmol of gas. Sediment flux measurements using benthic chambers proved to be quite challenging on the field, for a number of reasons including the difficulty of installing semi-permanent material in the sediment substrata, damages by local fauna, and the decay of the material kept underwater for a long period. As mentioned earlier, we were unable to sample in *T.latifolia* habitat as the root system of the plants did not allow deployment of chamber in the sediments, and in addition beavers repeatedly disrupted the set-up when deployed in the vicinity of the plants. Additionally, other technical issues prevented sampling in the unvegetated dock 1 (S14) in June and in August, and in all sites in September. Extremely low ambient temperatures in October prevented sampling in more than one site (unvegetated dock S14).

Ebullitive fluxes

Bubbles were collected using plastic funnel traps (area = $0.3\ m^2$) with a 500 ml Nalgene glass bottle, filled underwater with in situ lake water and screwed onto the funnel. Funnels were maintained afloat (30 cm from sediments) using a foam cylinder in a ring shape attached to the funnel with polyester ropes. Funnels were attached in

lines of 3, with about 1.5 m between each and anchored at each end to maintain the lines in their position. The funnels were deployed at the end of every sampling campaign, and collected at the beginning of the next one, thus deployment time was usually ~3 weeks. Bubbles were sampled when at least 100 ml of gas had accumulated in the bottle. The collection bottle had a cap equipped with two ports, one long enough to reach the gas in the bottle while it was upside down, the other short enough to remain in the water within the bottle while it was upside down. The cap was screwed onto the bottle underwater upon sampling while the bottle was still upside down in order to be able to collect bubble gas without inadvertently mixing the gas and water phases. In order to first sample the water in the collection bottle, a 60 ml plastic syringe filled with lake water was connected to the longer tube with an empty second syringe connected to the shorter tube. As water was slowly injected, 30 ml of sample water filled two empty syringes. We then filled the sample syringes with 30 ml of ambient air and shook for 2 minutes to equilibrate. Headspace gas was then injected into two 12 ml (over pressured) exetainer tubes for concentration analysis using Shimadzu GC-8A Gas Chromatograph (GC) with flame ionization detector. Finally, bubble gas was collected using a dry 60 ml syringe with a water filter to prevent moisture entering the sample syringe. The gas sample was then injected into 2 exetainer tubes for later concentration analysis on a GC and isotopic signature on CRDS. After sampling, the bottle water temperature was taken. Since this long deployment could allow for CH_4 diffusion from the collecting bottle back into the surface water or oxidation in the bottle, thus altering the CH_4 concentration and also its isotopic signature in the collected gas, we used freshly collected bubble gas to derive a true CH_4 concentration in fresh the sediment bubbles. We manually disturbed sediments in the sampled site to measure the CH_4 and CO_2 concentration and isotopic signature of fresh bubbles, and applied this concentration to the measured volume of bubble gas collected to obtain the ebullitive flux in terms on

mmol m⁻² d⁻¹ of CH₄ and CO₂, dividing the amount of gas collected over the deployment time (ml d⁻¹) by the funnel surface area (m²). When gas in the bottle was less than 25 ml (smallest quantity possible to sample), we assumed a flux of 0.00 mmol m⁻² d⁻¹, whereas funnels that had accidentally turned over (due to storm events or strong winds) were considered as missing data even if gas was present in the bottle. We also estimated ebullitive fluxes while measuring diffusive and plant-mediated fluxes with the floating chambers and UGGA. As described above, these ebullitive fluxes were easily recognizable as sudden step-up jumps of gas concentrations that contrast with the otherwise linear diffusive accumulation of gas that is typically observed in these time courses; these bubbling events occurred almost exclusively in *B.schreberi* vegetated areas. We visually inspected all the chamber incubations, identified those where one or more ebullition events had taken place, isolated the event and calculated a Δ CH₄ and CO₂ (ppm) to obtain the total amount of gas released for a given event, and summed up the individual events occurring within a given chamber deployment, in order to derive a total ebullitive flux, expressed as mmol m² d⁻¹.

Fraction of CH₄ oxidized

Estimating oxidation using isotopic mass-balance approach

We used Thottatil *et al* (2018)'s non-steady state Raleigh model for closed system (Liptay *et al*, 1998) to estimate the extent of CH₄ oxidation (fraction oxidized, or f_{ox}) at two depths of the water column (in the benthic chambers at the sediment-water interface, and in the surface waters):

$$\ln(1 - f_{ox}) = [\ln(\delta^{13}C_{source} + 1000) - \ln(\delta^{13}C_{depth} + 1000)] / [\alpha - 1]$$

where $\delta^{13}C_{source}$ is the ¹³C signature obtained by manual sediment stirring, $\delta^{13}C_{depth}$ is the ¹³C signature in the water column at the depth measured, and α is the isotopic

fractionation factor for the epilimnion, as described by Thottathil *et al* (2018).

Determining $\delta^{13}\text{C}$ source signature

An estimate of ^{13}C signature of CH_4 as it leaves its source is necessary to determine the degree of oxidation in the collected samples throughout the water column (Thottathil *et al*, 2018). We used a sub-sample of the bubbles obtained by manual disturbance as the source signature $\delta^{13}\text{C}$ of CH_4 in the sediments. For this $\delta^{13}\text{C}_{\text{source}}$, we used the lightest signature collected among monthly replicates and calculated an average for the ice-free season for each habitat surveyed.

2.2.3 CH_4 and CO_2 mass balance for specific habitats and for the whole lake

For each of our sampling sites we estimated a total monthly flux by summing all flux components (diffusive, plant-mediated, and ebullitive). For the pelagic habitat, we assumed absence of ebullitive flux in areas of depth $> 3\text{m}$ (DelSontro *et al.*, 2016). For littoral areas where we did record bubbles, we used the average of funnel-collected and chamber-collected ebullitive flux, if both were recorded. We then estimated a mean annual flux for the sampling period for that given site, and then averaged this total fluxes for a given type of habitat, to derive an average total flux per habitat for the open water season. We further derived an average whole lake flux by combining the area-weighted flux estimates for each of the four habitats (see previous section “Mapping of study area, and delineation of habitats”). We could then determine the relative contribution of each habitat to this total lake CO_2 and CH_4 ice-free season flux. Note that in the case of CO_2 , the budget is not complete for the plant habitat because as explained above, we could not quantify the CO_2 fluxes that are directly mediated by the plants, so this portion of the budget remains open.

2.3 Results

General lake conditions

The lake stratified only in its deepest portion in the center of the basin from May to September, and the water column stayed completely oxic for the whole season, although there was some degree of stratification in some shallow sites (n=3, 2-3m deep) where very low oxygen conditions occurred near the sediments in late summer, with <1 mg/L in August and September. Lake water temperature for the sampling period ranged between 3.9 C° and 25.1 C°, with a gap between 15 and 10 degrees that occurred in late season as water turned over. For the sampling period, wind averaged 2.6 m/s, with a range between 0.2 m/s and 5.1 m/s. There was a clear seasonal macrophyte succession, with *T. latifolia* re-growing in the same beds that it had occupied in previous years, with a peak of growth in early June. *B. schreberi* was already present in May when sampling started, but only emerged later in June and it was not until July that it showed its maximum development, roughly in the same areas it had been detected in previous years.

2.3.1 Spatial distribution of pCH₄ and pCO₂ across the lake

The surface waters of the lake were consistently supersaturated in both CH₄ and CO₂ throughout the study period, with pCH₄ always > 95 ppm (Fig. 2.4.1a), and CO₂ > 477 ppm (Fig. 2.4.1b). For the whole ice-free period sampled, surface pCH₄ averaged 450 ppm when all the sites were considered, with plant habitats and unvegetated habitats averaging 665.6 ppm and 312.5 ppm, respectively. Surface water pCO₂ (fig 1.1b) showed a similar trend, with an average lake mean of 1188.5 ppm, and plant habitats and unvegetated habitats averaging 1755.8 ppm and 825.6 ppm, respectively. Both pCH₄ and pCO₂ exhibited a clear spatial gradient, with peaks in the vegetated habitats, shown in red in fig 1.1a and b, and gradually decreasing towards the unvegetated, pelagic areas shown in blue (Fig. 1.1a,b). A slight increase in pCH₄ was

also noticeable near sample site S15, which could potentially be attributable to submerged plants that were present in this area during mid-summer.

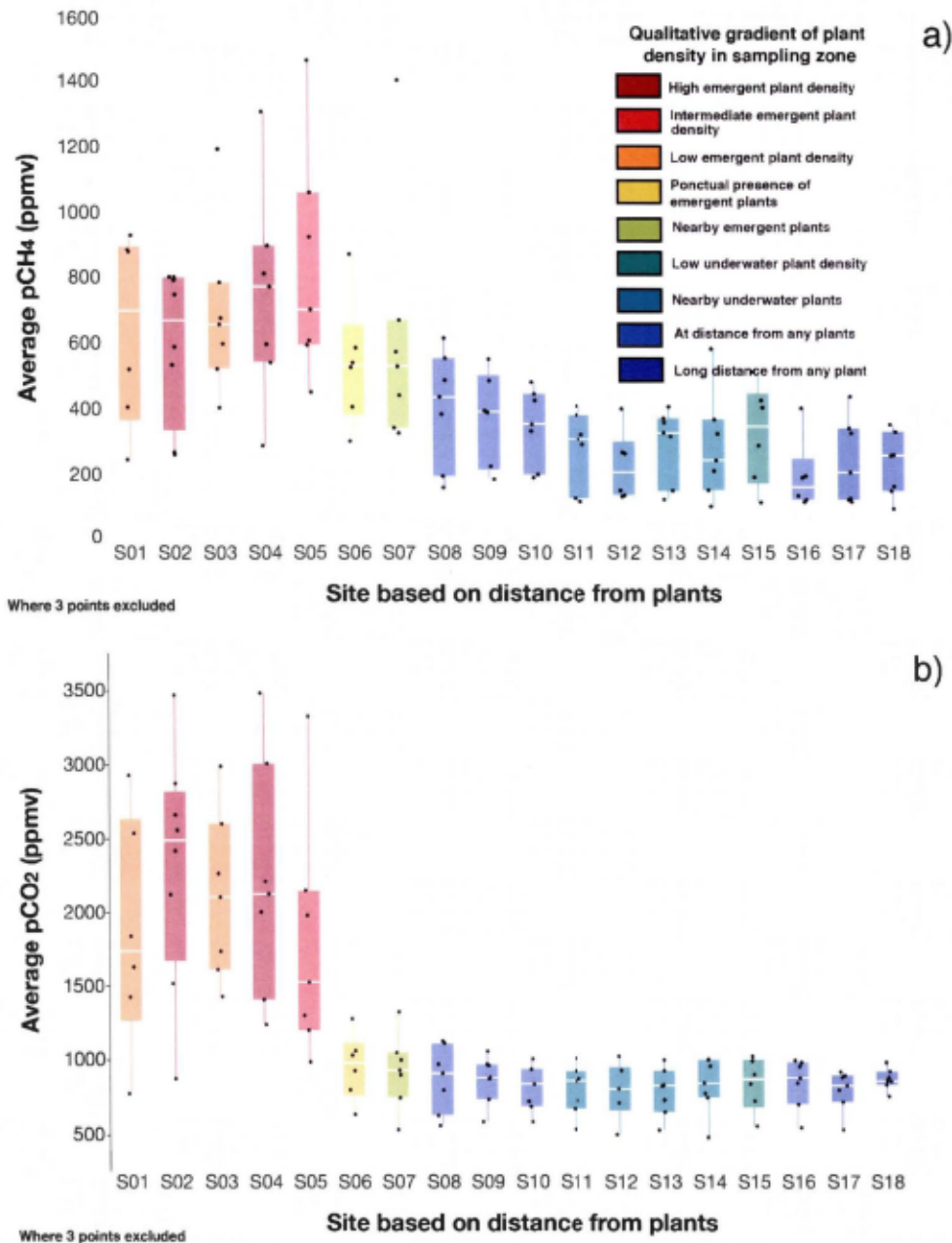


Figure 2.4: Average pCH₄ (a) and pCO₂ (b) in surface water for the ice free period (May-October, in ppmv) as a function of the site, ordered from the southern bay (S01) to the deepest point of the lake (S18), with S01 to S07 being vegetated habitats, and S08 to S18 being open water habitats (or unvegetated). The colors of the bar refer to a qualitative index of proximity of sampling site to the vegetated sites. Note that 3 values were excluded from this graphic representation because of their extreme high values, suggesting collection of bubble in the surface sample

2.3.2 Temporal variability

For the whole ice-free period, the average $p\text{CH}_4$ and $p\text{CO}_2$ for the vegetated habitats had greater seasonal variability than those in the unvegetated habitats (Fig 2.4.1). The mean range of $p\text{CH}_4$ per habitat, for the whole season, more than doubled between plant habitats and unvegetated habitats (respectively 812 and 335 ppm). The difference in range is even greater in terms of $p\text{CO}_2$, with a mean range in plants habitats of 1761 ppm and 452 ppm in vegetated and unvegetated habitats, respectively. Surface water $p\text{CH}_4$ and $p\text{CO}_2$ both peaked in August for both the vegetated and the open water habitats, and there was a clear seasonal pattern in surface water gas concentrations. This seasonal pattern was reflected in a temperature dependency in gas concentrations, which was stronger for $p\text{CH}_4$ (Fig. 2.4.2a) than it was for $p\text{CO}_2$ (Fig 2.4.2b) in the vegetated habitat, whereas in the open water habitat, only $p\text{CO}_2$ showed a significant relation with water lake temperature (Fig 2.4.2 b). For both $p\text{CH}_4$ and $p\text{CO}_2$, the relationship with temperature was stronger if the data from vegetated and non-vegetated sites were analyzed separately, since for any given temperature, there was a consistent and significant offset between the two. For $p\text{CH}_4$, the coefficient was higher in the open-water sites relative to the vegetated sites (0.06 versus 0.04, respectively, Fig 2.4.2a), suggesting a somewhat lower temperature dependency for the latter. The temperature dependency of $p\text{CO}_2$ was systematically lower than that of $p\text{CH}_4$, with similarly low coefficients in the vegetated and open-water habitats (0.03 and 0.02, respectively) (Fig 2.4.2b). Surface water $p\text{CH}_4$ and $p\text{CO}_2$ were in fact positively correlated within Lake Simoncouche, although to a higher degree in the plant habitats than in the open water habitat (Fig. 2.4.3), and the plant habitats presented a variation in $p\text{CO}_2$ about two orders of magnitude than that of $p\text{CH}_4$, whereas in the open water habitats, $p\text{CH}_4$ varied the most.

