

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

RELATION ENTRE LES FEUX NATURELS,  
LA RESPIRATION  
ET  
LES FLUX DE CO<sub>2</sub>  
DES LACS BORÉAUX

MÉMOIRE  
PRÉSENTÉ  
COMME EXIGENCE PARTIELLE  
DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR  
MARCHAND, DELPHINE

Octobre 2007

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.01-2006). 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**

---

Toute ma reconnaissance à Simon Barrette, Martine Camiré, Martin Genest, et Marie-Ève Ferland pour le support technique sur le terrain, le support moral et nos aventures mémorables dans le nord québécois. Une énorme gratitude à Charlotte Roehm pour m'avoir au tout départ initiée à la limnologie et pour m'avoir soutenue dans toutes les étapes de la maîtrise. Merci évidemment à Paul del Giorgio pour la disponibilité, l'enseignement et les conseils, et à Yves Prairie pour de précieuses recommandations au début du projet. Hourra pour Catherine Beauchemin, qui nous a permis de prendre une semaine de congé lors de cet été intense, grâce à son travail impeccable au lab. Remerciements au CRSNG et à Hydro-Québec pour le support financier qui m'a permis de me consacrer totalement à ma maîtrise. Sans oublier ma famille, Simon, Didi, Hubin, mamie, grand-papa, Cléo, Loulou, et tous les autres, pour l'encouragement lors de certaines périodes un peu plus exigeantes.

## **AVANT-PROPOS**

---

Ce présent mémoire est tout d'abord constitué d'un résumé et d'une introduction générale en français issus d'une revue exhaustive de la littérature scientifique. La section suivante est composée d'un article en anglais qui présente les données collectées dans la région d'Eastmain, Baie James, par Simon Barrette, aide de terrain, et par moi-même. La seconde section porte sur l'utilisation d'un nouveau système de mesure de la respiration que nous avons élaboré et utilisé avec succès sur le terrain durant l'été et l'automne 2006. La dernière partie du mémoire comporte une conclusion générale en français. L'analyse et la rédaction ont été effectuées par moi-même en collaboration avec mon directeur de maîtrise Dr. Paul del Giorgio. J'ai aussi été sporadiquement assistée par Dr. Charlotte Roehm et Dr. Yves Prairie qui m'ont offert de précieux conseils au niveau des analyses. L'article reste à être soumis à la revue scientifique *Limnology and Oceanography*.

## TABLE DES MATIÈRES

---

<b>AVANT-PROPOS.....</b>	<b>iii</b>
<b>RÉSUMÉ.....</b>	<b>vii</b>
<b>INTRODUCTION.....</b>	<b>1</b>
LES ÉCOSYSTÈMES TERRESTRES ET AQUATIQUES BORÉAUX.....	1
FEUX NATURELS ET BASSINS VERSANTS.....	2
RÉPONSES DU SYSTÈME AQUATIQUE À L'ALTÉRATION DU BASSIN VERSANT.....	3
LA RESPIRATION PLANCTONIQUE.....	4
RELATION ENTRE LES ASPECTS CHIMIQUES, PHYSIQUES, ET BIOLOGIQUES DU LAC ET LA RESPIRATION.....	5
LIEN ENTRE LE SYSTÈME TERRESTRE ET LE SYSTÈME AQUATIQUE.....	6
LA RESPIRATION ET LES FLUX DE CO <sub>2</sub> .....	8
HYPOTHÈSES ET OBJECTIFS.....	9
UNE NOUVELLE APPROCHE POUR MESURER LA RESPIRATION PLANCTONIQUE.....	10
<b>LINKING FOREST FIRES TO RESPIRATION AND CO<sub>2</sub> FLUXES IN BOREAL LAKES.....</b>	<b>12</b>
<b>ABSTRACT.....</b>	<b>13</b>
<b>ACKNOWLEDGMENTS.....</b>	<b>14</b>
<b>INTRODUCTION.....</b>	<b>15</b>
<b>METHODS.....</b>	<b>18</b>
SITE DESCRIPTION AND EXPERIMENTAL APPROACH.....	18
SAMPLING AND IN SITU MEASUREMENTS.....	19
RESPIRATION MEASUREMENTS.....	20
LABORATORY ANALYSES.....	23
STATISTICAL ANALYSIS.....	23
<b>RESULTS.....</b>	<b>24</b>
GENERAL LAKE CHARACTERISTICS.....	24
PATTERNS IN PLANKTON RESPIRATION.....	25
LINK BETWEEN BASIN TYPE AND LAKE RESPIRATION.....	25
PATTERNS IN CO <sub>2</sub> FLUX.....	30
LINK BETWEEN BASIN TYPE AND CO <sub>2</sub> FLUX.....	30
<b>DISCUSSION.....</b>	<b>32</b>
RESPIRATION.....	32

BASIN TYPE, RESPIRATION AND CO <sub>2</sub> .....	36
CLIMATE CHANGE AND BOREAL CARBON CYCLE .....	40
<b>CONCLUSION .....</b>	<b>41</b>
<b>ANNEXE I .....</b>	<b>43</b>
<b>BIBLIOGRAPHIE.....</b>	<b>58</b>

## LISTE DES FIGURES ET TABLES

---

Figures	Pages
<p><b>Figure 1</b> (a) An example of a time-course of CO<sub>2</sub> air-water exchange from the lake surface, using floating chambers. (b) An example of an oxygen consumption time course determined using the Fibox 3 (PreSens), an optrode system, for the boreal lake L-19. Errors (not shown on figure because smaller than the points) for each point are determined using the average of ten readings after a 30 second stabilization. Dotted and full lines represent replicates for time courses of the same lake.....</p>	22
<p><b>Figure 2</b> Plankton respiration as a function of (a) lake area (<math>y = 287.6 * x^{(-0.13)}</math>, <math>r^2 = 0.37</math>, <math>N=50</math>) and (b) <math>L_A/W_A</math> (lake area/watershed area) ratio (<math>y = 32.9 * x^{(-0.21)}</math>, <math>r^2 = 0.38</math>, <math>N=50</math>). Residuals (c ; d) of these relationships averaged for basins burned in different years (<math>N=34</math>). 1983, <math>n=12</math> ; 1989, <math>n=6</math> ; 1995-1997, <math>n=8</math> ; 2002, <math>n=3</math> ; 2006, <math>n=5</math>.....</p>	29
<p><b>Figure 3</b> CO<sub>2</sub> fluxes as a function of (a) lake area (<math>y = 3547.3 * x^{(-0.16)}</math>, <math>r^2=0.23</math>, <math>N=41</math>) and (b) <math>L_A/W_A</math> (<math>y = 222.62 * x^{(-0.35)}</math>, <math>r^2=0.16</math>, <math>N=41</math>).Residuals (c ; d) of these relationships averaged for basins burned in different years (<math>N=26</math>). 1983, <math>n=9</math> ; 1989, <math>n=6</math> ; 1995-1997, <math>n=7</math> ; 2006, <math>n=4</math> .Year 2002 is omitted because of a lack of data.....</p>	31
<p><b>Figure 4</b> Boreal plankton respiration measured in year 2006 placed in a larger data context of similar data from other lakes. Taken from Pace &amp; Prairie (2005).....</p>	34
<p><b>Figure 5</b> Scheme summarizing linear correlations between watershed (W) (as years after last fire event), DOC, plankton respiration (PR), surface CO<sub>2</sub> (pCO<sub>2</sub>) and CO<sub>2</sub> fluxes in boreal lakes. Dotted lines represent a non significant relationship, continuous lines denote statistically significant correlations.....</p>	39
<p><b>Figure 6</b> Fibox 3, (b) système erlenmeyer 500mL étanche et micro-senseurs, (c) sonde à fibre optique permettant la lecture de luminescence à travers la paroi vitrée de l'erlenmeyer.....</p>	44
<p><b>Figure 7</b> Comparaison du taux de consommation d'oxygène de l'eau épilimnétique du lac hyperoligotrophe Bowker et du lac eutrophe Bran de scie.....</p>	47
<p><b>Figure 8</b> Effet du volume (60mL, 500mL, 4L) de l'échantillon d'eau sur les taux de respiration planctonique mesurés à l'aide du Fibox. Aucune réplification n'a été effectuée pour le volume 4L des lacs Bran de scie, Bowker et Fraser.....</p>	49

Figures	Pages
<b>Figure 9</b>	Comparaison du pourcentage d'erreur (écart-type / moyenne * 100) relatif aux différents volumes d'échantillons utilisés lors de mesures de respiration planctonique.....50
<b>Figure 10</b>	Corrélation des mesures de respiration planctonique entre le traitement brassé avec l'ajout de billes et le traitement non brassé sans bille.....52
<b>Figure 11</b>	Corrélation des taux de respiration planctonique mesurés à l'aide du système d'optrode (Fibox) et du spectromètre de masse.....54
<b>Figure 12</b>	Comparaison des taux de respiration planctonique mesurés à l'aide du spectromètre de masse (a) et du Fibox (b).....55
<b>Figure 13</b>	Montage suggéré pour la prise de lecture des concentrations d'oxygène à l'aide du Fibox.....57
Tables	Pages
<b>Table I</b>	Data table for all the visited lakes. L <sub>A</sub> , Lake area; Z, lake depth at sampling site; W <sub>A</sub> , watershed area; TP, total phosphorus (µg L <sup>-1</sup> ); TN, total nitrogen (ppm); DOC, dissolved organic carbon (ppm); Chl <sub>a</sub> , chlorophyll a (µg L <sup>-1</sup> ); PR, plankton respiration (µgC L <sup>-1</sup> d <sup>-1</sup> ); CO <sub>2</sub> flux (mgC m <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup> ); M, mixed; N/A, data non available.....27
<b>Table II</b>	Pairwise correlations between Log respiration and selected variables. Significant correlations with $p < 0.05$ . N= analysis effective.....28
<b>Table III</b>	Comparaison des méthodes de mesures courantes des concentrations d'oxygène présentes dans des échantillons d'eau. POS, senseurs d'oxygène polarographiques; +, critère entièrement rempli par la méthode; ±, critère soutenu jusqu'à un certain point dépendamment de la précision des manipulations; - critère non supporté par la méthode; Ø, non applicable; d, mesure discrète; c, mesure continue. (Gatti <i>et al.</i> 2002).....45



## RÉSUMÉ

---

Les feux naturels déciment jusqu'à 0,4% des surfaces forestières boréales au Québec. Le feu structure le paysage en créant une mosaïque de bassins versants caractérisés par l'hétérogénéité des structures et de la composition végétale. Comment une telle diversité des bassins versants peut-elle affecter la dynamique du carbone des écosystèmes lacustres boréaux ? Nous explorons ici si les patrons métaboliques des lacs suivent les différents stades de succession post-feu qui caractérisent leur bassin versant, et nous établissons le lien entre les propriétés physiques du bassin, la respiration planctonique et les flux de CO<sub>2</sub>. Durant l'été 2006, des échantillons d'eau épilimnétique ont été prélevés sur 50 lacs situés dans la région de la rivière Eastmain du Québec boréal. Les sites ont été sélectionnés afin de représenter divers types de bassins versants homogènes, distincts en terme du niveau de succession post-incendie, incluant des bassins entièrement matures et des bassins brûlés au début de l'été 2006. La respiration planctonique a été déterminée à partir de la consommation de l'oxygène dissout mesurée lors d'incubations *in vitro*. Pour ce faire, nous avons adapté un système d'optrode constitué d'un oxymètre à fibre optique et de mini-senseurs sensibles aux fluctuations d'oxygène. Les résultats suggèrent que pour deux lacs de même surface, un lac à l'intérieur d'un bassin versant récemment brûlé est associé à des taux de respiration moyens et à des flux de CO<sub>2</sub> sortants plus élevés qu'un lac alimenté par un bassin versant mature. Notre étude contribue à une meilleure compréhension de l'influence des perturbations de l'écosystème terrestre sur les cycles des nutriments et du carbone des écosystèmes aquatiques, ainsi que sur la dynamique naturelle des gaz à effet de serre.