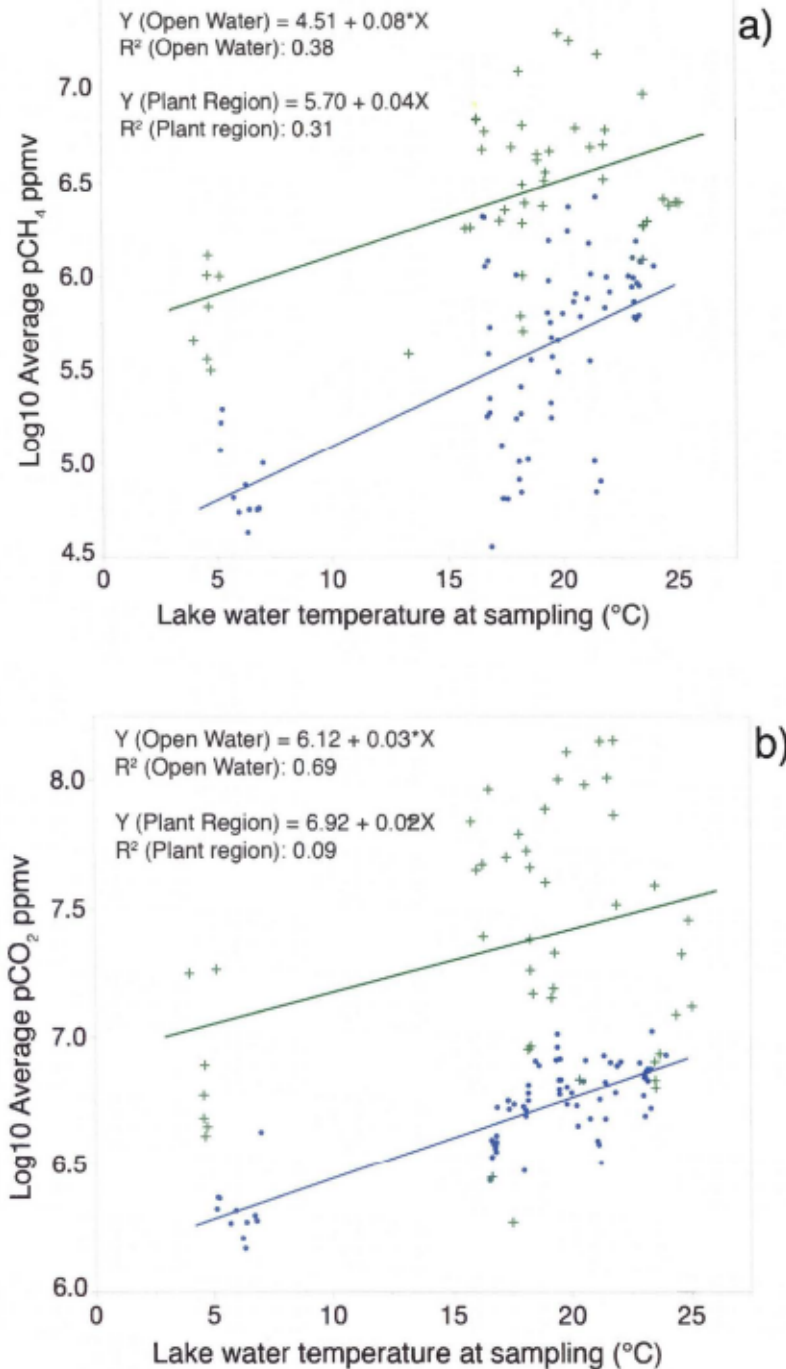


Figure 2.5: Ice-free period surface pCH₄ (a) and pCO₂ (b) (ppm) as a function of *in situ* lake water temperature (C°) at time of sampling. Green crosses indicate values for plant habitats, and blue dots indicate open water habitats, with corresponding fit lines, fit line equations, and R². 3 values were excluded from this graphic representation because of their extreme high values suggesting collection of bubble in the surface sample.

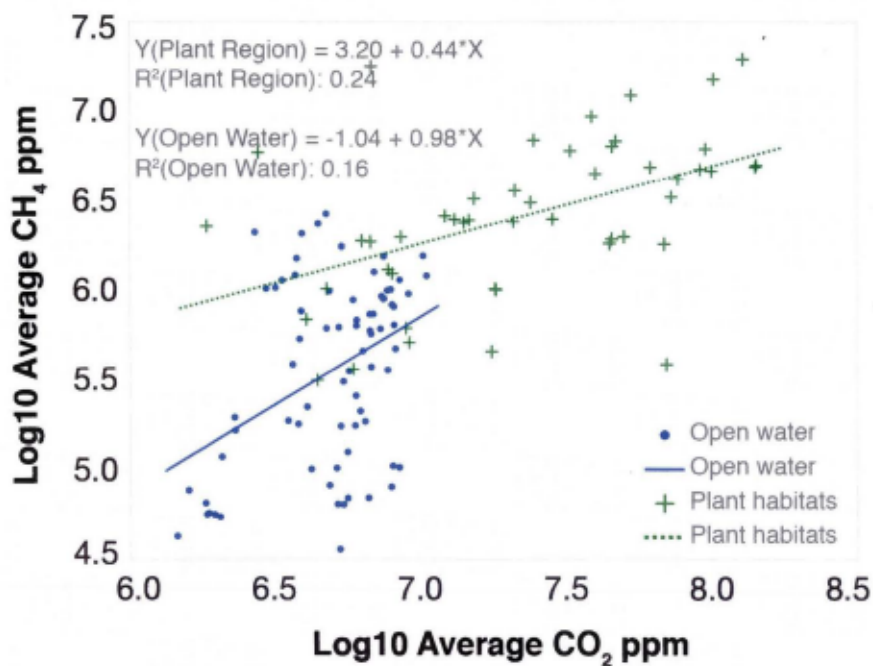


Figure 2.6: Log10 average of ice-free period surface pCH_4 as a function of Log10 average of ice-free period surface pCO_2 (ppm), per type of habitat, with green crosses indicating values for plant habitats, and blue dots indicating open water habitats, with respective fit line, fit line equation and R^2 .

Table 2.2: Ice-free season mean fluxes of CH₄ and CO₂ (mmol m⁻² d⁻¹) and their ranges (min-max) for the plant-mediated, diffusive, and ebullitive pathways of the four types of habitats

		Plant mediated flux (mmol m ⁻² d ⁻¹)		Diffusive flux (mmol m ⁻² d ⁻¹)		Ebullitive flux (mmol m ⁻² d ⁻¹)	
		Mean	Range	Mean	Range	Mean	Range
CH ₄	<i>T. latifolia</i>	30.33	0.0 – 82.6	0.24	0.0 – 0.6	6.81	0.0 – 24.0
	<i>B. schreberi</i>	0.62	0.0 – 4.3	1.10	0.2 – 1.8	15.89	0.0 – 44.5
	Unvegetated littoral	NA	NA	0.55	0.1 – 1.8	1.85	0.0 – 11.8
	Pelagic	NA	NA	0.73	0.2 – 1.5	0.00	0.0 – 0.0
CO ₂	<i>T. latifolia</i>			29.77	0.8– 70.7	0.34	0.0 – 2.1
	<i>B. schreberi</i>			110.37	44.4 – 172.7	7.46	0.0 – 36.2
	Unvegetated littoral			10.45	3.2 – 21.9	0.10	0.0 – 0.7
	Pelagic			32.28	17.9 – 46.1	0.00	0.0 – 0.0

2.3.3 Magnitude of diffusive, ebullitive, and plant-mediated flux

Chamber-based estimates of plant mediated CH₄ fluxes (fig 2.4.4a) were on average an order of magnitude higher in the *T. latifolia* habitat than in the *B. schreberi* habitat (30.3 versus 0.6 mmol m⁻² d⁻¹, respectively), whereas the ebullitive CH₄ fluxes in *B. schreberi* habitat were on average twice as high as those in the *T. latifolia* habitat, and more than eight times higher than in the unvegetated littoral habitats. It is interesting to point out that there were significant ebullitive CO₂ (fig 2.4.4b) fluxes in the *B. schreberi* habitat as well, as opposed to what was observed in the *T. latifolia* and the unvegetated habitat, where CO₂ ebullitive fluxes were not significant. The *B. schreberi* habitat thus had the highest ebullitive fluxes for both CH₄ and CO₂ (Table 2.4.1). Lowest diffusive fluxes of CH₄ were recorded in *T. latifolia* (0.2 mmol m⁻² d⁻¹), as a result of the sheltering provided by the plants in this area, while diffusive emissions in *B. schreberi* habitat were an order of magnitude higher than those of other sites (1.1 mmol m⁻² d⁻¹). A similar pattern of higher fluxes in *B. schreberi* is also present in diffusive fluxes of CO₂, where *B. schreberi* habitat emitted on average 110 mmol m⁻² d⁻¹, whereas *T. latifolia* and pelagic habitats had lower fluxes (29.8 and 10.5 mmol m⁻² d⁻¹, respectively). The relative contribution of each flux pathway to

the total emission budget of each site varied for both CH₄ and CO₂ (Figure 2.4.4). In *T. latifolia* habitat, most CH₄ emissions occurred via plant-mediated flux (81%), with a small contribution of ebullition (18%) or diffusive fluxes (>1%). In the *B. schreberi* habitat, this relation was shifted, with ebullition contributing > 90 % of the total emissions, and plant-mediated emissions and diffusion contributing little (4% and 6%, respectively). Ebullition was also a major pathway of emission in the unvegetated littoral (77%). Diffusive emission was the main pathway for CO₂ emissions in all sites, while most CH₄ emissions occurred via ebullitive flux, except in *T. latifolia* habitat.

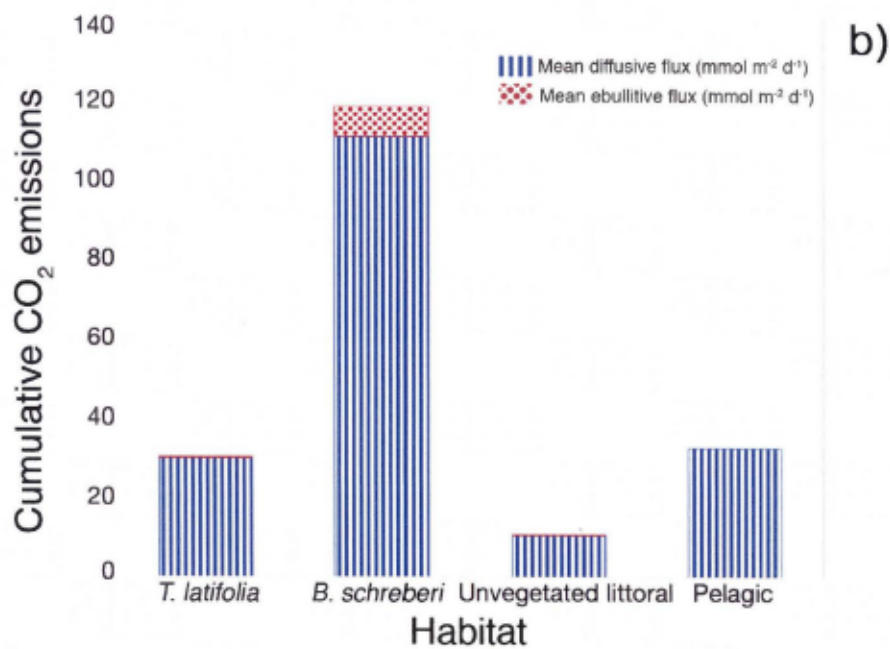
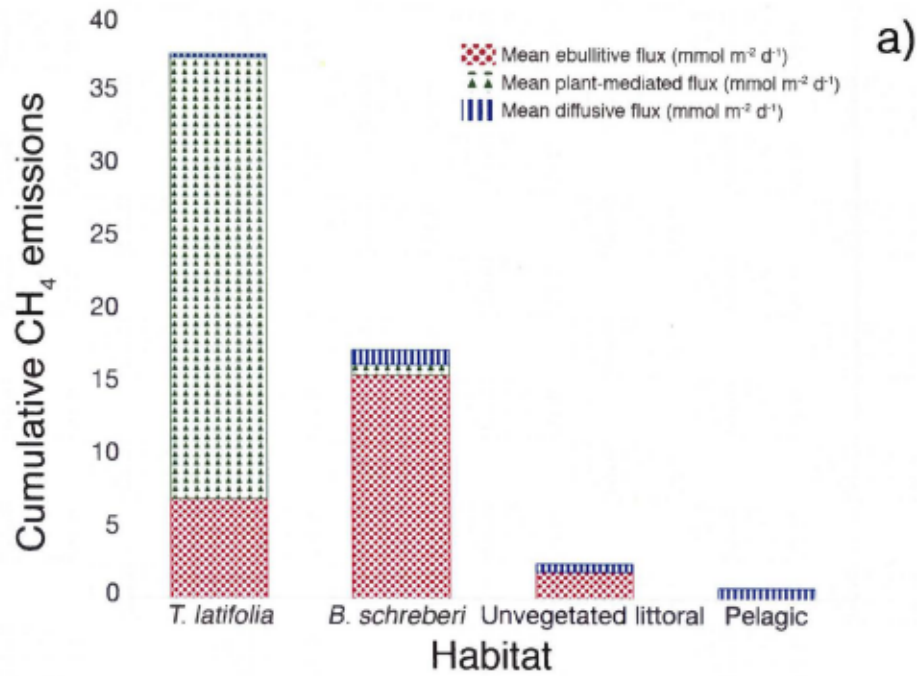


Figure 2.7: Ice-free season mean fluxes of CH₄ and CO₂ (mmol m⁻² d⁻¹) and their ranges (min-max) for the plant-mediated, diffusive, and ebullitive pathways of the four types of habitats

2.3.4 Seasonal trends of fluxes

Ebullitive CH_4 emissions (fig 2.4.5a) peaked in June and July for the two plant habitats and declined drastically by the end of July, as the unvegetated littoral habitat peaked. A similar trend occurred in diffusive CH_4 emissions (fig 2.4.5b) where all sites, excluding *T. latifolia* habitats (that peaked in August) were at their highest in July. Plant-mediated emissions CH_4 (fig 2.4.5c) in *T. latifolia* increased from June to peak by the end of July, but were negligible in *B. schreberi* habitat for the whole season. Diffusive fluxes of CO_2 (Fig 2.4.6a) had trends opposite to those of CH_4 , with a peak in July, and showed generally similar pattern of variation for all sites, although much higher for *B. schreberi*, and excluding *T. latifolia* habitat. Ebullitive emissions of CO_2 (Fig 2.4.6a) also differed from CH_4 , being negligible for all sites, except in *B. schreberi* where they peaked in late season (September).

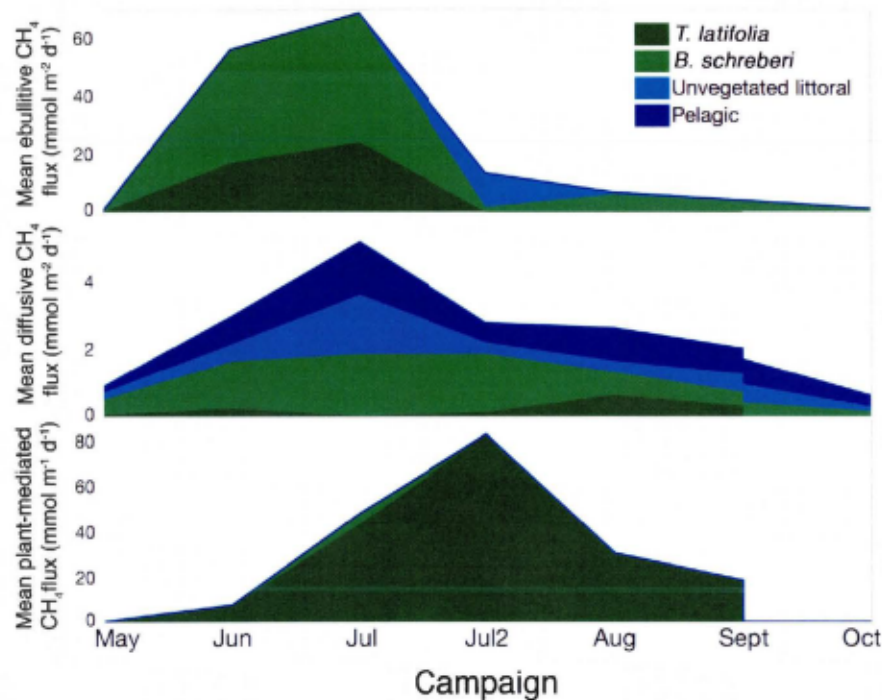


Figure 2.8: Seasonal variations in mean CH_4 fluxes, as a function of the sampling period, for the ebullitive (a), diffusive (b), and plant-mediated (c) pathways, for the four types of habitats surveyed (shown stacked)

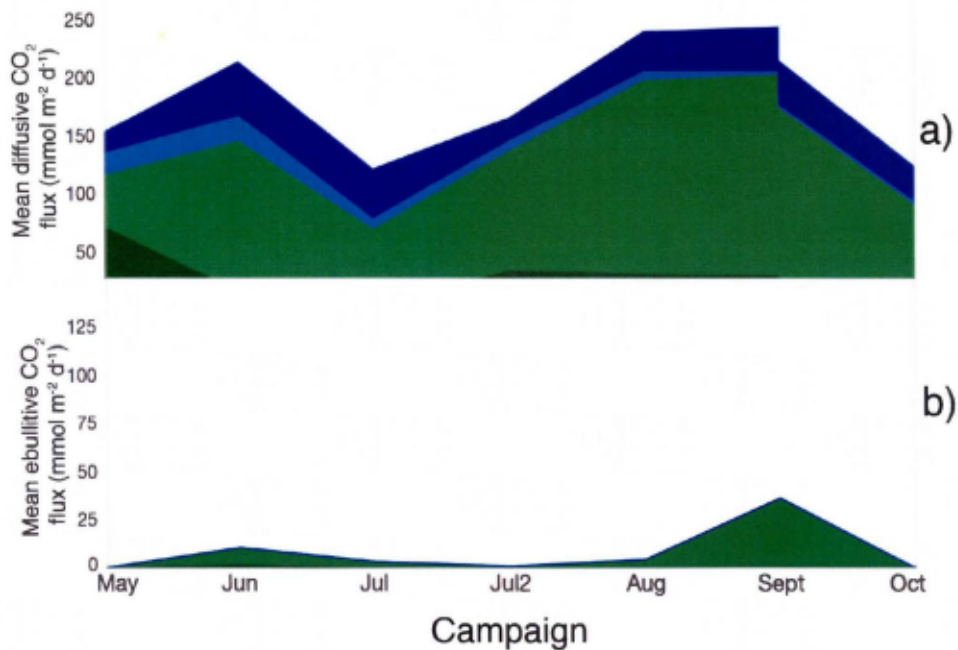


Figure 2.9: Seasonal variations in mean CO₂ fluxes, as a function of the sampling period, for the diffusive (a) and ebullitive (b) pathways for the four types of habitats surveyed (shown stacked).

2.3.5 Contribution of fluxes to total habitat emissions

When considering the sum of all CH₄ pathways (fig 2.4.7a) occurring in each habitat, the total daily contribution of *T. latifolia* habitat (mean 37.4 mmol CH₄ m² d⁻¹) was about twice that of *B. schreberi* habitat (mean 17.6 mmol CH₄ m² d⁻¹), ≈18 times higher than the unvegetated littoral habitat (mean 2.36 mmol CH₄ m² d⁻¹), and more than 50 times those of the pelagic (mean 0.7 mmol CH₄ m² d⁻¹), although these contributions were highly variable through the season, with ranges of 82.7 mmol m⁻² d⁻¹ in *T. latifolia* habitat, and 50.3 mmol m⁻² d⁻¹ in *B. schreberi* habitat. On the other hand, the total CO₂ daily emissions (fig 2.4.7b) were similar between the *T. latifolia* and the pelagic habitats, with means of 30.1 and 32.8 mmol m⁻² d⁻¹ respectively, while the lowest CO₂ emissions were recorded in the unvegetated littoral habitats, with a mean of 10.5 mmol m⁻² d⁻¹. The highest total daily CO₂ emissions occurred in

the *B. schreberi* habitat (mean = 117.8 mmol m⁻² d⁻¹) and varied considerably during the sampling season, with a range of 164.5 mmol m⁻² d⁻¹.

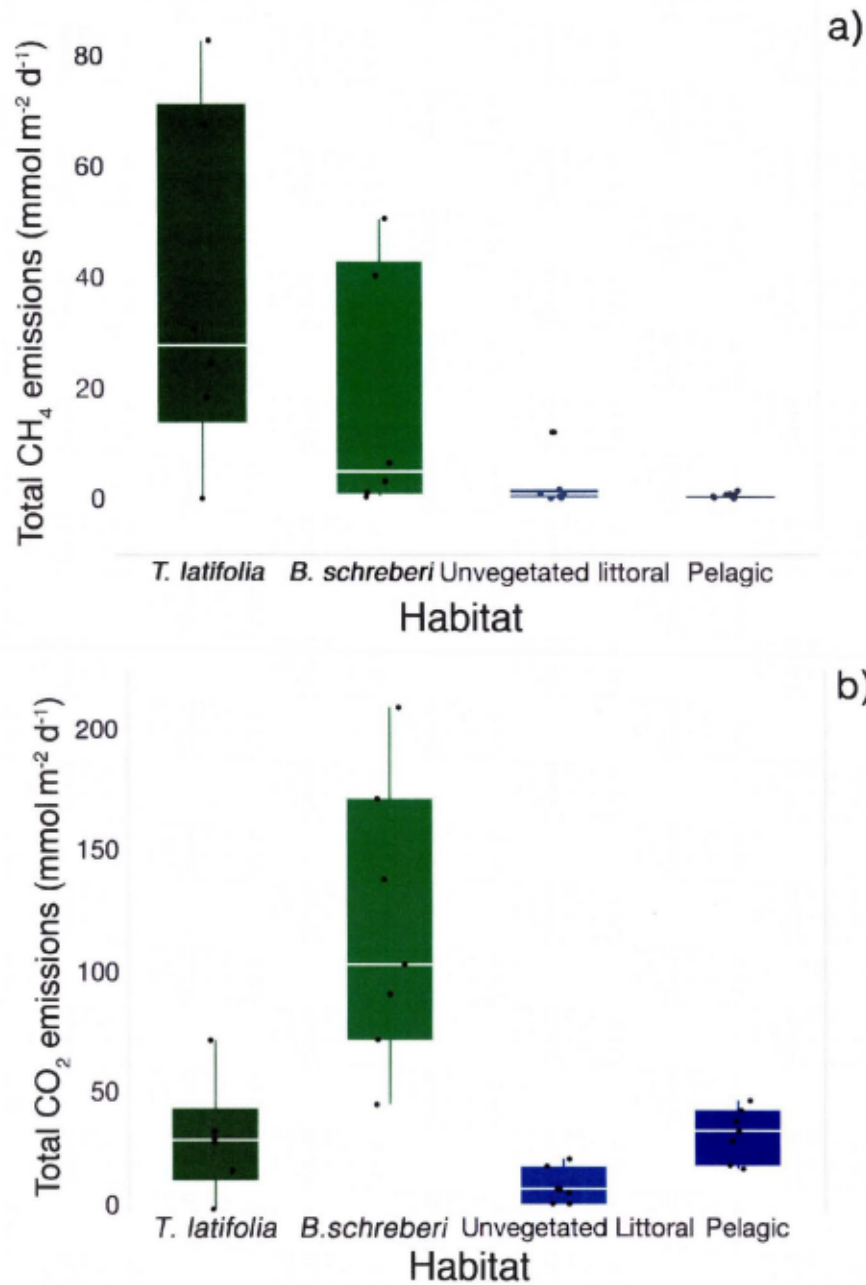


Figure 2.10: Daily means of total daily CH₄ (a) and CO₂ (b) emissions (mmol m⁻² d⁻¹), summing ice-free season mean ebullitive, diffusive, and plant-mediated fluxes, for the four habitats surveyed.

2.3.6 Benthic CH₄ fluxes and oxidation of CH₄ across habitat types

Our measurements of benthic fluxes of CH₄ and CO₂ show major differences between vegetated and non-vegetated habitats in sediment gas fluxes (see CH₄ fluxes, Fig. 2.11). The *B.schreberi* habitat had higher average and range of CH₄ fluxes at the sediment-water interface than the unvegetated littorals (means of 4.9 and 1.0 mmol m² d⁻¹ respectively, Fig. 2.9). CO₂ fluxes from the sediment / water interface were also significantly higher in *B.schreberi* habitat, with 19.1 mmol m² d⁻¹ versus 7.7 mmol m² d⁻¹ in the unvegetated littorals (not shown). As described in the Methods section, no benthic fluxes could be derived for the *T.latifolia* habitat. Comparison of the average benthic fluxes with the average fluxes observed at the air / water interface allows to derive a first order estimate of ecosystem scale CH₄ oxidation for the two habitat types for which these two components were measured. The *B.schreberi* habitat had higher average diffusive emissions (1.1 mmol m² d⁻¹) than both other habitats at the water / air interface, 0.2 and 0.6 mmol m² d⁻¹ for *T. latifolia* and unvegetated littoral, respectively, Table 2.2, CH₄ panel). The average removal of CH₄ between sediment and air was 3.8 and 0.5 mmol m² d⁻¹ in the *B.schreberi* and unvegetated habitats, respectively. These results suggest that a higher proportion of the CH₄ that is produced in the sediment is removed in the water column in the vegetated habitat than in the unvegetated habitats (78% versus 45%, respectively). CO₂ fluxes from the sediment were also significantly higher in *B.schreberi* habitat, with 19.1 mmol m² d⁻¹ versus 7.7 mmol m² d⁻¹ in the unvegetated littorals (not shown). As presented earlier, *B.schreberi* also emitted significantly more CO₂ at the surface than both other sites, with a seasonal average of 110.4 mmol m² d⁻¹ versus 10.5 mmol m² d⁻¹ for unvegetated littorals, representing a 4.8-fold increase in *B.schreberi* versus a 0.5-fold increase in the unvegetated habitats.

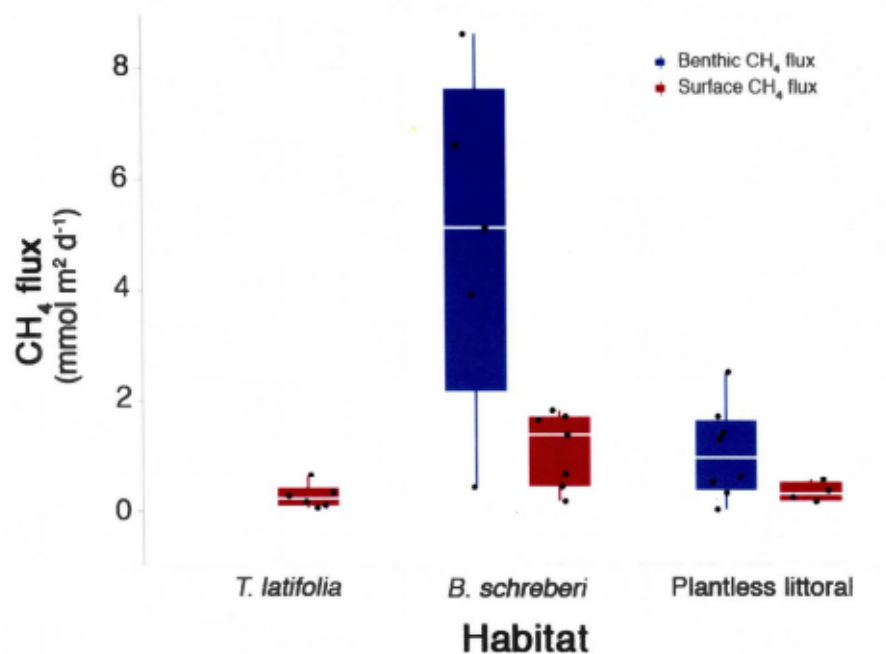


Figure 2.11: Seasonal average of daily mean CH₄ fluxes in benthic chambers and surface waters for the three habitats surveyed.