*Mots clefs : Cycle du carbone, métabolisme du lac, respiration planctonique, flux de CO<sub>2</sub>, feux naturels, succession végétale, boréal, optrodes.*

## INTRODUCTION

---

Une idée traditionnelle voulait que les systèmes aquatiques soient majoritairement soutenus par l'activité photosynthétique des producteurs primaires. Cette vision est aujourd'hui altérée par l'évidence et l'importance de la connexion entre les écosystèmes terrestres et aquatiques (Duarte & Prairie, 2005). Aujourd'hui, il est connu qu'en milieu peu productifs, les processus de dégradation en milieux lacustres de la matière organique allochtone provenant entre autre du bassin versant contribuent fortement au transfert du carbone terrestre vers l'atmosphère (del Giorgio *et al.* 1999 ; Tulonen, 2004). En région boréale québécoise, les feux naturels constituent le principale agent de structure du paysage forestier. Un survol de la région permet d'observer cette mosaïque végétale où de grandes régions sont associées à une composition et à une structure végétale caractéristiques de leur stade de succession post-feu. À l'intérieur de chacune de ces régions se trouve un réseau hydrique complexe qui incluent de nombreux lacs et rivières de toutes tailles. Cette thèse pose la question suivante : L'hétérogénéité du paysage forestier résultant des feux de forêts influence-t-elle le cyclage du carbone dans les lacs boréaux ?

### *Les écosystèmes terrestres et aquatiques boréaux*

La forêt boréale québécoise recouvre plus de 550 000 km<sup>2</sup>, soit près de 70% du territoire. L'espèce végétale dominante dans la région est définitivement l'épinette noire (*Picea mariana*). On y retrouve toutefois aussi l'épinette blanche (*Picea glauca*), le mélèze laricin (*Larix laricina*), le pin gris (*Pinus banksiana*) et le sapin baumier (*Abies balsamea*). Les espèces feuillues parfois rencontrées sont le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides*), le peuplier baumier (*Populus trichocarpa*) et le bouleau à papier (*Betula papyrifera*). Au Québec, les feux de forêts représentent la principale source de perturbation naturelle et peuvent décimer annuellement jusqu'à 0,4% de la région boréale (Ressources Naturelles Canada, 2005). La région est caractérisée par une température moyenne qui varie entre 0 et -2,5°C et par 600 à 1000 mm de précipitations annuelles. La topographie régionale est relativement homogène avec une altitude moyenne de 250 mètres. Ces conditions

caractéristiques de la région boréale sont favorables à l'accumulation de matière organique au niveau des écosystèmes terrestres et aquatiques (Kortelainen 1999). Les étendues d'eau douce et les milieux humides sont aussi omniprésents et couvrent près du tiers de la région. On évalue à plus de 600 000 le nombre de lacs qui parsèment le bouclier canadien au Québec (Ressources Naturelles, Canada, 2005).

### ***Feux naturels et bassins versants***

Les perturbations forestières au niveau du bassin versant accentuent le ruissellement total vers les lacs et les cours d'eau en réduisant l'interception de l'eau et l'évapotranspiration par la végétation (Minshall *et al.* 1989, Buttle & Metcalfe, 2000). De plus, lors d'un feu de forêt, le prélèvement des groupes oxygène externes du matériel combustible accentue l'hydrophobicité du sol (Certini, 2005). Ce caractère lipophile du sol diminue la capacité de rétention de l'eau et favorise par le fait même le ruissellement qui rend plus propice l'érosion et l'extraction des particules fines. Ces modifications apportées aux propriétés du sol peuvent persister à court ou à long termes ou peuvent demeurer de façon permanente. La résilience, donc le retour aux conditions pré-incendiaires, dépend de la fréquence et de la sévérité des feux, des conditions climatiques, de la végétation affectée, et de la topographie (Certini, 2005). La cendre résultant des feux est en soi un apport en matière organique, d'azote et de phosphore qui affecte le pH par son caractère alcalin (Badia & Marti, 2003). Elle est d'ailleurs un medium riche propice à la production bactérienne (Engstrom 1987).

Le feu peut aussi, en fonction de son intensité, changer la labilité (la qualité et la disponibilité aux organismes) du phosphore présent dans la matière organique du sol terrestre. Il a été observé que des incendies très sévères pouvaient modifier la distribution des formes de phosphore dans le sol et mener jusqu'à la disparition complète du phosphore organique extractable (Saa *et al.* 1994). La labilité de l'azote a aussi changé dramatiquement au niveau du sol selon l'étude de Prieto-Fernandez *et al.* (2004). Toutefois, les différences de labilité observées entre les régions brûlées et les régions épargnées commencent déjà à diminuer lors des mois qui suivent l'incendie. Les sols brûlés depuis 2 ans retrouvent une quantité d'azote résiduelle similaire aux régions non brûlées.

Le ruissellement accru sur les sols hydrophobes, les fortes précipitations, la géologie du site, la profondeur du sol, et la pente élevée sont les facteurs qui influencent le lessivage post-incendiaire du COD, du nitrate et du phosphore vers les cours d'eau et les lacs à proximité des sites brûlés (Minshall *et al.* 1989).

### ***Réponses du système aquatique à l'altération du bassin versant***

Il existe des résultats contradictoires par rapport à la réponse des lacs ou des cours d'eau suite à la perturbation du bassin versant puisque l'impact ne dépend non seulement des caractéristiques de la perturbation, mais aussi des propriétés initiales du milieu aquatique. La morphométrie, le ratio de drainage, le temps de renouvellement de l'eau du système, l'état trophique et les concentrations relatives des nutriments sont les facteurs les plus déterminants des réponses observées (Carignan & Steedman 2000). L'impact d'un apport de phosphore peut par exemple être moindre dans un système aquatique déjà eutrophe ou limité par l'azote. Les études de Wright (1976) et Bayley *et al.* (1992) observent une augmentation des nutriments et des cations apportés par les bassins versants, alors que Lewis (1974) et Richter *et al.* (1982) n'ont noté aucun changement important dans le flux hydrique de COD, de TN et de TP provenant des aires brûlées. Il est aussi possible d'observer une différence interannuelle au niveau de la réponse d'un même cours d'eau à un apport en nutriments (Schindler *et al.* 1980). Cette variation des réponses des plans d'eau aux perturbations impliquent d'ailleurs un danger à l'extrapolation des effets observés d'une région particulière à d'autres régions portant différentes conditions physiographiques et édaphiques. Déjà, seul le changement des ratios carbone :azote :phosphore à l'intérieur du pool organique dissout résultant des perturbations naturelles comme le feu peut modifier la disponibilité de tels composés pour le métabolisme (Schindler *et al.* 1992).

Par ailleurs, au niveau biologique, quelques études montrent que le relargage de la matière organique et des nutriments issus des feux naturels participe généralement de façon significative à l'augmentation de la biomasse phytoplanctonique (Planas *et al.* 2000) et du zooplancton (Patoine *et al.* 2000) des systèmes hydriques à proximité. L'impact observé varie

en fonction de la sévérité de la perturbation et de plusieurs facteurs physiques tels le climat et la topographie (Carignan & Steedman 2000).

Le rétablissement des conditions initiales du système aquatique affecté dépend essentiellement du temps de résidence de l'eau, du taux d'utilisation des nutriments introduits (Essington & Carpenter, 2000) et du retour graduel du couvert forestier. L'étude de Bayley *et al.* (1992) note un retour à la normale des concentrations de nitrate et des cations ( $K^+$ ,  $Ca^{2+}$ ,  $Mg^{2+}$ ) après une période de 3 à 6 ans.

### ***La respiration planctonique***

Le cycle biologique au niveau des communautés planctoniques en écosystèmes pélagiques peut être vu comme le couplage entre deux processus fondamentaux: la photosynthèse et la respiration. Le ratio entre la productivité primaire et la respiration planctonique représente un bon indice du statut trophique d'un écosystème (Smith & Kemp, 2001). La productivité primaire et la respiration tendent à covarier mais la relation n'est pas statique aux niveaux spatiale et temporel (Duarte & Augusti, 1998).

La respiration peut survenir à la lumière comme à la noirceur et elle est reliée à l'obtention d'énergie. Au niveau physiologique, il s'agit du transfert de protons et d'électrons à partir de substrats réduits, comme certains composés organiques, à un accepteur de protons et d'électrons comme l'oxygène. Au niveau écosystémique, la respiration est un indice de dégradation de la matière organique totale et donc un bon indice des flux de carbone organique à travers la communauté. Selon Williams & del Giorgio (2005), il s'agit probablement du meilleur indicateur des mouvements de la matière organique dans l'environnement puisqu'elle intègre toutes les différentes sources de carbone organique.

Au niveau écosystémique, la respiration représente le plus grand puit de matière organique. Malgré tout, elle reste encore une lacune majeure dans notre compréhension globale du cycle du carbone.

Intuitivement, Krogh (1934) disait que dans un environnement comme l'océan, les bactéries devaient jouer un rôle très important dans les processus de décomposition. Toutefois, cette idée ne correspondait pas à l'estimation du nombre de bactéries présentes dans la colonne d'eau qui, à l'époque, était évalué à moins de 10 cellules par  $\text{cm}^3$ . Conséquemment, Zobell (1976) implanta la notion d'une contribution bactérienne à moins de 1% de la respiration totale. Aujourd'hui, grâce à certaines techniques plus avancées, les bactéries hétérotrophes sont considérées comme les plus importants contributeurs à la respiration totale dans la majorité des écosystèmes (del Giorgio & Peters, 1993; del Giorgio & Williams, 2005). En effet, elles sont omniprésentes dans la colonne d'eau et dans les sédiments et sont les principales impliquées au niveau de la dégradation et la minéralisation du pool de COD. Selon une étude en région boréale (Tulonen 2004), l'efficacité de croissance bactérienne (BGE), donc de transfert du carbone incorporé en biomasse, se situe entre 18% à 24%. La majorité du carbone assimilé est donc respiré. L'efficacité d'utilisation du COD et la production bactérienne en biomasse influencent donc le flux de carbone et d'énergie dans tout le système et dans le réseau trophique (del Giorgio *et al.* 2006). Malgré le fait que la respiration pélagique totale soit dominée par les activités de dégradation par les bactéries, les organismes qui participent à la respiration en épilimnion comprennent aussi le phytoplancton et le zooplancton. La respiration représente donc un indice intégrateur de l'utilisation du carbone à travers les organismes autotrophes et hétérotrophes (Pace & Cole, 2000).

### ***Relation entre les aspects chimiques, physiques, et biologiques du lac et la respiration***

Selon une révision des études au niveau des lacs tempérés (Pace & Prairie, 2005), la respiration planctonique augmenterait en concert avec la chlorophylle *a*, le phosphore et le COD. Dans des lacs où les producteurs primaires sont fortement limités par les entrées de phosphore, la chlorophylle *a* peut être corrélée à 71% de la variance de la respiration, le phosphore total à 81%, et le COD à 49%. Par ailleurs, la respiration sera probablement affectée non seulement par la quantité, mais aussi par la qualité de la matière organique disponible (Lennon & Pfaff, 2005).

La respiration peut aussi être associée à des paramètres physiques comme la température, la profondeur du lac ou la taille du lac. Selon une étude de Carignan *et al.* (2000), un intervalle de température de 11 à 22,5°C implique un coefficient de température (Q10; mesure du taux de changement de la respiration comme une conséquence d'une augmentation de température de 10°C) d'environ 2,3 dans douze lacs oligotrophes et mésotrophes du bouclier canadien. Le déclin de température et de la production primaire associés à la profondeur du lac pourrait expliquer une diminution des taux de respiration et de la productivité jusqu'à maintenant mesurés en lacs plus profonds (Pace & Prairie, 2005). Toutefois, la profondeur est aussi corrélée à la taille du lac, laquelle est très souvent reliée à un temps de résidence de l'eau plus long et donc à une productivité réduite (del Giorgio & Peters, 1994).

Finalement, certains facteurs biologiques telle la structure du réseau trophique peuvent aussi jouer sur la respiration (Pace & Cole, 2000). Par exemple, tout élément qui limite la présence de poissons planctivores peut promouvoir la prédominance de gros zooplanctons par cascade trophique (Carpenter *et al.* 2001). La respiration spécifique (taux de respiration par individu) est reliée à la masse corporelle du zooplancton (Hernández-León & Ikeda, 2005) et du pico et nanoplankton (Ahrens & Peters, 1991). Pace & Cole (2000) ont quant à eux trouvé une relation entre la respiration planctonique totale et la taille moyenne du zooplancton crustacé dans leurs systèmes. La sélection d'individus de plus grande taille pourrait donc potentiellement jouer sur les taux de respiration planctonique mesurés.

### ***Lien entre le système terrestre et le système aquatique***

La respiration dans la colonne d'eau utilisent des sources de carbone autochtones (qui provient de l'intérieur du système) et allochtones (qui provient de l'extérieur), et l'importance relative de ces deux sources reste très variable entre les lacs. En effet, le carbone autochtone domine habituellement dans les lacs très eutrophes alors que le carbone de sources allochtones excède généralement la productivité primaire dans les lacs oligotrophes (Wetzel 1992).