These inferred patterns of oxidation at the whole habitat scale can be further assessed with the isotopic signature of the ambient CH₄, using an isotopic mass balance approach that considers the isotopic signature of the source material as well as that of the water column CH₄ (Fig. 2.10, see Methods for details). In the *T. latifolia* habitat, $\delta^{13}\text{C-CH}_4$ (‰) source signature ranged from -66‰ to -56‰, a lighter source signature than what was measured in *B. schreberi* habitat (-56‰ to -62‰) and unvegetated habitats (-54‰ to -58‰), although the difference is only significant between *T. latifolia* habitat and the unvegetated littorals. In the benthic chambers at t_1 , $\delta^{13}\text{C-CH}_4$ was more variable across the season in the unvegetated habitat and on average less negative than in the *B. schreberi* habitat (-54‰ to -57‰ and -46‰ to -62‰ respectively), although this difference was not significant. There were no significant differences in $\delta^{13}\text{C-CH}_4$ between surface water across all sites, although they were on average higher in *T. latifolia* and again more seasonally variable in the unvegetated habitat (-46‰ to -49‰, and -45‰ to -57‰ respectively). The pattern of change across the water column differed between *B. schreberi* and the unvegetated littorals,

since in the former there was very little change in signature at the sediment-water interface but a larger change within the water column, whereas in the latter, the isotopic signature appears to change at similar magnitude at the sediment-water interface and higher in the water column. Although we couldn't obtain the source $\delta^{13}\text{C-CH}_4$ for *T. latifolia* habitat, when considering the lake average $\delta^{13}\text{C-CH}_4$, this habitat showed the greatest change in signature between the source and the surface waters, while all sites were enriched in heavier isotopes. This change in isotopic signature indicates a potential oxidation along the sediment/ water column/ atmosphere pathway. This processing can be expressed in terms of fraction of CH_4 oxidized (f_{ox}), changing from the benthic chamber at t_1 to the moment when the water reaches the water-atmosphere interface shown in fig 2.11.

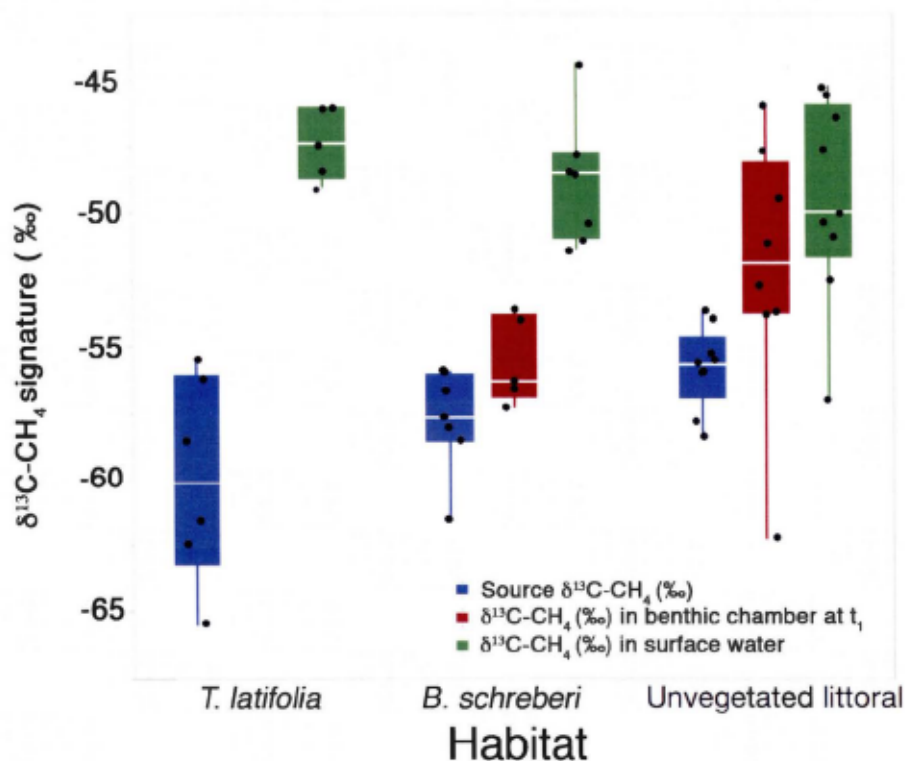


Figure 2.12: Seasonal average stable carbon isotopic composition of CH_4 ($\delta^{13}\text{C-CH}_4$) in sediment source gas, in the gas collected in benthic chamber and in the water column for the three habitats surveyed

The vegetated habitats, considered together, had the highest fraction of CH₄ oxidized (Fig. 2.11), in agreement with the estimate inferred from the difference between benthic and surface fluxes (See Fig. 2.9). The *T.latifolia* habitat showed the highest proportion of oxidized CH₄ with an average of 57%, and the *B.schreberi* habitat had on average a f_{ox} CH₄ of 36%, with a combined f_{ox} for the vegetated habitats of 46%, substantially more oxidized than the average for surface water in the unvegetated littorals (21%), although only *T.latifolia* and unvegetated habitats' f_{ox} are significantly different. The f_{ox} for the benthic chambers was similarly low for both habitats (7% in the *B.schreberi* habitat and 10% in the unvegetated littoral area), both having large seasonal variation although more important in unvegetated littoral (36% to -40%). It is important to mention that negative results in the case of fraction oxidized, such as we obtained in the unvegetated littorals, would indicate that we captured a source δC^{13} -CH₄ that was already partially oxidized within the sediment. Therefore, one can assume that the results would be shifted towards a higher f_{ox} with the actual source signature of ¹³C (Fig. 2.10). In the case of the *T.latifolia* habitat, it is impossible to discern from these data whether this increased oxidation extent occurs within the water column or at the sediments-water interface of this habitat since benthic chambers could not be installed in this area (see Methods).

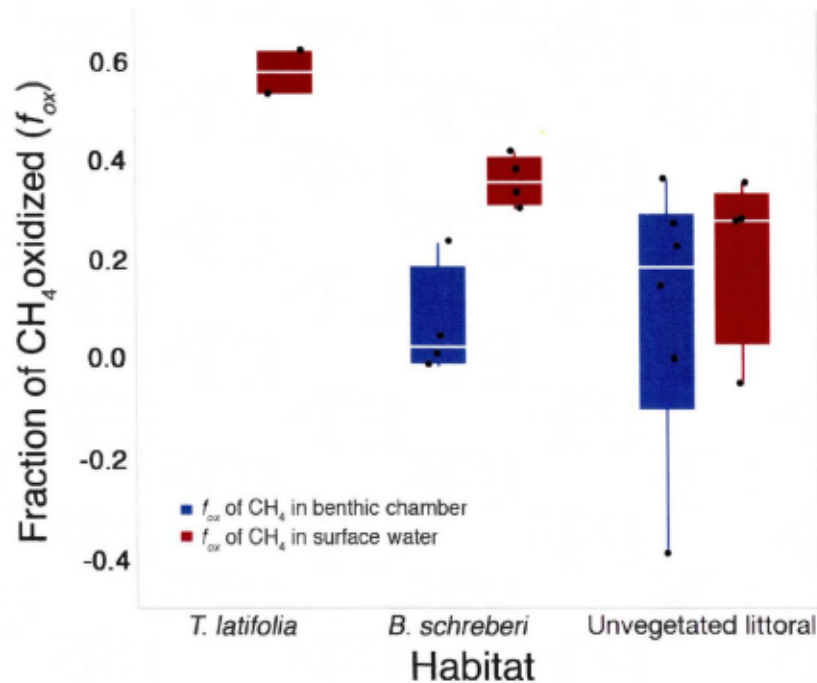


Figure 2.13: Seasonal average of fraction of CH₄ oxidized (f_{ox}) within the benthic chambers at t_1 and in the surface water for the three habitats surveyed, calculated assuming a closed-system, non-steady state (see Methods section for details).

2.3.7 Spatially weighted contribution of habitats to total daily lake emissions

The lake area considered in this budget is mostly constituted of unvegetated littoral (303,069 m², 52%), with coverage of *B. schreberi* roughly similar to the pelagic area (113,220 and 128284 m², 20% and 22% respectively), and comparatively little *T. latifolia* habitat (36011 m², 6% of the surface area) (fig. 2.4.8a). On the other hand, our results, calculated using the monthly averaged total habitat emissions, suggest that both plant habitats contributed disproportionately to the total C gas emissions of the lake, with *T. latifolia* habitat accounting for 65% of the total lake CH₄ emissions (fig. 1.8b) and 16% of the total lake CO₂ emissions, whereas *B. schreberi* accounted for 62% of all CO₂ emissions and 30% of CH₄ emissions. Open water habitats (pelagic and unvegetated littoral considered together) contributed to a very small percentage of the daily CH₄ emissions (< 5%), and about a quarter of total daily CO₂ emissions, while accounting for more than 75% of the lake total surveyed area.

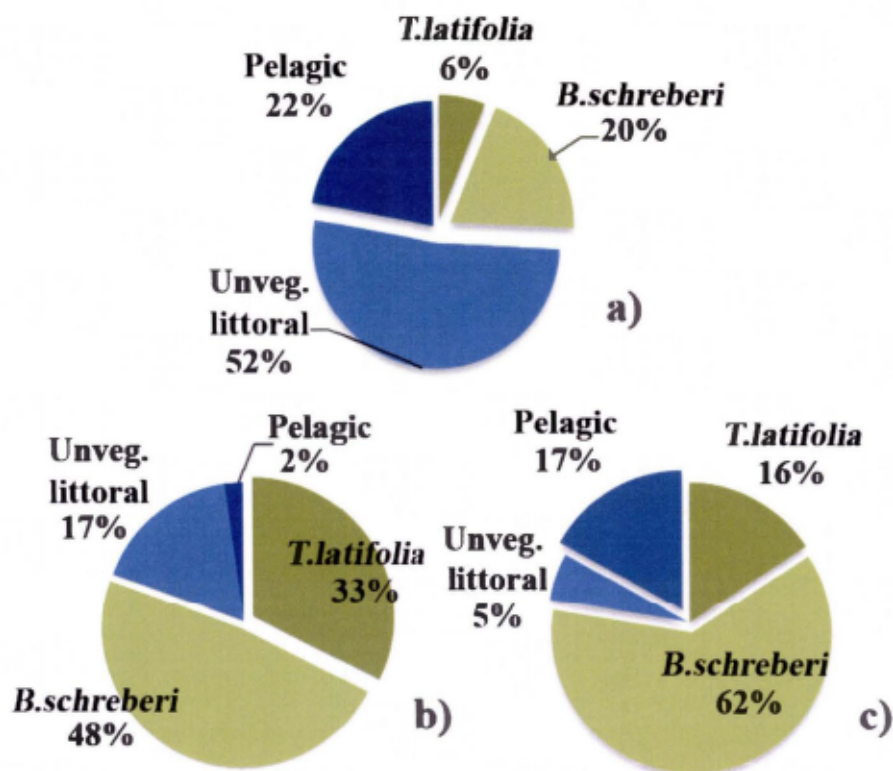


Figure 2.14: Relative contribution of each habitat to the surface area of the lake (a), and their contribution to the lake's daily CH₄ (b) and CO₂ (c) emissions for the whole ice-free season

2.4 Discussion

2.4.1 Spatial and temporal patterns in surface water gas concentrations

There was a clear influence of vegetated habitats on the spatial pattern in both $p\text{CH}_4$ and $p\text{CO}_2$ that we observed within the lake, wherein the gas concentrations peaked in the vegetated sites and then declined towards open water sites, likely due to a combination of degassing during lateral transport, reduced sources, and in the case of CH_4 , oxidation in the surface waters. It has been previously shown that $p\text{CO}_2$ and especially $p\text{CH}_4$ tend to have a systematic declining inshore to offshore pattern, related to a larger littoral sediment source that is then diluted and lost to the atmosphere as it is transported to the center of lakes through lateral diffusion (DelSontro *et al.*, 2017), but plant habitats appear to add yet another layer to this pattern, by injecting extremely high loads of both CH_4 and CO_2 , thus creating a much apparent inshore to offshore gas gradient. This suggests that the input in plant-derived OM in vegetated habitats drives local enhanced CO_2 and CH_4 production, which in turn drives an extremely strong spatial heterogeneity of these two gases in the surrounding waters, certainly much larger than what would be expected in the absence of plants and in the basis of unvegetated littoral sediment production alone. Those findings agree well with findings from Emilson *et al.*, (2018) who reported that sedimentary production of CH_4 was enhanced up to 400-fold when dominated by macrophyte (*Typha latifolia*) litter, compared to terrestrial matter. The latter is responsible for methanogenesis inhibition due to phenol leachates commonly found in terrestrial OM, although this inhibition is specific to the production of CH_4 and not to all microbial activity, and is not linked to any increase in CO_2 production.

Most regional lake studies have focused on pelagic lake fluxes (Bastviken *et al.*, 2004; Rasilo *et al.*, 2015; Wik *et al.*, 2016), and our own results for open water concentration of CH_4 and CO_2 agree well those previous reports. Table 1.1 summarizes the range of surface water $p\text{CH}_4$ and $p\text{CO}_2$ reported for pelagic open

water sites for lakes across Québec and specifically for the Chicoutimi region, as well as the range of values we observed in vegetated and non-vegetated areas in Lake Simoncouche. The average $p\text{CH}_4$ for the unvegetated habitats (275 μAtm) is very close to the average $p\text{CH}_4$ for the Chicoutimi region (260 μAtm) and the average across lakes in Québec (191 μAtm). However, the average $p\text{CH}_4$ of the lake, when accounting for vegetated habitats, is much higher (420 μAtm), ≈ 1.7 times than the Chicoutimi region, and more than twice higher than the Quebec average. This suggests that the presence of plant habitats has a potential to greatly increase the $p\text{CH}_4$ in the rest of the lake. This effect is also suggested by generally higher minimum and maximum values of $p\text{CH}_4$ when compared with those of the literature (see Table 2.5.1) (although it is important to mention that Quebec's maximum is heavily impacted by Abitibi's higher maximums and that without Abitibi's numbers, the maximum for Quebec would be around 1829 μAtm). This trend is also apparent for $p\text{CO}_2$, since the average for non-vegetated habitats in Simoncouche (783 μAtm) also agrees well with what has been observed in pelagic samples for the same region (884 μAtm), and across boreal lakes in Québec (674 μAtm). Yet vegetated habitats in Simoncouche averaged 1689 μAtm , which is close to the maximum found for the Chicoutimi region (1637 μAtm), and in the higher end of the maximum found across all lakes in Québec by Rasilo *et al.*, (Table 2.5.1). Our results demonstrate that vegetated habitats have on average very different CH_4 and CO_2 dynamics compared to open water sites in lakes, and that lake surveys that are based on open water, pelagic samplings clearly do not account for this component of the lake C budget.

Table 2.3: Measured and literature values for averaged partial pressure (μAtm) of CH_4 and CO_2 and their range (min-max). Data from literature (Rasilo *et al.*, 2015) for all Québec comes from 317 lakes across Québec, specifically in the Laurentians, Chicoutimi, Abitibi, Chibougamau, James Bay, Côte-Nord, Eastmain, and Schefferville, between 2007 and 2013. Data for Chicoutimi is presented separately, and comes from 26 lakes sampled in the Chicoutimi area in 2011. For results from this study, V refers to vegetated habitats while UV refers to unvegetated habitats.

	Rasilo <i>et al.</i> ,			This study					
	Avg (all Québec)	Min (all Québec)	Max (all Québec)	Avg		Min		Max	
pCH₄ (μAtm)	191	6	3612	420		91		1396	
	Chicoutimi	Chicoutimi	Chicoutimi	V	UV	V	UV	V	UV
	260	14	965	641	275	238	91	1396	590
pCO₂ (μAtm)	Avg (all Québec)	Min (all Québec)	Max (all Québec)	Avg		Min		Max	
	674	34	2881	1148		465		3322,9	
	Chicoutimi	Chicoutimi	Chicoutimi	V	UV	V	UV	V	UV
	884	432	1637	1689	783	512	465	3323	1073

There was a clear seasonal pattern in ambient CH_4 and CO_2 surface water concentrations, and this can be expressed in parts in terms of a seasonal dependency on temperature. This seasonal temperature dependency of pCH_4 within Simoncouche, more especially in the open-water habitats, agrees well with what has been observed across lakes for this specific region (Rasilo *et al.*, 2015) but also at a wider scale (Bastviken *et al.*, 2004; Yvon-Durocher *et al.*, 2014). On the other hand, in the plant habitats, the relation of CH_4 with temperature seems to be somewhat weaker. There may be evidence that the presence of plants modulates the temperature dependency of CH_4 , perhaps through effects on sediment substrate supply or microbial activity linked with the presence of plants (Chanton *et al.*, 1993; Emilson *et al.*, 2018; Laanbroek, 2010), which contrasts with what has been shown in mesocosm context, where in dense, productive stands of macrophytes, methanogens tend to be more limited by temperature in the sediments than by substrate supply (Kankaala and

Bergström, 2004). We hypothesize that $p\text{CH}_4$ in the plant habitats could be mostly affected by the growth stage of the plants, whereas in the open-water habitats, temperature would be a stronger driver. These conclusions, however, are only based on an analysis of $p\text{CH}_4$ as a function of plant growth stage determined qualitatively (highest density of plants late July, lowest in May), and would thus need to be further investigated in a dedicated field study. We also can only hypothesize as to which specific aspect of the plants growth stage might affect CH_4 concentrations, for example the amount of biomass produced by senescence, or the quantity of root exudates present in the sediments or water column. We suspect that the very high amounts of $p\text{CO}_2$ also present in those regions are a consequence of the high CH_4 in the oxic water, leading to CH_4 oxidation (see next section).

In the open waters of the lake, CO_2 and CH_4 concentrations were relatively uncoupled, both in space and especially in time. Those results fall in line with previous results from lakes in the same region (Rasilo *et al.*, 2015) that presented a large degree of uncoupling between CH_4 and CO_2 , although in lakes acting as CO_2 emitters, a weak, positive relationship existed between CO_2 and CH_4 . In our study, the weak but significant positive relationship between $p\text{CH}_4$ and $p\text{CO}_2$ was essentially driven by the consistently high values of both CH_4 and CO_2 that were found in vegetated habitats for the whole ice-free period (Fig 2.4.3), suggesting that it is in these highly productive habitats with close contact with sediments that both gases are more closely coupled.

2.4.2 Influence of vegetation in patterns of CH_4 production and oxidation

The presence of emergent macrophytes has a clear influence on ambient levels of both CH_4 and CO_2 , since we observed systematically higher concentrations of both dissolved CH_4 and CO_2 in the surface water in vegetated sites. Our benthic chamber measurements clearly show that there is increased sediment / water fluxes of both CH_4 and CO_2 , suggesting that the presence of plants enhances sediment

methanogenesis and overall organic matter decomposition. We also observed proportionally much more CH₄ oxidized in the water column of vegetated than in non vegetated sites. We assessed this proportion of CH₄ removal by oxidation in two different manner; first using an isotopic mass-balance approach, and second by estimating a removal rate based on the difference in flux between the sediment and the atmosphere. When calculating this proportion using the isotopic mass-balance approach, we obtained lower proportions than with the removal rate based on flux numbers, with still proportionally more removal in *B.scheberi* than in unvegetated habitats (see tab. 2.4).

Table 2.4: Proportion of CH₄ removed in the water column, estimated by calculating a removal rate based on the difference between CH₄ fluxes at the water / sediment interface and at the water / atmosphere interface, and estimated based on the isotopic mass-balance approach (see methods), for the two sites were benthic chambers could be deployed, i.e *B. schreberi* habitat and unvegetated habitat.

Proportion of CH ₄ produced in the sediment removed in the water column			
Sin ce esti		Based on Δ fluxes between sediment/surface	Based on isotopic mass-balance
	<i>B.Shreberi</i> habitat	78%	58%
	Unvegetated habitat	45%	35%

mating a removal rate using the difference between the two flux compartments (sediment/water and water/atmosphere) does not account for horizontal movement and evasion of CH₄ as the isotopic mass-balance would, we believe these numbers supports our conclusions of an increased removal rate of CH₄ via oxidation in the vegetated habitats when compared to the unvegetated. As mentionned earlier, we also could not obtain an onoxidized source signature of CH₄, therefore negatively impacting the values of f_{ox} for all sites. Nonetheless, these results suggest that the presence of emergent macrophytes impacts the patterns and extend of CH₄ oxidation across the water column, significantly increasing the fraction of CH₄ oxidized before reaching the surface, but simultaneously reducing CH₄ oxidation occurring at the

sediment-water interface. This could be due in part to the effect of the submerged parts of the emergent plants that reduce current velocity and turbulence in the vegetated habitats (Madsen *et al.*, 2001), therefore potentially augmenting the water residence time in the habitat and the possibility for CH₄ to be oxidized. In addition, these same stagnant conditions may lead to lower O₂ concentration in the water column of the vegetated plan habitats, that may further enhance CH₄ oxidation (Thottatil *et al.*, 2018). Interestingly, the extent of oxidation at the sediment / water interface appeared to be somewhat lower at the *B.schreberi* relative to the unvegetated littoral areas. It is possible that root aeration of sediments may to some extent slow down oxidation at the sediment / water interface, but this is an effect that needs to be further explored. Regardless of the underlying mechanisms, our findings suggest that the extremely high potential for CH₄ production in vegetated habitats is at least in part mitigated by a proportionately higher potential for methane oxidation within the water column.

2.4.3 The contribution of vegetated habitats to the lake C budget

Our results suggest that the total, summed (diffusive + ebullitive + plant-mediated) CH₄ daily emissions from the vegetated habitats may potentially have a very significant impact on the whole lake GHG budget, in spite of the relatively modest spatial occupation of these habitats. Of the four lake habitats considered in our study, the open water pelagic had the lowest average emissions (8.4 mg C m² d⁻¹), followed by the unvegetated littorals (28.3 mg C m² d⁻¹), which accounted for 52% of the total lake area studied. To place these results into context, Rasilo *et al.*, (2015) reported open water diffusive CH₄ fluxes averaging 11.6±26.4 mg C m² d⁻¹ in their study comprising 224 lakes across the boreal biome of Québec. Our own measurements of diffusive fluxes agree well with those previous findings. The combination of diffusive + ebullitive fluxes in the case of unvegetated habitats yields total fluxes that, while

higher than the purely diffusive estimates, are still within the range of what has already been reported for open waters for similar types of lakes.

On the other hand, the average total daily CH₄ emissions that we estimated for the *T. latifolia* and the *B. schreberi* habitats (448.9 and 211.6 mg C m² d⁻¹, respectively) are over an order of magnitude higher than those for the open water and unvegetated habitats, and also completely out of the range of estimates presented by Rasilo *et al.* (2015) for the lakes in Québec. In fact, these estimates of total daily CH₄ emissions from vegetated habitats are in the uppermost end, even exceeding the range of emissions reported for Canadian wetlands (0.1 – 350 mg C m² d⁻¹) (Bubier *et al.*, 1993; Bubier *et al.*, 1995; Moore *et al.*, 2011; Roulet *et al.*, 1992). This suggests that although wetlands have been considered to have the highest emissions of CH₄ among natural landscape sources (Saunois *et al.*, 2016), the compounded CH₄ emissions from emergent macrophyte habitats in lakes could be at par, and even exceed those of wetlands, and therefore, could be a significant yet unrecognized component not only of lake GHG budgets, but of regional budgets as well.

As a result of these extremely high total daily emissions, vegetated habitats contributed disproportionately to the overall lake emissions relative to their contribution to lake surface. At the peak of growth, *T. latifolia* habitat covered 6% of the lake surface, but contributed on average 65% and 16% of the total lake CH₄ and CO₂ daily emissions, respectively, whereas *B. schreberi* habitat covered a maximum of 20% of the total lake surface and contributed 30% and 62% of the total lake CH₄ and CO₂ daily emissions, respectively. We should point out that whereas we determined the areal coverage of the two species of plants in the lake, we did not carry out actual measurements of biomass or density of the plants in these habitats, so our results should be transposed with caution to other lakes. Our sampling did cover the relatively large spatial heterogeneity that characterizes the distribution of *B. schreberi* in Lake Simoncouche, but in this regard, our average estimates of *B.*

schreberi colonized habitat is likely representative of similar types of habitats in other boreal lakes. Likewise, the plant density in our *T. latifolia* habitat was extremely high, to the point that we could not access our sampling dock at the peak of the growing season, and this again is characteristic of *T. latifolia* development in shallow bays such as the one we studied in Lake Simoncouche (Grace and Harrison 1986). Overall, we believe that our results should be broadly transposable to similarly shallow and sheltered habitats that are dominated by these two plant species, or their functional equivalents, in other boreal lakes.

Inherent to what we have termed “unvegetated” littoral habitats is the frequent presence of submerged macrophytes. Although we did not explicitly address the potential role of these plants in shaping local CO₂ and CH₄ dynamics, our data do not suggest a major contribution, since these littoral habitats did not have a gas budget that was strikingly different from that of pelagic sites. It is clear that rooted vegetation that is in direct contact with the atmosphere (emergent or floating-leaved) has a much stronger quantitative effect on gas dynamics, and therefore it is that type of habitat that should be considered when assessing the integrated lake C budget.

2.4.4 Plant influences on gas fluxes in Lake Simoncouche

From the above it is clear that the presence of emergent vegetation influences the ambient concentrations of both CH₄ and CO₂, and consequently the total C emissions to the atmosphere. The presence of those plants influences local CH₄ and CO₂ dynamics through multiple pathways, and the net greenhouse gas footprint of these vegetated habitats is the net balance between these often opposing or offsetting processes. In addition, these pathways differ markedly between CH₄ and CO₂, again often in ways that are at times additive, yet sometimes offsetting each other.

Previous studies of plant-mediated fluxes have focused on the actual transport of CH₄ by the plants by isolating the plants with bags or similar devices (Bergström *et al.*,

2007; Juutinen, *et al.*, 2003; Sebacher *et al.*, 1985). In contrast, our study did not seek to directly quantify the direct plant mediated fluxes, but rather to quantify the overall fluxes emanating from vegetated habitats, and part of this involved carrying out floating chamber measurements of air / water gas exchange. The latter did enable us, however, to derive an indirect estimate of plant mediated fluxes, by establishing the difference between the expected purely diffusive fluxes given the local gas concentration gradients and physical conditions, and the actual measured fluxes, which could then be hypothetically considered as plant transport, once the potential confounding effect of bubbles was removed, as described in the Methods section. To derive the expected diffusive fluxes within *B. schreberi* habitats we applied a standard model of k that is based on wind speed and site fetch (Vachon *et al.*, 2013), and together with the measured ambient gas concentrations, this allowed us to derive an expected diffusive gas flux. In the case of *T. latifolia* habitats, however, it was questionable to apply models of k that were designed for open waters where wind is the major driver of turbulence, which is the case for open waters and also for habitats dominated by floating *B. schreberi* plants, because the high density of emergent *T. latifolia* shoots creates a barrier to wind and the models produces a biased, unrealistic value for k in that habitat. The meter-high plants in their dense beds reduce the effect of wind on the water surface (an effect that has been measured in laboratory experiments, see Poindexter *et al.*, 2016) and thus reduce k and the diffusive emissions. Previous studies have explored the phenomenon and estimated a correction for k that allows estimation for a diffusive flux that is not unrealistically high due to the high concentration of dissolved gas in the plant bed water surface (Cionco, 1972; Poindexter *et al.*, 2016). The remaining flux measured can thus be reasonably attributed to plant-mediated flux. In the case of *B. schreberi*, the problem is somewhat different. The high density of plants certainly has an effect on the *in situ* water turbulence, and the physical anatomy of the plant, with a wide, flat floating leaf, most certainly has an effect on the physical capacity of gas to leave water surface through diffusion. No study to our knowledge has tackled the issue of how the

presence of floating leaves affects exchange rates and diffusive fluxes. Therefore, we could not correct for potential k attenuation in *B. schreberi* habitats, and had to apply standard wind-based k models to derive a range of purely diffusive fluxes based on local wind and local measured concentration gradients so that we could infer deviation caused by direct plant-derived transport.