Le carbone autochtone est rapidement métabolisé par les bactéries et peut provenir du carbone dissout extracellulaire sécrété par le phytoplancton et les macrophytes. Ces produits sont composés majoritairement de petites molécules comme des acides aminés dissous, des sucres, acides gras, vitamines, nucléotides, pigments et stéroïdes. La décomposition de ces composés labiles est souvent très rapide, soit environ 48 heures, et constitue seulement une petite partie du COD dans l'eau (Gergel *et al.* 1999). Cette portion disponible a été évaluée à seulement 0,2% du carbone organique total d'un lac mésotrophique boréal (Gergel *et al.* 1999). Malgré une faible présence dans le système, le carbone autochtone participe de façon notable à la croissance bactérienne puisque la BGE associée au carbone excrété par le phytoplancton monterait à près de 50% (Tulonen, 2004).

Un nombre important d'études concluent toutefois que la production primaire à elle seule ne peut suffire au métabolisme épilimnétique dans des systèmes humiques et oligotrophes (del Giorgio & Peters, 1994 ; Coveney & Wetzel, 1995 ; Duarte & Agusti 1998; del Giorgio *et al.* 1999; Tulonen 2004). Les taux d'échanges trophiques et le recyclage des nutriments en zone pélagique sont donc permis dans ces types d'écosystèmes grâce à l'utilisation de carbone organique provenant de la région littorale ou d'autres sources allochtones. Une étude récente au niveau de la composition isotopique du carbone montre que le carbone organique respiré dans neuf systèmes aquatiques peu productifs boréaux est principalement d'origine allochtone (Karlsson *et al.* 2007). L'importation de COD dans le système peut se faire par l'intermédiaire de précipitations, du lessivage dû au ruissellement, et de la décomposition de la matière organique terrestre. Ces derniers produits de dégradation de la lignine et de la cellulose composés d'acides humiques et fulviques constitueraient toutefois un pool de carbone moins disponible au métabolisme (Gergel *et al.* 1999). En effet, cette partie du pool de carbone organique comporte de nombreuses molécules à composition et à structure complexes et peuvent représenter jusqu'à 50% du pool réfractaire de carbone organique total (Tulonen 2004). Le COD allochtone disponible aux bactéries constitue en fait généralement près de 10 % du pool total de carbone importé (Jansson *et al.*, 1999). Des épisodes de flux élevés de COD peuvent toutefois supporter une croissance et une respiration bactérienne plus importante. Cette apport peu sembler négligeable, mais en milieux peu productifs où l'approvisionnement en COD allochtone est beaucoup plus important que la production de



COD autochtone, cette petite partie labile du COD importé devient un substrat précieux pour le métabolisme bactérien (Jansson *et al.* 2000).

### ***La respiration et les flux de CO<sub>2</sub>***

Une sursaturation en CO<sub>2</sub> implique une concentration de surface plus basse que celle de l'air ambiant et représente donc une source nette de ce gaz à effet de serre vers l'atmosphère. Ce phénomène peut être attribuable à plusieurs facteurs (Cole 1999; Cole *et al.* 2002), dont l'entrée de CO<sub>2</sub> par source souterraine, la précipitation de carbonates dissous, la respiration de macrophytes et la photooxydation du COD. Certaines études suggèrent toutefois que la respiration des apports de COD allochtone serait un processus suffisant afin de générer une supersaturation en CO<sub>2</sub> (Dillon & Molot 1997; Caraco *et al.* 1998, del Giorgio *et al.* (1999)). del Giorgio *et al.* (1997) ont d'ailleurs montré qu'une hétérotrophie nette ( $P/R < 1$ ) peut être attribuable à un déséquilibre entre la production primaire et la respiration, en faveur d'une activité hétérotrophe dominée par la dégradation bactérienne du carbone organique importé dans le système. À basses concentrations de COD, la production primaire est à peu près équivalente à la respiration, ce qui suggère que le carbone autochtone procure la majorité du substrat pour les activités métaboliques. Des concentrations de COD  $> 10 \text{ mg L}^{-1}$  en région boréale (Hanson *et al.* 2003) et de  $> 6 \text{ mg L}^{-1}$  au sud-est du Québec (Prairie *et al.* 2002) ont été associées à une productivité nette (NEP) inférieure à 0 et donc à des lacs hétérotrophes. Un système autotrophe serait donc associé à une forte concentration de phosphore et à une basse concentration de COD, alors qu'un système hétérotrophe est relié à peu de phosphore et à un haut niveau de COD (Cole *et al.* 2000; Hanson *et al.* 2004). La relation entre le phosphore et la production primaire est bien connue et explique en partie l'hétérotrophie d'un système en modulant le ratio productivité primaire : respiration. Par contre, il existe un lien entre le phosphore et l'efficacité de croissance bactérienne (BGE) qui joue aussi sur ce même ratio. En effet, Smith & Prairie (2004) ont récemment montré que le métabolisme bactérien et le devenir des entrées de carbone sont aussi fortement dépendants de la disponibilité de phosphore dans le système. Les bactéries ont aussi besoin de nutriments minéraux et ont une importante demande en azote et en phosphore pour leurs besoins métaboliques. Tilonen (2004) a vu l'efficacité de croissance bactérienne (BGE) de ses systèmes peu productifs à

l'étude s'élever de 18-24% à plus de 40% lors de l'addition de nutriments. Un milieu très oligotrophe demanderait donc plus de respiration par cellule et serait associé à une faible efficacité de croissance. En milieu pauvre en nutriments, le COD est donc davantage transféré en CO<sub>2</sub> plutôt qu'en biomasse, ce qui réduit le transfert de carbone vers les niveaux trophiques plus élevés (Smith & Prairie 2004) mais favorise l'hétérotrophie nette d'un système.

Il existe quelques études au sujet des balances métaboliques des systèmes aquatiques nordiques peu productifs, et tous sont d'accord sur la participation de tels écosystèmes aux émissions naturelles de CO<sub>2</sub> vers l'atmosphère (Kling *et al.* 1992 ; Algesten *et al.* 2003 ; Jonsson *et al.* 2003 ; Sobek *et al.* 2003 ; Planas *et al.* 2005 ; Aberg *et al.* 2007 ; Jonsson *et al.* 2007). On estime qu'environ 90% des lacs boréaux naturels québécois sont sursaturés en CO<sub>2</sub> et émettent entre 50 et 10 000 mgCO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> jour<sup>-1</sup> vers l'atmosphère. Les valeurs moyennes mesurées jusqu'à ce jour en régions boréales représentent environ 1013 ± 1095 mg CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> jour<sup>-1</sup> (Tremblay *et al.*, 2005).

Nous savons donc que le rôle des lacs en tant que source nette de CO<sub>2</sub> est relié à l'entrée de carbone organique dissous (COD), aux facteurs qui régulent cette entrée (Hope *et al.* 1996; Jonsson *et al.* 2003; Sobek *et al.* 2003) et à sa transformation subséquente dans le système aquatique. La contribution des processus de respiration planctonique à l'émission de gaz à effet de serre des lacs boréaux reste à définir afin d'éclaircir les mécanismes de cette boucle qui fait le lien entre l'écosystème forestier, l'écosystème aquatique, et l'atmosphère.

### ***Hypothèses et objectifs***

L'importation de matière provoquée par un feu naturel est souvent très intense et devrait selon notre hypothèse être reliée à une activité métabolique plus élevée dans la colonne d'eau accompagnée d'une hausse considérable des pressions de CO<sub>2</sub> de surface et des flux vers l'atmosphère. En effet, le feu cause la diminution de la litière au niveau terrestre (Certini, 2005) et un sol organique plus mince a été associé à une exportation plus importante du COD vers les systèmes aquatiques du bouclier précambrien (Schindler *et al.* 1992). Une relation

positive entre le COD et la respiration reflète un métabolisme microbien de plus en plus associé à l'importation de carbone dans le lac (Pace & Prairie, 2005). L'augmentation du rapport entre l'utilisation de carbone allochtone et l'utilisation de carbone autochtone pour la respiration devrait donc selon nous suivre ces mêmes patrons. S'il est comparable aux observations relatives aux producteurs primaires et secondaires des études révisées, l'impact potentiel de tels apports devrait toutefois être assez éphémère. Par la suite, le rétablissement graduel de la végétation et du sol organique du bassin monopolisera progressivement la matière et les nutriments générés dans la forêt boréale et diminuera le ruissellement de l'eau vers les systèmes aquatiques. Par conséquent, les taux de respiration mesurés et les flux de  $\text{CO}_2$  devraient diminuer en fonction de la réduction des entrées allochtones et du lessivage provenant de la région littorale.

Les objectifs de cette étude sont de (1) relever les relations générales entre les aspects physicochimiques des lacs boréaux et la respiration planctonique, (2) d'explorer si les patrons métaboliques des lacs reflètent l'événement récent d'un feu naturel et les différents stades de succession post-feu qui caractérisent leur bassin versant, et (3) d'établir le lien entre la structure végétale du bassin versant, la respiration planctonique et les flux de  $\text{CO}_2$  des lacs boréaux.

### ***Une nouvelle approche pour mesurer la respiration planctonique***

La différence en concentrations d'oxygène au début et à la fin d'une incubation à la noirceur, qui mesure la consommation nette d' $\text{O}_2$  par tous les processus compris à l'intérieur d'un échantillon d'eau, représente la technique de mesure des taux de respiration totale la plus accessible et la plus pratiquée (Pace & Prairie, 2005). Plusieurs méthodes ont été suggérées afin de mesurer le taux de respiration d'un échantillon ou d'un système (Williams & del Giorgio, 2005). Ces méthodes varient selon leur type d'incubation et selon la technique utilisée et leur précision afin de mesurer la concentration d'oxygène dissout des échantillons. La technique chimique de Winkler développée en 1888 et qui est encore aujourd'hui la méthode la plus répandue. Il existe aussi des procédés physiques comme des sondes et des systèmes d'optodes, ainsi que la spectrométrie de masse. Les patrons boréaux de respiration

planctonique manquent définitivement à la littérature scientifique. Cette lacune peut s'expliquer par les problèmes logistiques liés à l'éloignement des systèmes aquatiques présents dans ces régions et à l'absence de réseau routier. Toutefois, les méthodes de mesure actuelles des taux de consommation d'oxygène sont aussi responsables de cette faille dans notre compréhension globale du cycle du carbone aquatique. Le spectromètre de masse est une technologie de pointe au niveau de la mesure d'oxygène dissout et est présentement utilisée couramment dans notre laboratoire. Quoique très précise cette instrumentation scientifique est très massive et ne convient pas au travail en région éloignée. Un objectif supplémentaire à cette étude implique donc d'élaborer un nouveau protocole de mesure des taux de respiration propice au travail en région isolée et qui permet une mesure répétée et continue des activités métaboliques à l'intérieur des échantillons. Pour ce faire, nous avons adapté un système d'optrode à mesure non invasive constituée d'un oxymètre à fibre optique et de micro-senseurs (voir Annexe I).

## **Linking forest fires to respiration and CO<sub>2</sub> fluxes in boreal lakes**

---

Marchand, Delphine\* & del Giorgio, Paul\*

\*Département des Sciences Biologiques, Université du Québec à Montréal, Case Postale 8888, succursale Centre-Ville, Montréal, QC, H3C 3P8, Canada.

## ABSTRACT

---

Wild fires annually decimate over 0.4% of the forested area in the boreal regions of Canada, creating a mosaic in the landscape characterized by large variations in vegetation structure and composition. We measured plankton respiration and water-air CO<sub>2</sub> fluxes in the epilimnia of 50 lakes surrounded by different post-fire terrestrial successions in the boreal region of Quebec in order to investigate the possible connections between this fire-induced watershed heterogeneity and lake metabolism and CO<sub>2</sub> dynamics. CO<sub>2</sub> fluxes were measured in situ and plankton respiration was determined from changes in oxygen concentration, using optrodes during in vitro incubations. Plankton respiration varied widely among lakes (21.2 to 210.6 μg C L<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup>), and was linked to years after the last fire, once the effect of lake size was removed. Respiration in boreal lakes generally fits the patterns described for other regions, although rates tend to be lower for any given level of TP and especially DOC. All lakes were supersaturated in CO<sub>2</sub> and had positive fluxes to the atmosphere (157 to 3281 mg C m<sup>2</sup> d<sup>-1</sup>). Results suggest that CO<sub>2</sub> fluxes may also in part reflect the heterogeneity in post-fire basin types. There was a weak but significant relationship between CO<sub>2</sub> fluxes and water column respiration, suggesting a biological component of this flux. No significant differences were found in total P and N, chlorophyll a, or DOC between lakes in different watershed types, suggesting that the watershed features may influence more subtle aspects such as the quality of the organic matter reaching lakes. We hypothesize that climate-induced changes in fire patterns in the boreal biome may have profound consequences on carbon dynamics in the boreal aquatic ecosystems.