The above consideration in no way underscores the fact that we measured the highest chamber outfluxes of CH_4 in the vegetated habitats, and that these were the areas with the highest overall emissions, although the relative contribution of the various pathways to these total emissions differed markedly between the two vegetated habitats. The very high rates of apparent plant-mediated emissions in *T. latifolia* habitat compared with those measured in the *B. schreberi* habitat also falls in line with results of Kankaala (2003), who concluded that the density of aerial parts emerging from water was a key factor explain interspecific differences in emissions, since larger surfaces of the plants stomata are in contact with the atmosphere (Bergström *et al.*, 2007; Juutinen *et al.*, 2003; Laanbroek, 2010). Interestingly, we observed the highest rates of bubbling in the *B. schreberi* habitat, and to some extent, the lower plant-mediated flux in this habitat was compensated by these extremely high ebullitive fluxes we systematically recorded here and not in the *T. latifolia* habitat, both using bubble traps and in our short term floating chambers, such that the *B. schreberi* habitat also had extremely high total (diffusive + ebullitive + plant mediated) daily CH_4 fluxes. These contrasting results between the two plant habitats, and between vegetated and non-vegetated habitats, highlights the need to consider not only the magnitude of macrophyte coverage, but also the actual species or plant functional types, and to integrate all the main pathways associated to both gases.

It is also interesting to note that there was high temporal variability in some of the emission pathways that we explored here, but relative stability of others. In particular, diffusive CO_2 fluxes from open water sites, which have often been the main focus of

most previous GHG studies, remain relatively stable both spatially within the pelagic and also temporally throughout the ice-free season. On the other hand, some of the pathways in the vegetated habitats varied by orders of magnitude within very short time scales, sometimes in a matter of minutes. This emphasizes the need to capture these processes at the right temporal and spatial scales. Other aspects also need to be considered depending on the pathway studied. For example, in the case of plant-mediated fluxes, much of the dynamics are related to the physiology of the plants and to the growth cycle stage. On the other hand, other pathways are more related to the actual biomass of plants, such as the increased ebullition associated to *B. schreberi*, which are not directly related to the plant growth cycle but rather to the biogeochemical enhancement and environment created by the plants within those habitats.

We measured both CH₄ and CO₂ for all dissolved gas and flux compartment, except for plant-mediated CO₂ flux, because the way plants impact CH₄ and CO₂ is fundamentally different. With CH₄, the process of emission is relatively passive; intercellular channels in the roots allow supersaturated, sedimentary CH₄ to enter the plant by molecular diffusion, driven by the concentration gradient. The specialized hollow parenchyma of macrophytes then allows CH₄ to travel up to the atmosphere passively by molecular diffusion, a process that can be enhanced in some species by pressurized flux driven by photosynthesis (Chanton and Dacey, 1979; Dacey and Klug, 1979; Sebacher, 1985). CH₄ emissions mediated by plants can thus be augmented by physiological factors, but is mainly driven by the simple presence of aquatic plants and the concentration of CH₄ in the sediments. The interaction of plants with CO₂, on the other hand, is predominantly dependent on plant metabolism, and the plant-mediated flux of CO₂ is the net balance between photosynthesis and respiration. To account for these, a different set of parameters and an entirely different experimental design would have been needed, and was beyond the scope of the present study, as was the quantification of the net accumulation of C in the

various types of habitats that we sampled. The implication is that whereas we have robustly quantified both CH₄ and CO₂ emissions from the various habitats and for the entire study portion of the lake, in the case of CO₂ we cannot carry out a full mass balance for the vegetated habitats, including the uptake and potential net storage of atmospheric CO₂ by the plants.

2.4.5 Regional importance of these patterns

To place these results in an annual perspective, we compared estimates to those obtained by Bastviken *et al.*, (2004), where total annual CH₄ emissions of 11 Wisconsin lakes ranged from 0.5 to 20 g C m² yr⁻¹, assuming year-long ebullition, and diffusion only during the ice-free period (224 days), storage flux at mixing, and no plant-mediated emissions. If we upscale our ice free-period data to the whole year by assuming that plant mediated and diffusive fluxes occurred only during a 200-day ice-free period, and that ebullitive flux occurred year-long (to make the same assumptions as Bastviken *et al.*, 2004), we obtain annual water CH₄ emissions averaging 1.8 g C m² yr⁻¹ in the open-water pelagic and 9.4 g C m² yr⁻¹ in the unvegetated littoral, both falling well within the range reported by Bastviken *et al.*, (2004). The same extrapolation for the vegetated habitats, however, results in annual CH₄ emissions that are well above the range, averaging 73.8 g C m² yr⁻¹ in the *B. schreberi* habitat, and 103.3 g C m² yr⁻¹ in *T. latifolia*, despite the fact that both account for the presence of plant-mediated fluxes only during the open water period. This suggests that even though the presence of the plants is highly seasonal and that the associated CH₄ fluxes highly variable in time, the vegetated habitats could significantly impact the lake's total C budget, to a scale that is currently not considered in the global budgets. This component of the lake GHG budget will not be equally relevant in all landscapes, but it will be particularly so in the boreal, which holds the highest density of lakes in the world (Feng *et al.*, 2015). Furthermore, those results highlight a very important aspect in the case of boreal lakes, as they tend to be

relatively flat and shallow, and therefore prone to developing extensive macrophyte beds (Wetzel 2001). The coverage of many of those emergent macrophyte species has already expanded in the past decades, and every predictive climate scenario suggests macrophyte expansion (Alahuhta *et al.*, 2010) and changes in species composition due to invasive species that increasingly dominate these communities, which is the case of *T. latifolia*, in particular across North America (Shih and Finkelstein 2008), with the number of Boreal Shield lakes colonized by *T. latifolia* predicted to potentially double between 2041 and 2070 (Emilsson *et al.*, 2018).

More generally, the impacts of global change are already starting to be strongly felt in the boreal regions, and climate change will be one of the most urgent ecological challenges for this region (Alahuhta *et al.*, 2010; Heino *et al.*, 2009; Sala *et al.*, 2000). Among others, the effects of global change have many potential ways to further increase the impact of plant habitat on the C dynamics in boreal lakes. For example, both increased runoff and temperatures can enhance aquatic plant growth, by increasing the delivery of nutrients and expanding the growing season (Egertson *et al.*, 2004; Mensing *et al.*, 1998). In addition, the number of growing degree-days has been shown to be a major determinant affecting the geographical expansion of macrophytes northward (Alahuhta *et al.*, 2010). Global warming is also predicted to enhance sedimentary CH₄ production in boreal lakes (DelSontro *et al.*, 2017), a rate that could be increased as much as 61% around year 2100 (Marotta *et al.*, 2014). The combined effect of expanded geographic range and lake spatial cover of macrophytes, increased plant growth and the resulting increases in organic matter supply, compounded with temperature-driven increases in methanogenesis, could result in disproportionate, non-linear increases in overall CH₄ emissions from this lake component under scenarios of future change. In this regard, previous studies (Aselmann and Crutzen 1989; Bellisario *et al.*, 1999; Brix *et al.*, 2001) have also emphasized the dual role of vegetated lake habitats and wetlands, particularly those dominated by *T. latifolia*, as both sinks of atmospheric CO₂ through their high rates

of atmospheric C fixations and sediment burial, and also as major source of CH₄ to the atmosphere. Here we have clearly confirmed the latter role, but our study was not designed to quantify net CO₂ sequestration within these habitats, something that would require a very different approach. We should point out, however, that the water column of all the vegetated sites appeared to be net heterotrophic and systematically supersaturated in CO₂, and therefore a net source of CO₂ to the atmosphere. This does not imply that the habitat as a whole was not acting as a net CO₂ sink, particularly in the case of *T. latifolia*, because during the growing season the plants are drawing CO₂ for photosynthesis from the air, and not from the water, so their primary production does not offset the rates of water column and sediment respiration, which are driven by the massive amounts of plant-derived organic matter present in the system. For example, Whiting and Chanton (2001) showed that *T. latifolia* habitats in the boreal landscape in particular likely act as a net GHG sink when considered over long term, although these estimates did not incorporate for example CH₄ ebullition from vegetated habitats, which we have shown may be very significant. This highlights the importance of integrating all the major emission GHG pathways, and placing these within a context of long term net “warming potential” rather than at the strictly C balance in order to judge whether a certain system attenuates or enhances global warming. With predicted global warming and knowing that the average temperature-dependency for methanogenesis is about 1.5 to 3 times higher than those observed for respiration and photosynthesis (Yvon-Durocher *et al.*, 2014), the strong positive impact of plant habitat on CH₄ emissions might end up weighting more in the balance than the possibility for those same plant habitats to negatively affect CO₂.

In the light of these results showing the effect of plant habitat on the GHG budget of lakes, and the numerous ways by which these already important emitters are predicted to augment in effect, there is a need to start including plant habitats as an important aspect to survey when assessing global lake budgets and upscaling. As for now, these habitats have been essentially ignored from current budgets, but their addition as a

component of the global lake C budget is one step towards a better understanding of the role of inland waters on the global C budget, and of the ways in which it is susceptible to change in the coming years.

2.5 Acknowledgements

We would like to thank Carla Mahé, Sébastien Dugas, Sophie Crèvecoeur, Alexandre Ducharme, Cynthia Soued, Alice Parkes, Serge Paquet, Patrick Nadeau, and Luc Godin who contributed to the sampling campaigns on the field with sunshine and rain, mosquitoes and hail, we also thank Marie Gérardin, Shoji Thotatthil and Ryan Hutchins for their help and support. This project was part of the Industrial Research Chair in Carbon Biogeochemistry in Boreal Aquatic Systems (CarBBAS), and was also supported by the GRIL scholarship program ECOLAR, funded through the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC)'s Collaborative Research and Training Experience Program (CREATE).

CONCLUSION

Les lacs sont d'importants éléments du budget global du C, majoritairement émetteurs de CH₄ et de CO₂ ; ces émissions sont toutefois extrêmement variables régionalement mais aussi au sein d'un même lac, tant dans le temps que l'espace. Alors que de plus en plus d'éléments suggèrent que les habitats de macrophytes sont l'une des composantes majeures de l'extrême variabilité spatiale et temporelle des émissions lacustre de C, leur contribution n'est toutefois pas prise en compte lors de l'élaboration des estimés d'émissions lacustres pour les budget globaux.

Cette étude démontre la nécessité de considérer la couverture en macrophytes des lacs lors de l'estimation des émissions globales, non seulement en terme de surface, mais également en terme d'espèces. Les habitats de macrophytes sont une source importante de matière organique, source qui pourrait être plus déterminante que les apports littoraux en termes de substrats pour méthanogénèse. Cet apport en matière organique couplé à la diffusion horizontale joue un rôle important dans l'hétérogénéité spatiale des émissions lacustres ; la quantité moyenne de CH₄ dissout des eaux de surface est plus de deux fois plus élevée pour le lac étudié qu'elle ne l'est en moyenne dans les lacs du Québec, où seulement la région pélagique a été échantillonnée, et se trouve dans la portion la plus élevée du spectre en terme de CO₂. De plus, ces fortes concentrations en CH₄ et CO₂ ambiants dans les eaux de surface sont également moins dépendantes à la température dans les habitats de macrophytes par rapport aux zones pélagiques. La présence de plantes émergentes influence la dynamique locale du CH₄ et du CO₂ à travers de multiples voies d'émissions, et ces voies diffèrent nettement entre les habitats végétalisés et les habitats pélagiques, mais également en terme d'émissions de CH₄ et de CO₂. L'habitat de *T. latifolia* seul a

contribué à 65% des émissions de CH₄, duquel le trois-quarts était sous la forme de flux médié par les plantes, un quart via ébullition, et moins d'1% en flux diffusif, alors qu'en terme de CO₂, ce même habitat a contribué à 16% des émissions totales, presque entièrement sous la forme diffusive. Dans les habitats de Brasénie, ces proportions sont totalement différentes, puisque l'habitat a émis 30% des émissions totales de CH₄ presque entièrement sous la forme ébullitive, et plus de 60% des émissions de CO₂ totales sous forme diffusive. À eux seuls, les habitats de macrophytes du lac Simoncouche ont contribué à 95% des émissions de CH₄ et 78% des émissions de CO₂, tout en n'occupant que 26% de la surface étudiée. Ces résultats démontrent une contribution disproportionnée, encore plus flagrante du fait que seules les émissions pélagiques sont incluses dans les budgets globaux. En terme de flux annuel de CH₄, les habitats de Brasénie pourraient contribuer jusqu'à 3,7 fois les flux maximums annuels actuellement utilisés pour les bilans globaux du CH₄ (0,5 à 20 g C m² yr⁻¹) estimés pour des lacs dont seule la portion pélagique a été échantillonnée. Pour les habitats de *T. latifolia*, ces émissions sont plus de 5 fois plus élevées que le spectre estimé, démontrant clairement la dépendance non seulement à la présence de macrophyte, au stade de croissance mais également à l'espèce.

Ces résultats mettent en évidence une lacune importante de la méthodologie actuelle des budgets globaux de C, puisque non seulement les flux médiés par les plantes sont rarement pris en compte, mais les prises de données sont faites presque qu'exclusivement dans les régions pélagiques où l'influence globale des habitats de macrophytes n'est pas représentée. Avec les changements globaux et les prédictions actuelles en terme de changements climatiques en région boréale, ces émissions déjà élevées sont appelées à être encore augmentées, en lien avec l'augmentation des précipitation, de la température moyenne, des degrés-jours, le changements de communautés de macrophytes en liens avec les espèces invasives, et la répartition géographiques des plantes aquatiques dans un plus grand nombre de lacs. La région boréale, où les lacs sont généralement plus propices à la présence des macrophytes,

est donc l'un des biomes pour lequel l'inclusion des macrophytes émergents aux budgets régionaux est particulièrement pertinente pour une meilleure compréhension de l'impact des eaux intérieures sur le budget global du C, et pour connaître de quelle manière il sera appelé à changer dans les années à venir.

BIBLIOGRAPHIE

- Alahuhta, J., Heino, J., et Luoto, M. (2010). "Climate Change and the Future Distributions of Aquatic Macrophytes across Boreal Catchments." *Journal of Biogeography*, 38 (2): 383–93.
- Aselmann, I., et Crutzen, P. J. (1989). "Global Distribution of Natural Freshwater Wetlands and Rice Paddies, Their Net Primary Productivity, Seasonality and Possible Methane Emissions." *Journal of Atmospheric Chemistry*, 8 (4): 307–58.
- Aufdenkampe, A. K., Mayorga, E., Raymond, P. A., Melack, J. M., Alin, S. C., ... et Yoo, K. (2011). "Riverine Coupling of Biogeochemical Cycles between Land, Oceans, and Atmosphere." *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9 (1): 53–60.
- Bartlett, K. B., Crill, P. M., Sass, R. L., Harriss, R. C. et Dise, N. B. (1992). "Methane Emissions from Tundra Environments in the Yukon-Kuskokwim Delta, Alaska." *Journal of Geophysical Research*, 97 (D15): 16645–16660.
- Bastviken, D., Cole, J., Pace, M. et Tranvik, L. (2004). "Methane Emissions from Lakes: Dependence of Lake Characteristics, Two Regional Assessments, and a Global Estimate." *Global Biogeochemical Cycles*, 18 (4): 1–12.
- Bastviken, D., Ejlertsson, J., et Tranvik, L. (2002). "Measurement of Methane Oxidation in Lakes: A Comparison of Methods." *Environmental Science and Technology*, 36 (15): 3354–61.
- Bastviken, D., Tranvik, L. J., Downing, J., Crill, J. A., Patrick M., et Enrich-Prast, A. (2011). "The Continental Carbon Sink." *Science*, 331 (Table 1): 50.
- Bellisario, L. M., Bubier, J. L., Moore, T. R., et Chanton, J. P. (1999). "Controls on CH₄ Emissions from a Northern Peatland." *Global Biogeochemical Cycles*, 13 (1): 81.

- Bergström, I., Mäkelä, S., Kankaala, P., et Kortelainen, P. (2007). "Methane Efflux from Littoral Vegetation Stands of Southern Boreal Lakes: An Upscaled Regional Estimate." *Atmospheric Environment*, 41 (2): 339–51.
- Bogard, M. J., del Giorgio, P. A., Boutet, L., Garcia Chaves, M. C., Prairie, Y. T., Merante, A., et Derry, A. M. (2014). "Oxic Water Column Methanogenesis as a Major Component of Aquatic CH₄ fluxes." *Nature Communication*, 5: 5350
- Boon, P. I., et Sorrell, B. K. (1995). "Methane Fluxes from an Australian Floodplain Wetland: The Importance of Emergent Macrophytes". *Journal of the North American Benthological Society*, 14 (4): 582–98.
- Brix, H., Sorrell, B. K. et Lorenzen, B. (2001). "Are Phragmites-Dominated Wetlands a Net Source or Net Sink of Greenhouse Gases?" *Aquatic Botany*, 69 (2–4): 313–24.
- Brix, H., Sorrell, B. K., et Schierup, H. H. (1996). "Gas Fluxes Achieved by in Situ Convective Flow in Phragmites Australis." *Aquatic Botany*, 54 (2–3): 151–63.
- Bubier, J. L., et Moore, T. R. (1994). "An Ecological Perspective on Methane Emissions from Northern Wetlands." *Trends in Ecology & Evolution*, 9 (12): 460–64.
- Bubier, J. L., Moore, T. R., et Roulet, N. T. (1993). "Methane Emissions from Wetlands in the Midboreal Region of Northern Ontario, Canada." *Ecology*, 74 (8): 2240–54.
- Bubier, J. L., Moore, T. R., Bellisario, L., Comer, N. T. et Crill, M. (1995). "Ecological Controls on Methane Emissions from a Northern Peatland Complex in the Zone of Discontinuous Permafrost" *Global Biogeochemical Cycles*, 9 (4): 455–70.
- Calhoun, A., et King, G. M. (1997). "Regulation of Root-Associated Methanotrophy by Oxygen Availability in the Rhizosphere of Two Aquatic Macrophytes." *Applied and Environmental Microbiology*, 63 (8): 3051–58.
- Canadell, J. G., Mooney, H. A., Baldocchi, D. D., Berry, J. A., Ehleringer, J. R., Field, C. B., ... et Running, S. W. (2000). "Carbon Metabolism of the Terrestrial Biosphere: A Multitechnique Approach for Improved Understanding." *Ecosystems*, 3 (2): 115–30.

- Capone, D. G., et Kiene, R. P. (1988). "Comparison of Microbial Dynamics in Marine and Freshwater Sediments: Contrasts in Anaerobic Carbon Catabolism." *Limnology and Oceanography*, 33: 725–49.
- Casper, P. (1992). Methane production in lakes of different trophic state. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol*, 37: 149-154
- Casper, P., Maberly, S. C., et Hall, G. H. (2000). "Fluxes of Methane and Carbon Dioxide from a Small Productive Lake to the Atmosphere." *Biogeochemistry* 49 (1): 1–19.
- Chanton, J. P., et Dacey, J. W. (1991). "Effects of vegetation on methane flux, reservoirs, and carbon isotopic composition" Dans: *Trace gas emissions by plants*, 65-92.
- Chanton, J. P., Martens, C. S., and Kelley, C. A. (1989). "Gas Transport from Methane-Saturated, Tidal Freshwater and Wetland Sediments." *Limnology and Oceanography*, 34 (5): 807–19.
- Chanton, J. P., Whiting, G. J., Happell, J. D., and Gerard, G. (1993). "Contrasting Rates and Diurnal Patterns of Methane Emission from Emergent Aquatic Macrophytes." *Aquatic Botany*, 46 (2): 111–28.
- Christensen, T. R., Johansson, T., Olsrud, M., Ström, L., Lindroth, A., Mastepanov, M., Malmer, N., ... et Callaghan, T. V. (2007). "A Catchment-Scale Carbon and Greenhouse Gas Budget of a Subarctic Landscape." *Philosophical Transactions of the Royal Society of London A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 365 (1856): 1643–56.
- Ciais, P., Sabine, C., Bala, G., Bopp, L., Brovkin, V., Canadell, J., ... et Jones, C. (2014). "Carbon and Other Biogeochemical Cycles." Dans *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, 465-570.
- Cicerone, R. J., and Oremland, R. S. (1988). "Biogeochemical Aspects of Stmospheric Methane." *Global Biogeochemical Cycles*, 2 (4): 299–327.
- Cionco, R. M. (1972). "A Wind-Profile Index for Canopy Flow." *Boundary-Layer Meteorology*, 3 (2): 255–63.

- Cole, J. J., Prairie, Y. T., Caraco, N. F., McDowell, W. H., Tranvik, L. J., Striegl, R. G., ... et Melack, J. (2007). "Plumbing the Global Carbon Cycle: Integrating Inland Waters into the Terrestrial Carbon Budget." *Ecosystems*, 10 (1): 171–84.
- Conrad, R. (2007). "Microbial Ecology of Methanogens and Methanotrophs." *Advances in Agronomy*, 96 (07): 1–63.
- Dacey, J. W., et Klug, M. J. (1979). "Methane Efflux from Lake Sediments through Water Lilies." *Science*, 203 (4386): 1253–55.
- De Bont, J. A. M., Lee, K. K., et Bouldin, D. F. 1978. "Bacterial Oxidation of Methane in a Rice Paddy." *Ecological Bulletins*, 26: 91–96.
- DelSontro, T., Boutet, L., St-Pierre, A., del Giorgio, P. A., et Prairie, Y. T. (2016). "Methane Ebullition and Diffusion from Northern Ponds and Lakes Regulated by the Interaction between Temperature and System Productivity." *Limnology and Oceanography*, 61: S62–77.
- DelSontro, T., del Giorgio, P. A., et Prairie, Y. T. (2017). "No Longer a Paradox: The Interaction Between Physical Transport and Biological Processes Explains the Spatial Distribution of Surface Water Methane Within and Across Lakes." *Ecosystems*, 21(6): 1073-87.
- Devlin, S. P., Saarenheimo, J., Syväranta, J., et Jones, R. I. (2015). "Top Consumer Abundance Influences Lake Methane Efflux." *Nature Communications*, 6: 8787.
- Ding, W., Cai, Z., et Tsuruta, H. (2005). "Plant Species Effects on Methane Emissions from Freshwater Marshes." *Atmospheric Environment*, 39 (18): 3199–3207.
- Duc, N. T., Crill, P., et Bastviken, D. 2010. "Implications of Temperature and Sediment Characteristics on Methane Formation and Oxidation in Lake Sediments." *Biogeochemistry*, 100 (1): 185–96.
- Egertson, C. J., Kopaska, J. A., et Downing, J. A. (2004). "A Century of Change in Macrophyte Abundance and Composition in Response to Agricultural Eutrophication." *Hydrobiologia*, 524 (1): 145–56.

- Ehhalt, D. H. (1974). "The Atmospheric Cycle of Methane." *Tellus*, 26 (1–2): 58–70.
- Emilsson, E. J. S., Carson, M. A., Yakimovich, K. M., Gunn, J. M., Mykityczuk, N. C. S., Basiliko, N., et Tanentzap, A. J. (2018). "Climate-Driven Shifts in Sediment Chemistry Enhance Methane Production in Northern Lakes." *Nature Communications*, 9 (1): 1801.
- Fechner-Levy, E. J., et Hemond, H. F. (1996). "Trapped Methane Volume and Potential Effects on Methane Ebullition in a Northern Peatland." *Limnology and Oceanography*, 41 (7): 1375–83.
- Feng, M., Sexton, J. O., Channan, S., et Townshend, J. R. (2015). "A Global, High-Resolution (30-m) Inland Water Body Dataset for 2000: First Results of a Topographic-Spectral Classification Algorithm." *International Journal of Digital Earth*, 9 (2): 113-133
- Ferry, J. G. (1993). "Fermentation of methane". In: *Methanogenesis*. Springer US, p. 203-334.
- Foley, J. A., Prentice, I. C., Ramankutty, N., Levis, S., Pollard, D., Sitch, S., et Haxeltine, A. (1996). "An Integrated Biosphere Model of Land Surface Processes, Terrestrial Carbon Balance, and Vegetation Dynamics." *Global Biogeochemical Cycles*, 10 (4): 603–28.
- Garcia, J. L., Patel, B. K. C., et Ollivier, B. (2000). "Taxonomic, Phylogenetic, and Ecological Diversity of Methanogenic Archaea." *Anaerobe*, 6 (4): 205–26.
- Gerard, G., et Chanton, J. (1993). "Quantification of Methane Oxidation in the Rhizosphere of Emergent Aquatic Macrophytes: Defining Upper Limits." *Biogeochemistry*, 23 (2): 79–97.
- Grace, J. B., et Harrison, J. S. (1986). "The Biology of Canadian weeds: *Typha Latifolia* L., *Typha angustifolia* L. and *Typha xglauca* Godr." *Canadian Journal of Plant Science*, 66:361-379
- Hamilton, J. D., Kelly, C. A., Rudd, J. W. M., Hesslein, H., et Roulet, N. T. (1994). "Flux to the atmosphere of CH₄ and CO₂ from wetland ponds on the Hudson Bay lowland (HBLs)" *Journal of Geophysical Research*, 99: 1495–1510.

- Heilman, M. A., et Carlton, R. G. (2001). "Methane Oxidation Associated with Submersed Vascular Macrophytes and Its Impact on Plant Diffusive Methane Flux." *Biogeochemistry*, 52 (2): 207–24.
- Heino, J., Virkkala, R., et Toivonen, H. (2009). "Climate Change and Freshwater Biodiversity: Detected Patterns, Future Trends and Adaptations in Northern Regions." *Biological Reviews*, 84 (1): 39–54.
- Holzapfel-Pschorn, A., Conrad, R., et Seiler, W. (1985). "Effect of Vegetation on the Emission of Methane from Submerged Paddy Soil" 92: 223–33.
- Hallett, J. (2002). "Climate change 2001: The scientific basis." Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society: A journal of the atmospheric sciences, applied meteorology and physical oceanography*. 128 (581): 1038-9.
- Huttunen, J. T., Alm, J., Liikanen, A., Juutinen, S., Larmola, T., Hammar, T., Silvola, J., et Martikainen, P. J. (2003). "Fluxes of Methane, Carbon Dioxide and Nitrous Oxide in Boreal Lakes and Potential Anthropogenic Effects on the Aquatic Greenhouse Gas Emissions." *Chemosphere*, 52 (3): 609–21.
- Hyvönen, T., Ojala, A., Kankaala, P., et Martikainen, P. J. (1998). "Methane Release from Stands of Water Horsetail (*E. fluviatile*) in a Boreal Lake." *Freshwater Biology*, 40 (2): 275–84.
- Intergovernmental Panel on Climate Change. (2007). *Climate Change 2007: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. IPCC, 104 pp.
- Joyce, J., et Jewell, P. W. (2003). "Physical Controls on Methane Ebullition from Reservoirs and Lakes." *Environmental and Engineering Geoscience*, 9 (2): 167–78.
- Juutinen, S., Rantakari, Kortelainen, M., P., Huttunen, J. T., Larmola, T., Alm, J., Silvola, J., et Martikainen, P. J. (2009). "Methane Dynamics in Different Boreal Lake Types." *Biogeosciences*, 6 (2): 209–23.

- Juutinen, S., Alm, J., Larmola, T., Huttunen, J. T., Morero, M., Saarnio, S., Martikainen, P. J., et Silvola, J. (2003). "Methane (CH₄) Release from Littoral Wetlands of Boreal Lakes during an Extended Flooding Period." *Global Change Biology*, 9 (3): 413–24.
- Juutinen, S., Alm, J., Larmola, T., Huttunen, J. T., Morero, M., Saarnio, S., Martikainen, P. J., et Silvola, J. (2003b). "Major Implication of the Littoral Zone for Methane Release from Boreal Lakes." *Global Biogeochemical Cycles*, 17 (4): 1–11.
- Käki, T., Ojala, A., et Kankaala, P. (2001). "Diel Variation in Methane Emissions from Stands of *Phragmites Australis* (Cav.) Trin. Ex Steud. and *Typha Latifolia* L. in a Boreal Lake." *Aquatic Botany*, 71 (4): 259–71.
- Kankaala, P., Käki, T., et Ojala, A. (2003). "Quality of Detritus Impacts on Spatial Variation of Methane Emissions from Littoral Sediment of a Boreal Lake." *Archiv Fur Hydrobiologie*, 157 (1): 47–66.
- Kankaala, P., et Bergström, I. (2004). "Emission and Oxidation of Methane in Equisetum Fluviatile Stands Growing on Organic Sediment and Sand Bottoms." *Biogeochemistry*, 67 (1): 21–37.
- Kankaala, P., Huotari, J., Peltomaa, E., Saloranta, T., et Ojala, A. 2006. "Methanotrophic Activity in Relation to Methane Efflux and Total Heterotrophic Bacterial Production in a Stratified, Humic, Boreal Lake." *Limnology and Oceanography* 51 (2): 1195–1204.
- Kankaala, P., Käki, T., Mäkelä, S., Ojala, A., Pajunen, H., et Arvola, L. (2005). "Methane Efflux in Relation to Plant Biomass and Sediment Characteristics in Stands of Three Common Emergent Macrophytes in Boreal Mesoeutrophic Lakes." *Global Change Biology*, 11 (1): 145–53.
- Kankaala, P., Mäkelä, S., Bergström, I., Huitu, E., Käki, T., Ojala, A., ... et Arvola, L. (2003). "Midsummer Spatial Variation in Methane Efflux from Stands of Littoral Vegetation in a Boreal Meso-Eutrophic Lake." *Freshwater Biology*, 48 (9): 1617–29.
- Kim, J., Verma, S. B., et Billesbach, D. P. (1999). "Seasonal Variation in Methane Emission from a Temperate Phragmites-Dominated Marsh: Effect of Growth Stage and Plant-Mediated Transport." *Global Change Biology*, 5 (4): 433–40.