*Key words : Carbon cycle, lake metabolism, plankton respiration, CO<sub>2</sub> fluxes, wildfires, succession, boreal, optrodes.*

## **ACKNOWLEDGMENTS**

---

Special thanks to S. Barrette, M. Camiré, M. Genest, and M.-È. Ferland for field support and unforgettable adventures, and to C. Roehm and Y. Prairie for comments and advice on data analyses. Thanks to C. Beauchemin who helped significantly with lab work. This research was supported by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC). We are also thankful to Hydro-Québec for logistic support.

## INTRODUCTION

---

Greenhouse gas dynamics in natural lakes has been the focus of increasing interest in the recent years, especially in the context of climate change. The CO<sub>2</sub> supersaturation and the net outflux that characterizes most temperate (Prairie et al. 2002) and boreal (Sobek et al. 2003) lakes integrates several key processes at the whole ecosystem scale. Supersaturation is potentially consequence of several factors, such as ground water injection, dissolved carbonate dissolution, and photooxidation of dissolved organic carbon (DOC) (Cole 1999; Cole *et al.* 2002). Some studies further suggest that respired allochthonous inputs of DOC can be sufficient to cause CO<sub>2</sub> supersaturation, especially in oligotrophic lakes, because respiration is usually more important than primary production in unproductive aquatic systems (Dillon & Molot, 1997; Caraco et al. 1998; del Giorgio et al. 1999). At the ecosystem level, respiration represents the largest sink for organic matter in the biosphere (Williams & del Giorgio, 2005). Although respiration in the epilimnion of lakes includes the contribution of phytoplankton, zooplankton and other micro-organisms, heterotrophic bacteria are the single most important contributors to bulk respiration in the majority of lake ecosystems (del Giorgio & Peters, 1993; Cotner & Biddanda 2002; del Giorgio & Williams, 2005). The widespread net heterotrophy (production/respiration < 1) reported in unproductive lakes has been associated to bacterial degradation of terrestrial DOC (del Giorgio et al. 1997, Karlsson et al. 2007).

Given the important role that external organic matter plays in shaping lake metabolism (Sobek et al. 2003) and greenhouse gas dynamics (Kling et al. 1992), it is important to understand the features in the landscape that influence the magnitude and nature of the organic matter inputs to lakes. It has been shown that catchments characteristics (drainage ratio) and lake morphometry (lake surface) are more important than climatic variations in determining the DOC concentrations and thus pCO<sub>2</sub> in boreal lakes (Sobek et al. 2003). A better understanding of the link between this watershed influence on aquatic ecosystems is particularly important in the northern Canadian boreal landscape, where lakes occupy over 10% of the total surface. Most of these high latitude freshwater ecosystems are oligotrophic,



and there is an indication that most act as net sources of CO<sub>2</sub> to the atmosphere (Sobek et al. 2003; Planas et al. 2005), although the connections between lake CO<sub>2</sub> dynamics and landscape features are still not well understood.

Fire stands out as one of the key factors shaping the physiognomy of terrestrial landscapes in the boreal regions of Canada, creating a mosaic of watersheds characterized by large variations in vegetation structure and composition. The changes following forest fires in land cover and the resulting shifts in carbon and nutrient export and water movement could impact the functioning of the receiving lakes. Fire is thus the perfect tool to investigate the link between watershed's vegetation structure and lake metabolism. Several studies have shown measurable biological impacts after fire such as increases in biomass and changes in community structure of phytoplankton (Planas et al. 2000) and zooplankton (Patoine et al. 2000). However, the effect of fire on lake carbon metabolism has not been well explored. Respiration is fueled primarily through the consumption of dissolved organic matter, which offers both a connection to surrounding watersheds (Lennon & Pfaff 2005) and to natural CO<sub>2</sub> dynamics in lakes. The movement of materials immediately following a natural fire is usually intense (Certini 2005) and we hypothesize that this may result in higher metabolic activity in the receiving lakes and to higher net CO<sub>2</sub> fluxes. The secondary plant succession results in a recovery of both soils and plant cover, involving immobilization of nutrients, and changes in the pathways of carbon and water (Certini 2005), with a general decrease in runoff and material export from the watershed. We hypothesise that lake metabolism may reflect this decrease in the same way, and this gradually within the years following the fire event. The return of lakes to initial, pre-fire conditions rely essentially on water residence time, and on the rate of utilisation of the introduced nutrients (Essington & Carpenter, 2000).

Wild fires annually decimate in average 275 000 ha of the total forested area in the boreal regions of Québec (Natural Ressources Canada, 2005). Within each region stands a complex hydrologic system that includes several lakes and rivers varying in sizes and in morphometry. Boreal regions represent an ideal natural experimentation playground that we can use to explore the links between basin characteristics, pelagic respiration and CO<sub>2</sub> fluxes from the lake surface to the atmosphere. This present research therefore asks this question : Does

landscape heterogeneity resulting from forest fires influence carbon metabolism and CO<sub>2</sub> dynamics in boreal lakes ? To address this question, we conducted a comparative study of plankton metabolism in the epilimnion of 50 lakes that varied in sizes and watershed structures in the boreal region of Québec. In a subset of these lakes, we also measured in situ CO<sub>2</sub> fluxes from lake surface to the atmosphere.

## METHODS

---

### *Site description and experimental approach*

Three sampling campaigns were conducted during the summer and autumn of 2006 in the Eastmain region (51-52°N, 75-76°W), of northern Québec, Canada. This boreal part of the Canadian shield is relatively homogeneous in geology, topography and climate. Québec boreal forest covers over 550 000 km<sup>2</sup>, representing near 70% of the total territory. Evergreen species are dominant in mature forests and mostly consist of black spruces (*Picea mariana*), and to a lesser extent, white spruce (*Picea glauca*), American larch (*Larix laricina*), Jack pine (*Pinus banksiana*) and the balsam fir (*Abies balsamea*). Deciduous trees which dominate early forest successional stages include the quaking aspen (*Populus tremuloides*), the black cottonwood (*Populus trichocarpa*) and the paper birch (*Betula papyrifera*). The region is characterized by an average temperature varying between 0 et -2,5°C, with 600 to 1000 mm of annual precipitations and with an average altitude of 250 meters. These conditions are typical in the boreal area and favor the accumulation of organic matter in both terrestrial and aquatic ecosystems (Kortelainen 1999). Freshwaters cover over 15% of the territory, with extensive bogs and peatlands in addition to complex network of rivers and lakes.

Forty-two (42) lakes were sampled once in one of the three field campaigns (June, August or September) during the summer 2006 and autumn period, and in addition, 8 reference lakes were sampled three times (at each campaign) through the same period to assess potential seasonal variability in the parameters measured. Due to remoteness of the study site, sampling was carried out using helicopters or hydroplanes. The lakes were selected following three main criteria: 1) They had to be located within a relatively homogenous drainage basin in terms of the physiognomy of terrestrial vegetation, which in turn is driven mostly by the time since the last fire event. The drainage basins ranged from having 100% coverage of mature forest (no fire within the past 25 years), to basins with no forest cover or dead forest stands (recent fire). 2) Within each type of drainage basin, we further selected lakes to span the widest range in surface area possible; 3) the lakes had to be located within 45 minute

helicopter flight from the base camp, so as to optimize logistics. The initial selection was carried out with a combination of satellite images (Google Earth 3.1 (2006), used to characterize the basin types and target lakes, and geographic information system (GIS) to determine lake position and morphometry. We were able to preselect large, homogenous forested regions composed of recently burned, young regeneration and mature stands. We then used GIS data from the SOPFEU (*société de protection des forêts contre le feu*), the agency responsible for the prevention and the detection of forest fires in Québec, to confirm the exact year of burning. Lakes were selected from seven (7) different regions associated with a respective year of fire. Each region is associated to a unique fire event to reduce bias related to fire properties (type, intensity). However, since year of fire 1997 was no different from average year of fire 1995 in terms of any of the variables measured, we associated these two regions in order to increase the sample size per category for statistical purposes, leaving year of fire < 1983 (mature stands), 1989, 1995-1997, 2002, 2006 for analysis. Mixed watersheds were not considered in all «type of watershed's» related analysis. Lake and watershed morphometry was determined using AcrMap 9.1 , GIS, and Xtools Pro extension.

### ***Sampling and in situ measurements***

Because there is no bathymetry available for any of these remote lakes, we measured depth using an echosounder at multiple sites within a lake to determine the deepest point, which was selected for sampling and gas flux measurements. A YSI probe was used on the sampling site to measure dissolved oxygen, water temperature, pH, conductivity, and lake depth. We also estimated water transparency (secchi disk) and meteorological fluctuations (Kestrel monitor) during all experiments on the field. CO<sub>2</sub> fluxes at the water-air interface were measured in situ as replicate experiments using an air and light proof floating chamber (24x37x14cm) connected to an infrared gas monitor (Licor EGM-4). Readings of CO<sub>2</sub> concentrations in the chamber headspace were taken each minute for 10 minutes (see example of a chamber experiment result in figure 1a). Due to logistical constraints, flux measurements were carried out in 42 of all the 50 lakes sampled. A complete temperature and oxygen profile was carried out with the YSI meter. Water samples were collected using a peristaltic pump for nutrients (total phosphorus (TP), total nitrogen (TN)), DOC, and

chlorophyll analyses. An additional water sample for respiration was collected one meter below the surface in a 4-liter acid washed cubitainer, and was placed in a dark in a cooler. Incubations were performed immediately upon return to the lab. Up to three lakes were visited each day, and the water samples were never stored for more than six hours in the coolers before being processed back in the field laboratory.

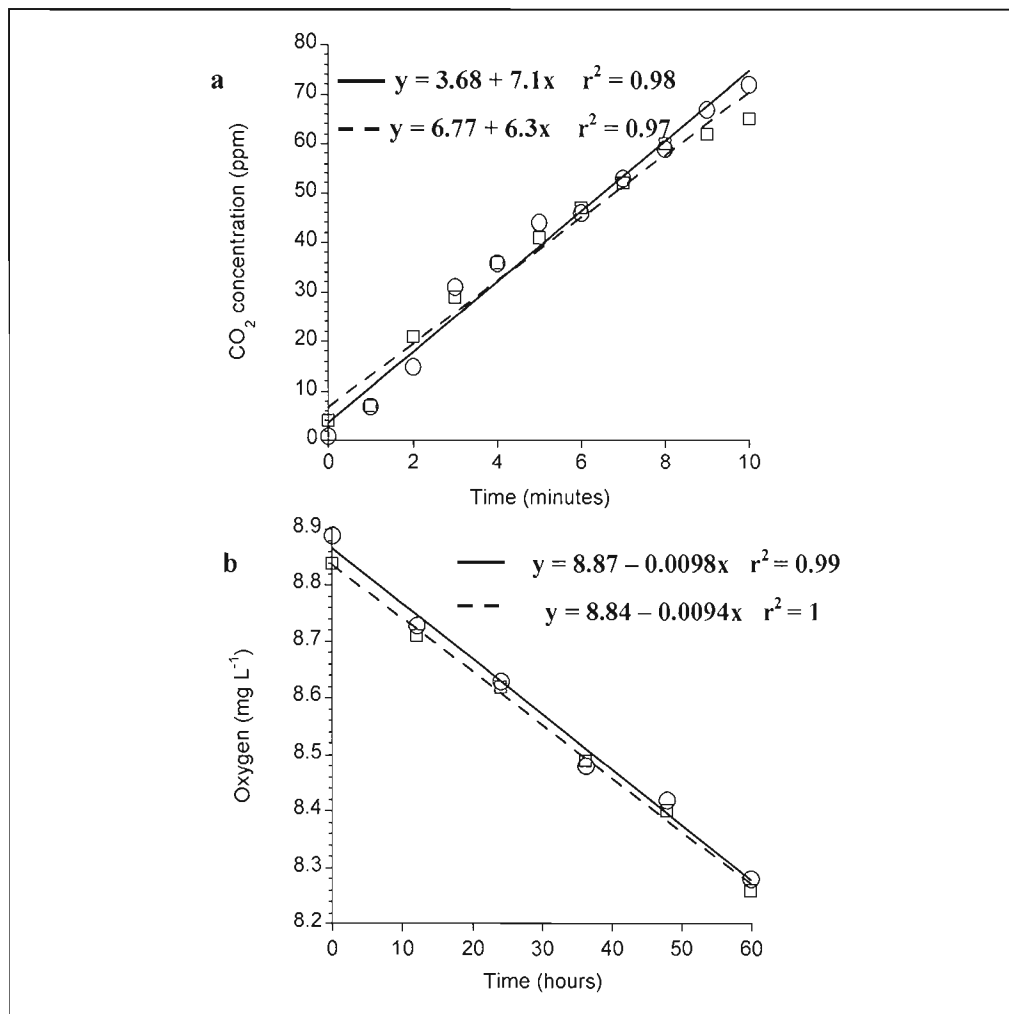
### ***Respiration measurements***

Plankton respiration (PR) was determined from changes in oxygen concentrations during *in vitro* incubations. Replicate 500-ml erlenmeyers, were filled for each lake sample, sealed with silicone stoppers, and placed in a cooler immersed in water that was kept at ambient epilimnetic temperature by a circulating water bath. O<sub>2</sub> concentrations were measured using an optrode system, consisting of oxygen-sensitive optical sensors and a fiber optic meter (Fibox 3, PreSens). The principle of the sensor operation is based on the quenching of fluorescence of a dye caused by contact with molecular oxygen. A circular, 5-mm an optical sensor was glued to the inside bottom part of each erlenmeyer with a silicone glue provided by the manufacturer. Dissolved oxygen measures were taken through the glass wall by illuminating the sensor with the optic fiber and recording the fluorescence emission of the sensor. Because the distance and angle between the sensor and fiber optic probe may influence the readings, we constructed an enclosed system composed of a box and a base holding the sensor, which allowed the erlenmeyers to be placed always at the same distance and position relative to the optical fiber, and minimizing interference by ambient light.

The quenching of the fluorescence emission from the sensor by O<sub>2</sub> is very sensitive to temperature fluctuations, and thus a stringent temperature control is required to achieve the necessary level of precision. The Fibox 3 system is equipped with a temperature probe that is independent from the optical probe, and which is meant to be placed as close to the O<sub>2</sub> sensor as possible to capture the local variations in temperature and correct the readings consequently. Our experimental set up, composed of sealed erlenmeyers, did not allow us to place the temperature probe directly next to the O<sub>2</sub> sensor, and thus to adequately control for temperature. For this reason, a third erlenmeyer per lake was used as a control to follow any

temperature variations in the incubation system. This control erlenmeyer was not sealed so that the temperature probe could be placed at the bottom in the same location of the O<sub>2</sub> sensors in the sealed erlenmeyers, and was handled in exactly the same way as the latter, so as to capture any possible temperature fluctuations during measurement. In addition, the samples were allowed to equilibrate for temperature at least 30 minutes immersed in the water bath before the initial oxygen reading was taken. Repeated measures (ten successive oxygen readings on the same sensor during the course of 10 to 20 seconds after a 30-second stabilization) were taken from each flask at 12 hour intervals. The protocol that we used allowed us to attain an average standard error of  $\pm 8 \mu\text{g O}_2 \text{ L}^{-1}$  for repeated measures on the same sensor, which is lower than the  $50 \mu\text{g O}_2 \text{ L}^{-1}$  reported by the manufacturer. However, other sources of error like temperature compensation and manipulation between measurements can increase the baseline error. Nine (9) incubations out of all 140 were rejected because of unstable readings.

Figure 1



**Figure 1.** (a) An example of a time-course of CO<sub>2</sub> air-water exchange from the lake surface, using floating chambers. (b) An example of an oxygen consumption time course determined using the Fibox 3 (PreSens), an optrode system, for the boreal lake L-19. Errors (not shown on figure because smaller than the points) for each point are determined using the average of ten readings after a 30 second stabilization. Dotted and full lines represent replicates for time courses of the same lake.

### ***Laboratory analyses***

DOC concentrations in 0.2  $\mu\text{m}$  filtered sample water were measured in an OI-1010 Total Carbon Analyzer using wet persulfate oxidation. TP was determined by the molybdenum-blue method after persulfate digestion, and TN was measured as nitrates after alkaline persulfate digestion. Chlorophyll *a* was measured spectrophotometrically in ethanol extracts.

### ***Statistical analysis***

All data were log transformed to meet normality assumptions and to equalize variances for all simple and multiple regressions. Pairwise correlations were performed between environmental variables and respiration to determine the major significant correlations ( $p < 0.05$ ). One-way ANOVA was used to explore the distribution of lake surface among basin types, and to assess potential inter-campaign variations in terms of respiration rates and other environmental variables in the reference lakes. ANOVA was also used to assess the influence of basin type on TP, TN, DOC, and chlorophyll *a*. Least squares linear regression was used to assess relations between lake area, lake area to watershed area ratio and respiration rates. Multiple regression was used to assess individual contributions of lake morphometry and basin type on respiration and  $\text{CO}_2$  fluxes. All data analyses were conducted using Jumpin 5.0.1a statistical software (SAS Institute Inc. Cary, USA).



## RESULTS

---

### *General lake characteristics*

Overall, 50 different lakes were sampled over the course of the three field campaigns (Table I). Plankton respiration was measured in all lakes, whereas ambient CO<sub>2</sub> fluxes were measured in 42 of these lakes due to logistical constraints.

Lake area ( $L_A$ ) ranged from 0.007 to 56.124 km<sup>2</sup> (mean  $2.24 \pm 8.55$  km<sup>2</sup>) and maximum recorded depths varied from 0.6 to 23.6m (mean  $6.17 \pm 5.25$ m), and were positively correlated to each other ( $r^2=0.38$ ,  $N=50$ ,  $p<0.0001$ ). Total watershed area ( $W_A$ ) ranged from 0.147 to 142.32 Km<sup>2</sup> (mean  $9.15 \pm 22.24$  km<sup>2</sup>) and was also positively related to  $L_A$  ( $r^2=0.57$ ,  $N=50$ ,  $p<0.0001$ ), but the ratio lake to watershed area ( $L_A/W_A$ ) still varied widely (0.001 to 0.52). Despite a great range in  $L_A$ , depth, and  $W_A$ , there was a relatively narrow range in several key lake characteristics: TP varied from 5.09 to 32.4  $\mu\text{g L}^{-1}$  (mean  $12.08 \pm 4.82$   $\mu\text{g L}^{-1}$ ), TN varied from 0.154 to 0.483 mg L<sup>-1</sup> (mean  $0.28 \pm 0.07$  mg L<sup>-1</sup>) and chlorophyll from 1.70 to 5.59  $\mu\text{g L}^{-1}$  (mean  $3.13 \pm 0.89$   $\mu\text{g L}^{-1}$ ). TP and TN were positively correlated ( $r^2 = 0.42$ ,  $N=50$ ,  $p<0.0001$ ), but neither of the two nutrients were correlated to chlorophyll (TN,  $N=50$ ,  $p=0.15$ ; TP,  $N=50$ ,  $p=0.83$ ). DOC varied from 4.2 to 17.5 ppm (mean  $8.8 \pm 3.1$  ppm), and was weakly correlated with TP ( $r^2 = 0.23$ ,  $N=50$ ,  $p=0.0004$ ) and TN ( $r^2 = 0.40$ ,  $N=50$ ,  $p<0.0001$ ). DOC was also negatively correlated with  $L_A$  ( $r^2 = 0.19$ ,  $N=50$ ,  $p=0.0013$ ) and depth ( $r^2 = 0.34$ ,  $N=50$ ,  $p<0.0001$ ), but had no relationship with  $W_A$  ( $N=50$ ,  $p=0.19$ ) or chlorophyll concentrations ( $N=50$ ,  $p=0.05$ ).

No significant differences were observed in nutrients (ANOVA: TP;  $p=0.08$ , TN;  $p=0.58$ ), chlorophyll a (ANOVA:  $p=0.37$ ), DOC (ANOVA:  $p=0.77$ ), respiration ( $p=0.44$ ), pCO<sub>2</sub> ( $p=0.16$ ) or CO<sub>2</sub> fluxes ( $p=0.18$ ) between the three field campaigns (June, August, and September) in the 8 reference lakes. We therefore used the mean of the three samplings of the 8 reference lakes for all selected parameters. Accordingly, we also did not apply a correction on respiration values measured in the last campaign, even if water temperature in the surface layer was on average 8°C lower than in the two first campaigns.

### ***Patterns in plankton respiration***

Although all respiration incubations lasted 60 hours, for most of the samples the first 24 hours yielded robust time courses; 13 out of 70 samples had noisier initial patterns and in these samples we used the measurements up to 60 hours to calculate O<sub>2</sub> consumption. The O<sub>2</sub> decline over 60 hours was in most cases linear, as exemplified in figure 1b, so that use of 24 or 60 hours did not yield significantly different results.

PR rates ranged widely among the 50 sampled lakes, from 21.2 to 210.6 µgC L<sup>-1</sup> day<sup>-1</sup> (mean 62.8 ± 33.2 µgC L<sup>-1</sup> day<sup>-1</sup>) (Table I). Pairwise correlation analysis showed no significant relationships between respiration and TP (N=50,  $p=0.07$ ) or chlorophyll (N=50,  $p=0.31$ ) concentrations, and a very weak correlation with TN ( $r^2=0.09$ ;  $p=0.03$ ; N=50) (Table II). However, there was a slightly stronger, positive correlation with both DOC ( $r^2=0.15$ ;  $p=0.0048$ ; N=50) and specific absorbance (abs/DOC) ( $r^2=0.14$ ;  $p=0.0073$ ; N=50), and a negative correlation with transparency (secchi) ( $r^2=0.34$ ;  $p=0.0002$ ; N=35) and pH ( $r^2=0.15$ ;  $p=0.0052$ ; N=50).

PR scaled significantly to morphometric parameters such as L<sub>A</sub> and L<sub>A</sub>/W<sub>A</sub>. Respiration was positively correlated to L<sub>A</sub>;

$$\log \text{PR} = -0.13 \log L_A + 2.46, (r^2=0.38; p < 0.0001; N=50)$$

and to L<sub>A</sub>/W<sub>A</sub>;

$$\log \text{PR} = -0.21 \log (L_A/W_A) + 1.52, (r^2=0.38; p < 0.0001; N=50)$$

Respiration rates thus tended to be higher in small compared to larger lakes (Fig. 2a) and was also on average higher in lakes with low L<sub>A</sub>/W<sub>A</sub> (Fig. 2c).

### ***Link between basin type and lake respiration***

One of the main criteria for selection of our study lakes was that the watershed needed to be homogeneous in cover type, that is an initially mature stand (23 years and over since the last

fire) completely burned in the same year. When assessed in situ, 34 of the selected basins had an homogenous vegetation structure that agreed well with the a priori characterization, 16 other watersheds had mixed vegetation resulting of multiple fire events or other topographical features that were not well detected using remote sensing. Due to this heterogeneity in terrestrial vegetation, we excluded the lakes within these mixed basins for the analysis of effect of basin type.

There were no significant relationships between the basin type and TP (ANOVA; N=34;  $p = 0.54$ ), TN (ANOVA; N=34;  $p = 0.85$ ), chlorophyll *a* (ANOVA; N=34;  $p = 0.11$ ) and DOC (ANOVA; N=34;  $p = 0.35$ ). There still were no significant relationships between these same parameters after the influence of  $L_A$  effect was accounted for using multiple regressions. Furthermore, a multiple regression considering  $L_A$  showed no significant changes in absorbance ( $ABS_{440m-1}$ ) to DOC ratio ( $ABS_{440}/DOC$ ) per basin type (Least squares; N=34,  $p=0.22$ ), indicating that differences in respiration rates between lakes with similar  $L_A$  were probably not due to qualitative fluctuations in the optical properties of DOC. An ANOVA showed no significant variations in pH considering all basin types (ANOVA; N=34;  $p=0.08$ ), but student's t test showed lower pH in lakes within recently burnt watersheds (years 2002 and 2006) compared to lakes within mature watersheds (years <1983).

Basin type ( $p = 0.0001$ ;  $R^2 = 0.39$ ), together with  $L_A$  ( $p = 0.0057$ ;  $R^2 = 0.52$ ) best explained the variability in respiration when the 34 lakes with homogenous watersheds were examined using stepwise regression. Respiration rates were significantly higher in lakes surrounded by watersheds that were recently burned compared to those within mature forested areas (Fig. 2b;d), once the influence of  $L_A$  was removed;

$$\log PR = -0.03 \text{ YAF}^* [p=0.006] - 0.09 \log L_A [p=0.0004] + 5.43$$

( $R^2=0.52$ ;  $p<0.0001$ ; N=34).