- Kim, J., Verma, S. B., Billesbach, D. P., et Clement, R. (1998). "Diel Variation in Methane Emission from a Midlatitude Prairie Wetland: Significance of Convective Throughflow in *Phragmites Australis*." *Journal of Geophysical Research*, 103 (D21): 28029–39.
- King, G. M. (1994). "Associations of Methanotrophs with the Roots and Rhizomes of Aquatic Vegetation." *Applied and Environmental Microbiology*, 60 (9): 3220–27. 1996.
- King, G. M. (1996). "In Situ Analyses of Methane Oxidation Associated with the Roots and Rhizomes of a Bur Reed, *Sparganium Eurycarpum*, in a Maine Wetland." *Applied and Environmental Microbiology*, 62 (12): 4548–55.
- Laanbroek, H. J. (2010). "Methane Emission from Natural Wetlands: Interplay between Emergent Macrophytes and Soil Microbial Processes. A Mini-Review." *Annals of Botany*, 105 (1): 141–53.
- Le Mer, J., et Roger, P. (2001). "Production, Oxidation, Emission and Consumption of Methane by Soils: A Review." *European Journal of Soil Biology*, 37 (1): 25–50.
- Lidstrom, M. E., et Somers, L. (1984). "Seasonal Study of Methane Oxidation in Lake Washington." *Applied and Environmental Microbiology*, 47 (6): 1255–60.
- Madsen, J. D., Chambers, P. A., James, W. F., Koch, E. W., et Westlake, D. F. (2001). The interaction between water movement, sediment dynamics and submersed macrophytes. *Hydrobiologia*, 444(1-3), 71-84.
- Marinho, C. C., Palma-Silva, C., Albertoni, E. F., Giacomini, I. B., Figueiredo Barros M. P., Marques Furlanetto, L., et de Assis Esteves, F. (2015). "Emergent Macrophytes Alter the Sediment Composition in a Small, Shallow Subtropical Lake: Implications for Methane Emission." *American Journal of Plant Sciences*, 6 (02): 315–22.
- Marotta, H., Pinho, L., Gudasz, C., Bastviken, D., Tranvik, L. J., et Enrich-Prast, A. (2014). "Greenhouse Gas Production in Low-Latitude Lake Sediments Responds Strongly to Warming." *Nature Climate Change*, 4 (6): 467–70.

- Martens, C. S., Kipphut, G. W., et Val Klump, J. (1980). "Sediment-Water Chemical Exchanges in the Coastal Zone Traced by in Situ Radon-222 Flux Measurements." *Science*, 208 (4441): 285–88.
- Matthews, E., et Fung, I. (1987). "Methane Emissions From Natural Wetlands: Global Distribution, Area, and Environmental Characteristics of Sources." *Global Biogeochemical Cycles* 1 (1): 61–86.
- McAuliffe, C. (1971) "Gas Chromatographic Determination of Solutes by Multiple Phase Equilibrium". *Chemical Technology*, 1, 46-51
- McGinnis, D. F., Kirillin, G., Tang, K. W., Flury, S., Bodmer, P., Engelhardt, C., Casper, P., et Grossart, H.-P. (2015). "Enhancing Surface Methane Fluxes from an Oligotrophic Lake: Exploring the Microbubble Hypothesis." *Environmental Science & Technology*, 49 (2): 873–80.
- Mensing, D. M., Galatowitsch, S. M., et Tester, J.R. (1998). "Anthropogenic Effects on the Biodiversity of Riparian Wetlands of a Northern Temperate Landscape." *Journal of Environmental Management*, 53 (4): 349–77.
- Michmerhuizen, C. M., Striegl, R. G., et McDonald, M. E. (1996). "Potential Methane Emission from North-Temperate Lakes Following Ice Melt." *Limnology and Oceanography*, 41 (5): 985–91.
- Mikkela, C., Sundh, I., Svensson, B. H., et Nilsson, M. (1995). "Diurnal-Variation in Methane Emission in Relation to the Water-Table, Soil-Temperature, Climate and Vegetation Cover in a Swedish Acid Mire." *Biogeochemistry*, 28 (2): 93–114.
- Moore, T. R., et Dalva, M. (1993). "The Influence of Temperature and Water-Table Position on Carbon-Dioxide and Methane Emissions from Laboratory Columns of Peatland Soils." *Journal of Soil Science*, 44: 651–64.
- Moore, T. R., De Young, A., Bubier, J. L., Humphreys, E. R., Lafleur, P. M., et Roulet, N. T. (2011). "A Multi-Year Record of Methane Flux at the Mer Bleue Bog, Southern Canada." *Ecosystems*, 14 (4): 646–57.
- Moosavi, S. C., et Crill, P. M. (1997). "Controls on CH₄ and CO₂ Emissions along Two Moisture Gradients in the Canadian Boreal Zone." *Journal of Geophysical Research-Atmospheres*, 102 (D24): 29261–77.

- O'Reilly, C. M., Sharma, S., Gray, D. K., Hampton, S. E., Read, J. S., Rowley, R. J., ... et Weyhenmeyer, G. A. (2015). "Rapid and Highly Variable Warming of Lake Surface Waters around the Globe." *Geophysical Research Letters*, 42(24): 10–773.
- Poindexter, C. M., Baldocchi, D. D., Matthes, J. H., Knox, S. H., et Variano, E. A. (2016). "The Contribution of an Overlooked Transport Process to a Wetland's Methane Emissions." *Geophysical Research Letters*, 43: 6276–6284
- Ponnamperuma, F. N., Cayton, M.T., et Lantin, R.S. (1981). "Dilute Hydrochloric Acid as Extractant for Available Zinc, Copper and Boron in Rice Soils." *Plant and Soil*, 61 (1981): 297–310.
- Rasilo, T., Prairie, Y. T., et del Giorgio, P. A. (2015). "Large-Scale Patterns in Summer Diffusive CH₄ Fluxes across Boreal Lakes, and Contribution to Diffusive C Emissions." *Global Change Biology*, 21 (3): 1124–39.
- Raymond, P. A., Hartmann, J., Lauerwald, R., Sobek, S., McDonald, C., Hoover, M., ... et Kortelainen, P. (2013). "Global Carbon Dioxide Emissions from Inland Waters." *Nature*, 503 (7476): 355–59.
- Reeburgh, W. S. (2003). "Global Methane Biogeochemistry." In *Treatise on Geochemistry: Second Edition*, Elsevier, 4, 347.
- Reeburgh, W. S., King, J. Y., Regli, S. K., Kling, G. W., Auerbach, N. A., et Walker, D. A. (1998). "A CH₄ Emission Estimate For The Kuparuk River Basin, Alaska." *Journal of Geophysical Research*, 103 (D22): 29005–13.
- Riera, J. L., Schindler, J. E., et Kratz T. K. (1999). "Seasonal Dynamics of Carbon Dioxide and Methane in Two Clear-Water Lakes and Two Bog Lakes in Northern Wisconsin, U.S.A." *Canadian Journal Fisheries and Aquatic Sciences* 274: 1–10.
- Roulet, N. T., Moore, T. R., Bubier, J. L., and Lafleur, P. (1992). "Northern Fens: Methane Flux and Climatic Change." *Tellus B*, 44 (2): 100–105.
- Sala, O. E., Chapin, S. F., Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., ... et Leemans, R. (2000). "Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100" *Science*, 287: 1770–74.

- Sauniois, M., Bousquet, P., Poulter, B., Peregon, A., Ciais, P., Canadell, J. G., ... et Janssens-Maenhout. (2016). "The Global Methane Budget: 2000-2012." *Earth System Science Data*, 8 (2).
- Schimel, J. (2000). "Rice, Microbes and Methane." *Nature*, 403 (6768): 375-377.
- Schubert, C. J., Lucas, F. S., Durisch-Kaiser, E., Stierli, R., Diem, T., Scheidegger, O., Vazquez, F., et Miller, B. (2010). "Oxidation and Emission of Methane in a Monomictic Lake (Rotsee, Switzerland)." *Aquatic Sciences*, 72 (4): 455-66.
- Sebacher, D. I., Harriss, R. C., et Bartlett, K. B. (1985). "Methane Emissions to the Atmosphere Through Aquatic Plants." *Journal of Environment Quality*, 14 (1): 40-46.
- Segers, R. (1998). "Methane Production and Methane Consumption: A Review of Processes Underlying Wetland Methane Fluxes" *Biogeochemistry*, 41: 23-51.
- Shannon, R. D., White, J. R., Lawson, J. E., et Gilmour, B. S. (2016). "Methane Efflux from Emergent Vegetation in Peatlands." *Journal of Ecology*, 239-246.
- Shih, J. G., et Finkelstein, S. A. (2008). "Range Dynamics and Invasive Tendencies in *Typha Latifolia* and *Typha Angustifolia* in Eastern North America Derived from Herbarium and Pollen Records." *Wetlands*, 28 (1): 1-16.
- Smith, K. L., et Lewis, W. M. Jr. (1992). "Seasonality of Methane Emissions from Five Lakes and Associated Wetlands of the Colorado Rockies." *Global Biogeochemical Cycles*, 6 (4): 323-38.
- Ström, L., Mastepanov, M., et Christensen, T. R. (2005). "Species-Specific Effects of Vascular Plants on Carbon Turnover and Methane Emissions from Wetlands." *Biogeochemistry*, 75 (1): 65-82.
- Stumm, W. et Morgan, J. J. (2012). "Aquatic Chemistry: Chemical equilibria and rates in water". John Wiley & Sons.
- National Work Group on Wetland. (1997). *Système de classification des terres humides du Canada*. Deuxième édition.

- Trenberth, K. E., et Josey, S. A. (2007). "Observations: Surface and Atmospheric Climate Change." Dans *Climate Change 2007: The Physical Science Basis*, 164:235–336.
- USEPA: Office of Atmospheric Programs. (2010). "*Methane and Nitrous Oxide Emissions From Natural Sources*". U.S. Environmental Protection Agency.
- Vachon, D., Prairie, Y. T., et Smith, R. (2013). "The Ecosystem Size and Shape Dependence of Gas Transfer Velocity versus Wind Speed Relationships in Lakes." *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 70 (12): 1757–64.
- Van Der Nat, F. J. W. A, et Middelburg, J. J. (1998). "Effects of Two Common Macrophytes on Methane Dynamics in Freshwater Sediments." *Biogeochemistry*, 43 (1): 79–104.
- Waddington, J. M., et Roulet, N. T. (1996). "Atmosphere-Wetland Carbon Exchanges: Scale Dependency of CO₂ and CH₄ Exchange on the Developmental Topography of a Peatland". *Global Biogeochemical Cycles*, 10 (2): 233–45.
- Walter, K. M, Smith, L. C., et Chapin, F. S. (2007). "Methane Bubbling from Northern Lakes: Present and Future Contributions to the Global Methane Budget." *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 365 (1856): 1657–76.
- Wetzel, R. G. (1995). "Death, Detritus, and Energy Flow in Aquatic Ecosystems." *Freshwater Biology*, 33 (1): 83–89.
- Wetzel, R. G. (2001). *Limnology: Lake and River Ecosystems*. Gulf Professional publishing
- Whiticar, M. J. (1999). "Carbon and hydrogen isotope systematics of bacterial formation and oxidation of methane." *Chemical Geology* 161(1-3): 291-314.
- Whiting, G. J, et Chanton, J. P. (1992). "Plant-Dependant CH₄ Emission in a Subarctic Canada Fen." *Global Biogeochemical Cycles*, 6 (3): 225–31.
- Whiting, G. J., et Chanton J. P. (1993). "Primary Production Control of Methane Emission from Wetlands." *Nature*, 364 (6440): 794–95.

- Whiting, G. J., et Chanton, J. P. (1996). "Control of the Diurnal Pattern of Methane Emission from Emergent Aquatic Macrophytes by Gas Transport Mechanisms." *Aquatic Botany* 54 (2-3): 237-53.
- Whiting, G. J., and Chanton, J. P. (2001). "Greenhouse carbon balance of wetlands: methane emission versus carbon sequestration." *Tellus B: Chemical and Physical Meteorology*, 53(5): 521-528
- Wik, M., Varner, R. K., Anthony, K. W., MacIntyre, S., et Bastviken, D. (2016). "Climate-Sensitive Northern Lakes and Ponds Are Critical Components of Methane Release." *Nature Geoscience*, 9 (2).
- Wuebbles, D. J., et Hayhoe, K. (2002). "Atmospheric Methane and Global Change." *Earth-Science Reviews*, 57 (3-4): 177-210.
- Yamasaki, S. (1987). "Oxygen Demand and Supply in *Zizania Latifolia* and *Phragmites Australis*." *Aquatic Botany*, 29 (3): 205-15.
- Yvon-Durocher, G. , Allen, A. P., Bastviken, D., Conrad, R., Gudasz, C., St-Pierre, A., Thanh-Duc, N., et del Giorgio, P. A. (2014). "Methane Fluxes Show Consistent Temperature Dependence across Microbial to Ecosystem Scales." *Nature*, 507 (7493).