\* Years after fire (YAF) were used as a characterization of the basin type in multiple regressions.

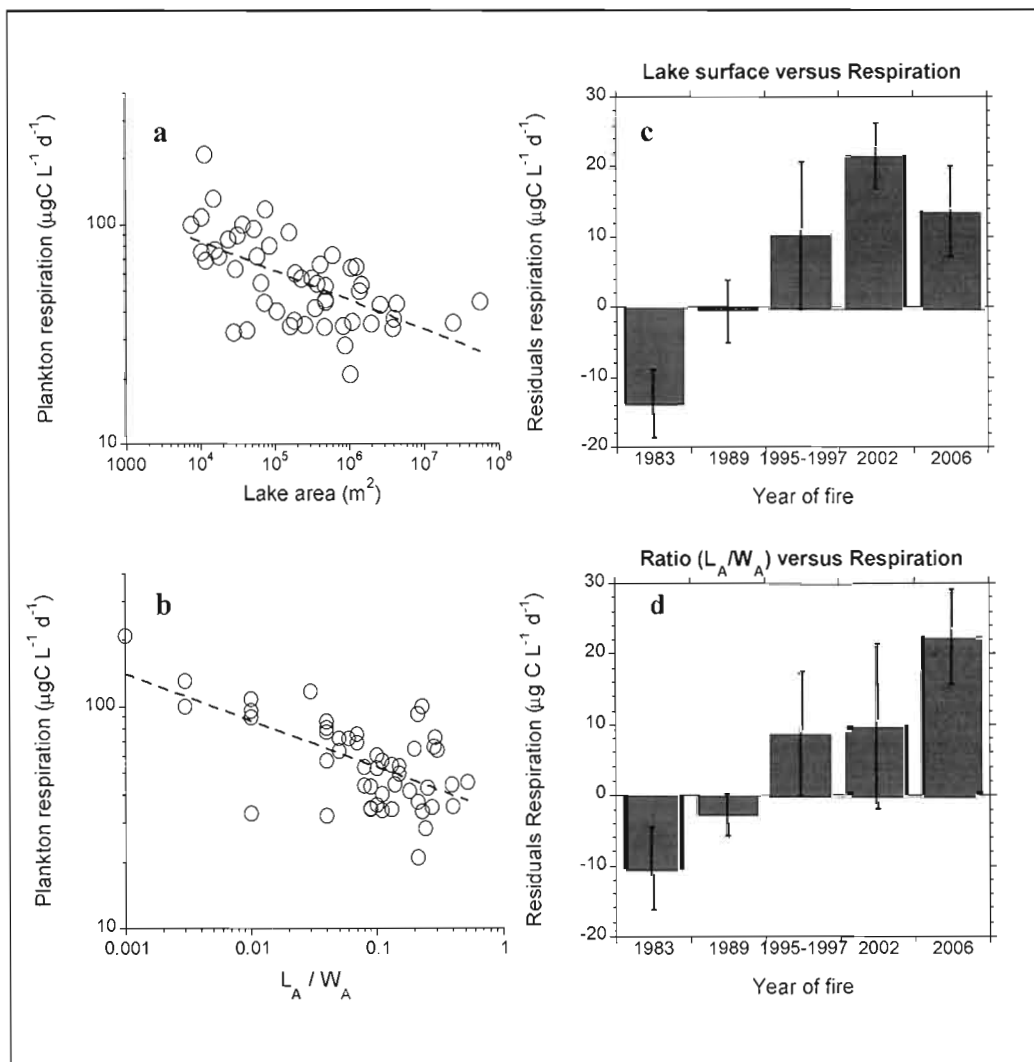
**Table I.** Data table for all visited lakes.  $L_A$ , Lake area;  $Z$ , lake depth at sampling site;  $W_A$ , watershed area; TP, total phosphorus ( $\mu\text{g L}^{-1}$ ); TN, total nitrogen (ppm); DOC, dissolved organic carbon (ppm); Chl $a$ , chlorophyll a ( $\mu\text{g L}^{-1}$ ); PR, plankton respiration ( $\mu\text{gC L}^{-1}\text{d}^{-1}$ );  $\text{CO}_2$  flux ( $\text{mgC m}^{-2}\text{d}^{-1}$ ); M, mixed; *N/A*, data non available.

Lake	$L_A$ ( $\text{Km}^2$ )	$Z$ (m)	$W_A$ ( $\text{Km}^2$ )	TP	TN	DOC	Chl $a$	PR	$\text{CO}_2$ flux	Year of fire
Natel	3.867	11.8	17.113	7.42	0.196	5.91	2.19	33.90	227	<1983
Lac 11	0.376	2.3	2.506	12.8	0.286	8.34	3.35	54.23	157	<1983
Lac 8	0.317	8.7	2.801	11.3	0.177	5.93	3.15	57.15	247	<1983
Labyrinthe	2.574	12.2	10.476	10.3	0.242	8.15	3.67	43.20	294	M
Clarkie	24.694	13.0	61.900	8.41	0.165	5.32	2.37	36.00	211	M
Brendan	1.068	14.0	3.555	6.87	0.235	5.43	4.20	64.05	203	1995
EM-320	0.476	5.2	4.542	12.6	0.264	7.17	3.01	53.10	372	M
Mistumis	3.970	7.7	19.082	12.2	0.237	6.91	3.82	37.58	511	M
L-4	0.010	2.0	1.366	11.0	0.269	8.79	2.05	108.90	794	<i>N/A</i>
L-5	0.011	0.7	10.212	15.1	0.376	9.20	3.36	210.60	587	<i>N/A</i>
L-7	0.189	0.7	1.966	17.9	0.483	9.40	1.98	60.75	225	<i>N/A</i>
L-9	0.105	4.7	0.961	16.4	0.401	8.67	2.05	40.50	<i>N/A</i>	<1983
L-11	0.010	4.5	0.147	14.1	0.256	14.54	2.02	75.60	3281	<i>N/A</i>
L-12	0.228	6.2	5.452	8.89	0.349	6.67	2.58	57.15	<i>N/A</i>	<i>N/A</i>
L-14	0.074	4.8	2.695	9.46	0.257	7.61	3.45	117.90	1604	1995
L-15	0.015	0.8	5.409	10.0	0.268	15.25	2.02	132.30	<i>N/A</i>	1995
L-16	0.012	1.6	0.162	11.8	0.298	8.29	2.58	69.30	<i>N/A</i>	<1983
L-17	0.037	1.9	0.161	19.1	0.280	5.25	4.78	100.80	430	<i>N/A</i>
L-18	0.042	5.9	3.190	18.0	0.252	6.15	3.54	33.30	<i>N/A</i>	<1983
L-19	0.032	2.0	5.973	32.4	0.368	15.06	5.59	90.00	594	<i>N/A</i>
L-20	0.601	23.6	2.063	6.17	0.213	5.00	3.47	72.90	<i>N/A</i>	2002
L-21	0.007	1.0	2,393	12.8	0.259	9.86	2.44	101.25	<i>N/A</i>	2002
L-24	0.084	3.6	2.344	16.0	0.345	9.28	2.19	81.00	1167	2006
L-25	0.058	3.1	0.971	10.7	0.216	9.16	3.04	72.45	<i>N/A</i>	2006
L-26	0.156	5.4	0.739	11.3	0.230	8.67	4.11	93.60	618	2006
L-27	0.016	2.5	0.396	15.0	0.333	14.30	2.48	77.40	1428	2006
L-28	0.405	5.5	1.465	10.6	0.268	7.92	2.76	66.15	505	2006
L-34	0.459	8.8	4.329	8.50	0.280	7.77	4.21	34.20	448	<1983
L-38	0.251	10.8	2.655	8.57	0.227	7.77	4.11	35.10	332	<i>N/A</i>
L-39	0.821	3.2	6.514	10.7	0.267	7.78	3.54	34.75	206	1995
L-40	0.162	9.8	1.855	10.2	0.208	5.22	3.79	34.75	744	1995
L-41	1.095	1.1	11.485	11.1	0.362	7.98	4.45	36.45	621	1995
L-42	0.346	2.3	1.927	11.2	0.343	9.75	3.75	41.85	343	1989
L-43	0.485	8.3	0.930	11.0	0.304	9.43	4.00	45.90	327	1989
L-44	4.298	7.4	46.285	20.2	0.282	10.54	4.60	43.65	749	1989
L-45	56.124	12.0	142.316	21.3	0.323	11.46	2.55	45.00	877	1989
L-46	1.956	21.8	7.297	6.96	0.192	5.37	3.56	35.55	512	1989
L-47	0.476	6.3	3.368	9.09	0.279	9.16	4.21	45.00	739	1989
L-48	1.049	5.3	5.042	10.4	0.242	6.55	3.43	21.15	655	<1983
L-49	1.234	1.5	6.049	10.7	0.312	9.34	3.29	64.35	341	<1983
L-50	0.885	14.7	3.667	5.67	0.176	6.31	2.90	28.35	290	<1983
L-54	0.028	1.3	0.674	9.76	0.316	11.66	1.70	32.40	355	<1983
L-56	0.065	7.1	0.512	7.50	0.172	4.23	2.97	54.90	273	<1983
L-59	0.030	4.6	0.592	8.39	0.284	12.22	2.02	63.00	310	<i>N/A</i>
L-60	1.380	13.1	9.340	5.09	0.154	5.49	3.37	49.95	239	<i>N/A</i>
L-62	0.024	2.5	0.661	16.3	0.411	17.55	2.76	86.40	919	1997
L-63	0.018	1.25	0.352	10.3	0.307	15.07	2.97	72.45	383	1997
L-66	0.072	6.0	0.923	12.2	0.323	7.89	2.12	44.55	1411	M
L-67	1.458	3.5	18.363	18.2	0.355	7.30	2.33	53.55	539	M
L-70	0.053	0.6	9.455	10.4	0.388	11.99	1.91	96.30	1782	2002

**Table II.** Pairwise correlations between Log respiration and selected variables. Significant correlations with  $p$  (significance probability)  $< 0.05$ . N= analysis effective.

Variables	Correlation	$p$	N
Log lake area (Km <sup>2</sup> )	-0.62	$< 0.0001$	50
Lake area / watershed area	-0.62	$< 0.0001$	50
Years after fire	-0.62	0.0001	34
Log depth (m)	-0.54	0.0001	50
Log Secchi (m)	-0.59	0.0002	35
Log DOC (ppm)	0.39	0.0048	50
pH	-0.39	0.0052	50
Specific absorbance (abs/DOC)	0.38	0.0073	50
Log TN	0.30	0.0332	50
Log TP	0.27	0.0652	50
Log Chlorophyll $a$	-0.14	0.3141	50

Figure 2



**Figure 2.** Plankton respiration as a function of (a) lake area ( $y = 287.6 * x^{-0.13}$ ,  $r^2 = 0.37$ ,  $N=50$ ) and (b)  $L_A/W_A$  (lake area/watershed area) ratio ( $y = 32.9 * x^{-0.21}$ ,  $r^2 = 0.38$ ,  $N=50$ ). Residuals (c ; d) of these relationships averaged for basins burned in different years ( $N= 34$ ). 1983,  $n=12$  ; 1989,  $n=6$  ; 1995-1997,  $n=8$  ; 2002,  $n=3$  ; 2006,  $n=5$ .

### ***Patterns in CO<sub>2</sub> flux***

CO<sub>2</sub> fluxes varied from 157 to 3281 mgC m<sup>2</sup> day<sup>-1</sup> (mean 639 ± 575 mgC m<sup>2</sup> day<sup>-1</sup>). Positive CO<sub>2</sub> emissions from the boreal lakes surface to the atmosphere were observed in all of the 42 sites where flux was measured.

Pairwise correlation analysis showed significant positive relationships between fluxes and TP ( $r^2 = 0.12$ ;  $p=0.0221$ ;  $N=42$ ), TN ( $r^2 = 0.12$ ;  $p=0.0244$ ;  $N=42$ ), and DOC ( $r^2 = 0.19$ ;  $p=0.0035$ ;  $N=42$ ). Negative correlations were found between fluxes and secchi depth ( $r^2 = 0.35$ ;  $p=0.0002$ ;  $N=34$ ) and pH ( $r^2 = 0.38$ ;  $p<0.0001$ ;  $N=42$ ). Chlorophyll concentrations alone has no significant relationship with the flux ( $N=42$ ,  $p=0.20$ ). To verify the possible link between respiration and CO<sub>2</sub> fluxes, we integrated volumetric respiration rates (aerial respiration (PR<sub>A</sub>)) measured in epilimnion to epilimnion depth in stratified lakes and to total depth in mixed lakes. The results show that PR<sub>A</sub> is weakly, but significantly positively correlated with CO<sub>2</sub> fluxes, once the influence of aerial chlorophyll *a* (chl<sub>aA</sub>) is removed;

$$\log \text{CO}_2 \text{ flux} = 0.52 \log \text{PR}_A [p=0.03] - 0.49 \log \text{chl}_{aA} [p=0.01] + 2.01$$

$$(R^2 = 0.15; p = 0.033; N=42).$$

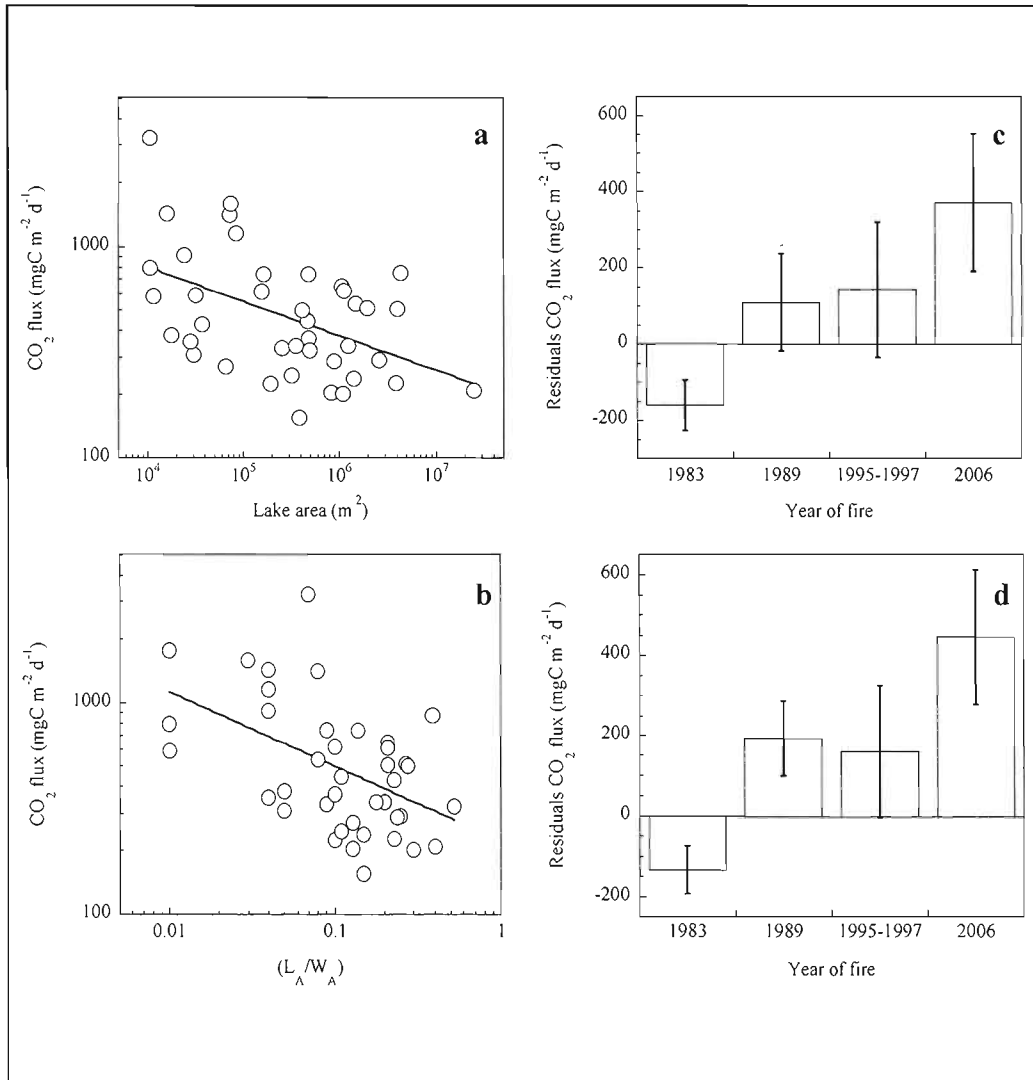
### ***Link between basin type and CO<sub>2</sub> flux***

Basin type was of all the selected variables the best predictor of variations in CO<sub>2</sub> fluxes. Fluxes were significantly higher in lakes surrounded by watersheds that were recently burned compared to those within mature forested areas, once the effect of L<sub>A</sub> and W<sub>A</sub> was removed (Fig. 3). Multiple least square regression shows, in addition to the type of basin effect, a negative correlation between fluxes and L<sub>A</sub> and a positive correlation with W<sub>A</sub>;

$$\log \text{CO}_2 \text{ flux} = -0.02 \text{ YAF} [p=0.005] - 0.32 \log L_A [p=0.004] + 0.46 \log W_A$$

$$[p=0.001] + 1.75, (R^2=0.57; p=0.0002; N=27)$$

Figure 3



**Figure 3.** CO<sub>2</sub> fluxes as a function of (a) lake area ( $y = 3547.3 * x^{-0.16}$ ,  $r^2=0.23$ ,  $N=41$ ) and (b)  $L_A/W_A$  ( $y = 222.62 * x^{-0.35}$ ,  $r^2=0.16$ ,  $N=41$ ). Residuals (c;d) of these relationships averaged for basins burned in different years ( $N=26$ ). 1983,  $n=9$ ; 1989,  $n=6$ ; 1995-1997,  $n=7$ ; 2006,  $n=4$ . Year 2002 is omitted because of a lack of data.



## DISCUSSION

---

Previous studies have already linked CO<sub>2</sub> supersaturation and net emissions to humic and unproductive systems (del Giorgio et al. 1997; Duarte & Augusti, 1998; Jansson et al. 2000), but the underlying mechanisms and the links between watershed features and CO<sub>2</sub> fluxes are still unclear. Our results show that, despite a wide range in morphometric characteristics of the chosen lakes in the Eastmain boreal region, both CO<sub>2</sub> flux and epilimnetic plankton respiration are similarly connected to watershed physiognomy. In fact, years after last fire event is the best single predictor of respiration and CO<sub>2</sub> fluxes the studied lakes.

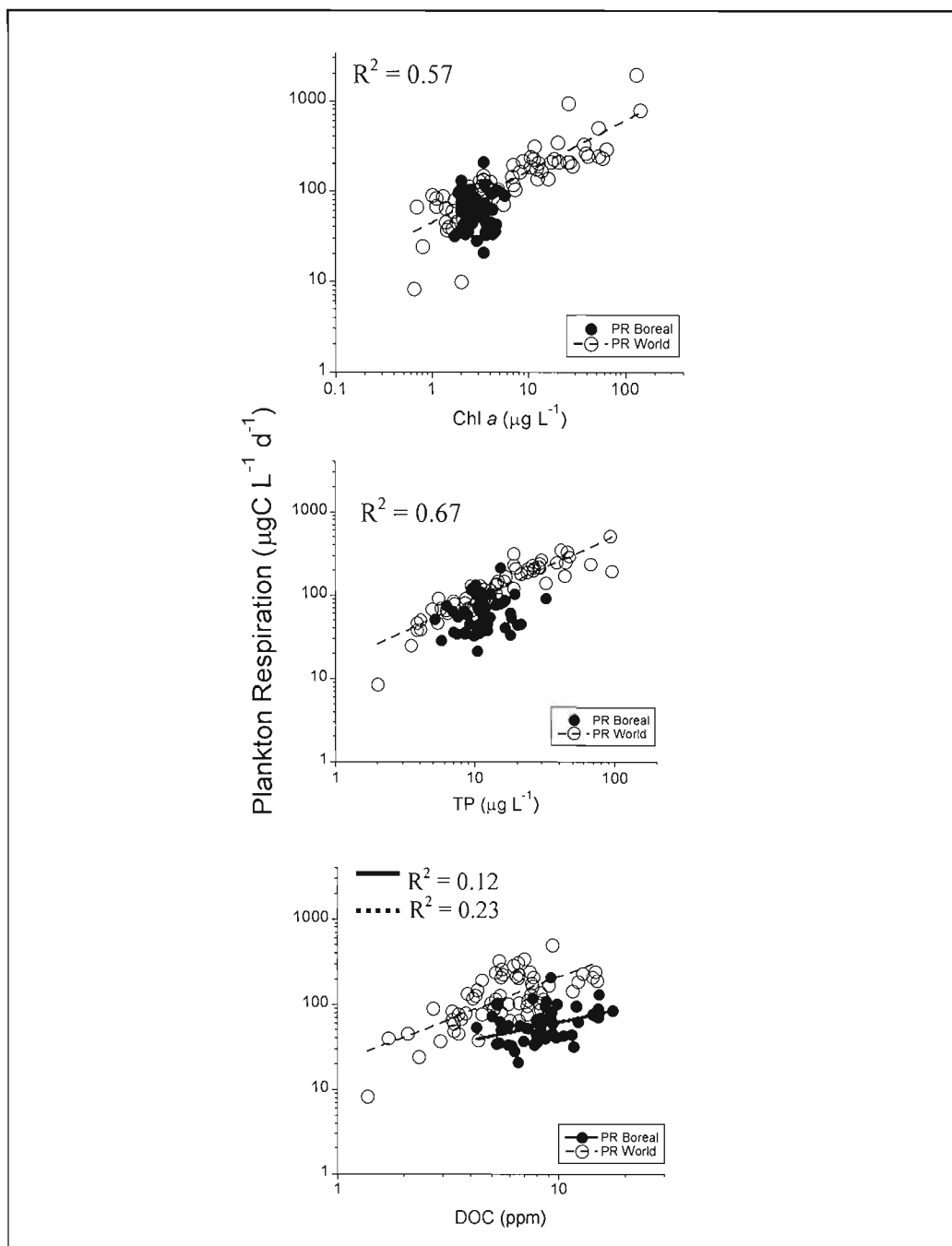
### *Respiration*

We are aware that a complete assessment of the carbon cycle in lakes should consider both pelagic and sediment respiration rates in the budgets. However, even if sediment metabolism is also highly dependant on allochthonous sources of carbon, a study on 15 boreal and subarctic lakes (Algesten et al. 2005) showed that respiration in the water column was generally 10 fold higher per unit of lake area than sediment respiration. Facing this potential reality in our boreal ecosystems as well as the higher costs associated to more complex logistic, we chose to emphasize this present study on pelagic respiration.

Data were collected from three different field campaigns (June 2006, August 2006, September 2006). The third campaign had an average epilimnetic temperature of 8°C lower than the two previous ones. Results from previous studies have suggested Q<sub>10</sub> for respiration rates ranging from 2 (Raymond & Bauer, 2000) to 2,3 (Carignan *et al.* 2000). Our results, however, showed no variations between respiration rates measured in all three campaigns in the reference lakes (8). An application of a Q<sub>10</sub> correction to our data would with no doubt overestimate the rates measured in the third campaign. We therefore did not consider the inter-campaign temperature variation in our analyses, which is in agreement with the results presented by Sobek et al. (2003) who showed that temperature is not the main regulating factor of DOC and CO<sub>2</sub> supersaturation in boreal lakes.

Epilimnetic respiration has been previously related to lake trophic status and DOC content (Pace & Prairie, 2005), but in our data set, neither TP nor chlorophyll were significantly related to respiration. It is likely that the reason why we can not see the relations between lake productivity and respiration in the boreal region is because of a reduced range in concentrations in TP and chlorophyll a. When placed in a larger context of data from lakes worldwide, mostly from temperate regions (taken from Prairie and Pace (2005)), our respiration data fall roughly in the expected patterns relative to TP and chlorophyll a (Fig. 4).

Figure 4



**Figure 4.** Boreal plankton respiration measured in year 2006 placed in a larger data context of similar data from other lakes. Taken from Pace & Prairie (2005).

Our data did show a weak but significant positive relationship between DOC and respiration. It is interesting to note that for a similar amount of DOC, boreal lakes show generally lower respiration rates than other systems situated in lower latitudes (data taken from Pace & Prairie, 2005) (Fig. 4). The topography in the study region is relatively homogeneous with an average altitude of 250 meter, and these landscape conditions, typical of the boreal regions, favor organic matter accumulation in both terrestrial and aquatic systems (Kortelainen 1999). We can hypothesize that changes in vegetation composition due to variation in latitude could alter sources or organic matter and thus DOC quality. There is however conflicting evidence concerning this issue. Melillo et al. (1984) showed that lower content in lignin associated to a higher content in nitrate in deciduous wood compared to coniferous favors decomposition in streams. On the other hand, an *in vitro* study about how the source supply of DOM affects productivity, respiration, and growth efficiency of heterotrophic lake bacterioplankton revealed no significant effect of deciduous or coniferous stands on the nature of DOC and its subsequent respiration (Lennon & Pfaff, 2005).

Epilimnetic respiration showed a significant positive relationship with pH. According to the fact that higher  $p\text{CO}_2$  can be a mechanism for a pH depression (Kratz et al. 1987), we can assume that the lower pH associated to higher respiration in our data is more likely a consequence than a cause. Effectively, our data shows a relationships between respiration and  $p\text{CO}_2$  and  $p\text{CO}_2$  is negatively correlated with pH ( $r^2=0.48$ ;  $p<0.0001$ ;  $N=50$ ). However, pH in lakes can be linked to several other factors and can not alone imply an effect of respiration. For example, wild fires have been associated to disproportional increases in concentrations of acid anions than in base cations in streams (Bayley et al. 1992) and increased concentrations of DOC in lakes also represent a major source of acidity (Schindler et al. 1992).

Overall, stepwise regression showed that the best single predictor of plankton respiration was years after last fire event, showing higher epilimnetic respiration rates associated with recently burnt watersheds. Lake size is the second best predictor and so we normalized this effect using multiple regression analysis. The link between lake area and respiration (or other aspects of lake metabolism and function) has been both quantified and discussed by others. For example, Sand-Jensen & Staehr (2007) related larger lakes to lower nutrient and DOC

per unit of area due to longer retention time, and suggested a potential link between higher DOC, in smaller lakes and respiration, but they did not find any direct relationship between respiration and lake size in the Danish landscape. This result is not surprising considering the small lake size range (0.0002 to 0.22 km<sup>2</sup>) encountered in this study. A larger range in lake area was explored by Kelly et al. (2001) (0.024 to 80 000 km<sup>2</sup>) in the Ontario boreal region which revealed a significant correlation between surface water partial pressure of CO<sub>2</sub> (pCO<sub>2</sub>) and lake size. These authors did not measure respiration directly but suggest that depth and longer residence times are linked to lower DOC concentrations and thus lower CO<sub>2</sub> production from bacterial respiration of allochthonous organic carbon inputs. Our results, on the other hand, support this hypothesis showing a significant relation between lake area and respiration within a relatively large range in lake sizes (0.007 to 56.12 Km<sup>2</sup>) (Fig. 2).

### ***Basin type, respiration and CO<sub>2</sub>***

Our study revealed strong relationships between the type of basin and respiration and CO<sub>2</sub> flux, but the underlying basis explaining these relations is not obvious (Fig. 5). In fact, we can see in the presented summarizing scheme (Fig.5) that correlations between the watershed physiognomy and respiration and CO<sub>2</sub> flux are the more convincing ones, but the in-between steps of the pathway remains less significant. Our data surprisingly did not allow to link the different types of watersheds to significant variations in lake trophic status (TP, TN, chlorophyll a), to different DOC concentrations, to DOC quality (as specific absorbance ABS<sub>440</sub>/DOC), or to surface water pCO<sub>2</sub>.

Contrasting results have been reported concerning lake responses to watershed perturbations. The impact depends both on the type of perturbation and on the initial properties of the aquatic system. Lake morphometry, drainage ratio, water residence time, trophic status and relative concentrations of nutrients are important players in the observed responses (Carignan & Steedman 2000). There are reports of significant increases in nutrient inputs in small lakes after fire events (Wright 1976) and in streams (Bayley et al. 1992), whereas other studies report no measurable changes in DOC, TN and TP in runoff from recently burnt areas (Lewis 1974; Richter et al. 1982). Our results show no significant DOC variations among all types of

basins using ANOVA analysis, but there is still a small trend in having higher DOC concentrations in lakes surrounded by year of fire 2006 compared to lakes within mature stands. DOC appears to be a weak predictor of watershed coverage in our study, so it is possible that our land cover gradient and lake sizes did not allow to detect lake DOC variations among all our different basin types. Several studies have used DOC as indicator of the influence of watershed on streams (Frost et al. 2006) and on lakes and rivers (Gergel et al. 1999), but most of them used the proportion of wetlands as a land cover reference which appeared to be the strongest driver of DOC in lakes (Hope et al. 1996). Even if wetlands were sometimes lightly present in our watersheds, most of the land cover types were chosen to be almost totally characterized by an homogenous vegetation, so wetland coverage among our experimental watersheds should not overshadow the effect of our chosen terrestrial vegetation types.

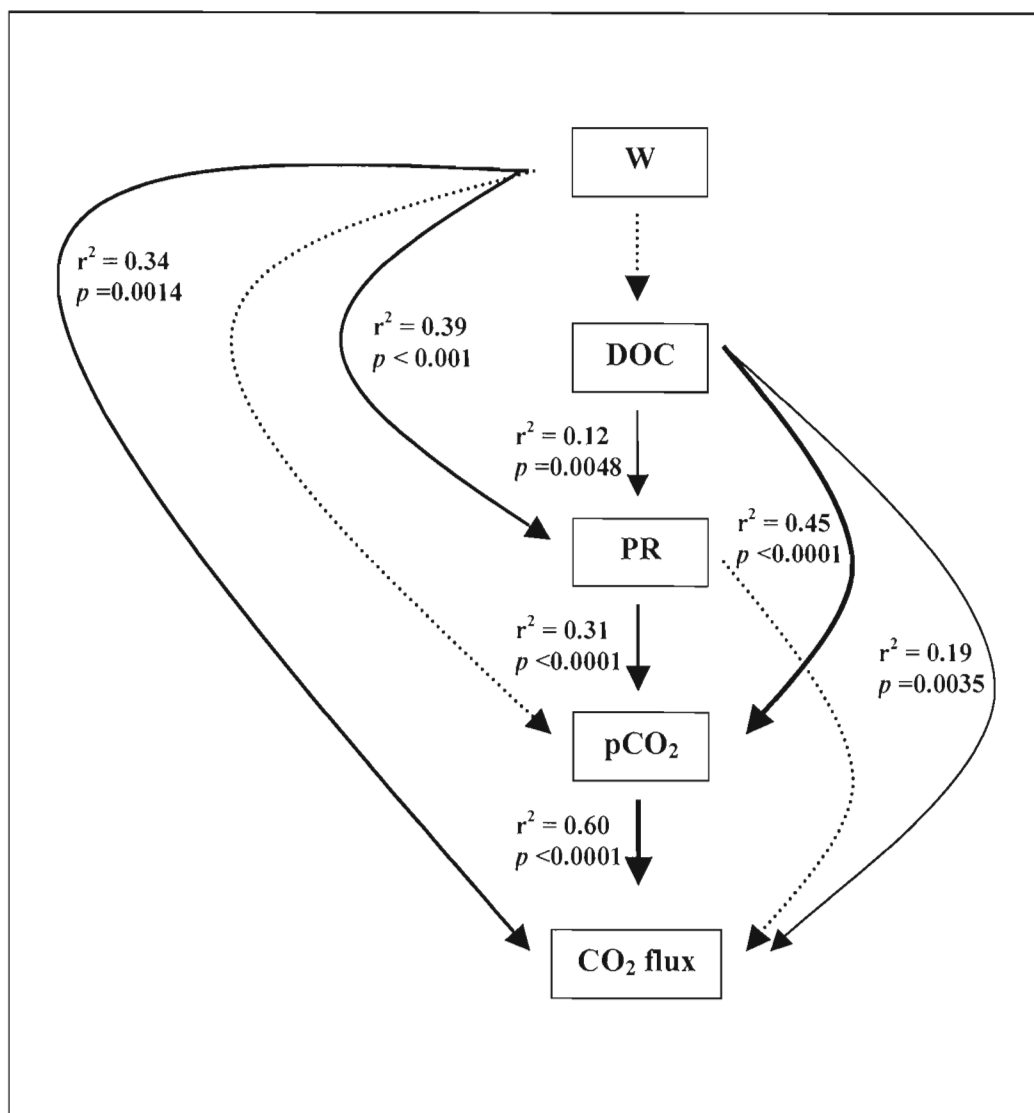
DOC has previously been considered as the key link between watersheds and microbial activity in lakes, but how can we explain in our data the variations in respiration and their correlation with basin type, without any corresponding variation in DOC concentrations? We argue here that changes in DOC quality could partly justify our observations. Specific absorbance (ABS/DOC) may be an indication of DOC quality, but absorbance was strongly correlated with DOC content in our lakes ( $r^2=0.85$ ,  $N=50$ ,  $p < 0.0001$ ) showing no significant variations in specific absorbance among all basin types. However, direct DOC lability measurements would have been a better indication of the proportion of dissolved carbon pool characterized with availability to microbe use. Furthermore, DOC is not the sole component of the total organic matter pool. Particulate organic matter (POM) which includes leaves, wood debris and other detritus plant material played a role on heterotrophic microbial activity in small streams (Stelzer et al. 2003). It may potentially influence the respiration in small lakes but this hypothesis still needs to be tested. Suspended particulate matter may also influence Secchi depth (Håkanson & Boulion, 2002) and according to our data, lake transparency is negatively correlated to years after fire ( $r^2=0.36$ ,  $N=26$ ,  $p=0.0011$ ) and positively correlated to plankton respiration ( $r^2=0.34$ ,  $N=35$ ,  $p=0.0002$ ). We did not measure POM, but we can speculate from these results a potential explanation for the link observed

between basin type and respiration. Nevertheless, although the link between basin type and respiration is strong, the underlying explanation remains unclear.

$p\text{CO}_2$  has also been considered to be a good indicator of watershed influence on lake processes (Dillon & Molot 1997 ; Kelly et al. 2001), and mass-balance studies of DOC and DIC in unproductive lakes indicate a partial mineralization of terrestrially-derived DOC in lakes (Dillon & Molot, 1997). Nevertheless, there is still debate as to the relative contributions of ground water inorganic carbon inputs and metabolic activity on  $\text{CO}_2$  supersaturation in the epilimnion layer. However, no significant correlation was found in our research between the basin type and  $p\text{CO}_2$ , suggesting that other lake processes, such as primary production and sediment metabolism, may influence  $p\text{CO}_2$  dynamics. Direct measurements of the respiration seems therefore a better indicator of watershed contribution to metabolic activity of total plankton community.

We found a strong relation between the type of basin and  $\text{CO}_2$  fluxes. Since high wind speeds have been connected to increased degassing (Wannikhof 1992), it is possible that watershed physiognomy extended its influence as a climatic influence by enhancing wind speeds where forest cover is suppressed after burning. However we found no relation between the average wind speed taken while measuring the fluxes and the amplitude of the emissions among all visited sites, suggesting other physical or biological processes between the watershed effect and the gas release. Respiration is linked to  $p\text{CO}_2$ , and  $p\text{CO}_2$  has a strong correlation with fluxes, but we found a positive relation between respiration and fluxes, suggesting  $\text{CO}_2$  flux is at least partially linked to biological processes in the water column. This conclusion is further strengthened by the similar trends that both respiration and  $\text{CO}_2$  fluxes had relative to watershed types. Sobek et al. (2003) have further suggested that respiration in sediments could be the major contributor to  $\text{CO}_2$  supersaturation in boreal lakes, and the relation between watershed and fluxes may also reflect a considerable impact of surface inflows to  $\text{CO}_2$  emissions.

Figure 5



**Figure 5.** Scheme summarizing linear correlations between watershed (W) (as years after last fire event), DOC, plankton respiration (PR), water surface CO<sub>2</sub> (pCO<sub>2</sub>) and CO<sub>2</sub> fluxes in boreal lakes. Dotted lines represent non-significant relationships, continuous lines denote statistically significant correlations.



### ***Climate change and boreal carbon cycle***

We have seen with this present study that boreal lakes not only act as chimneys of CO<sub>2</sub> originating from land, but as reactors for discharged organic matter from terrestrial ecosystems to lake ecosystems. Further, we have shown that CO<sub>2</sub> fluxes from lake surfaces to the atmosphere are also linked to the physiognomy of the watershed imposed by fire. Changes in fire regime caused by climate change in boreal forests may have consequences on both forest and lake carbon budgets. Actual climate change debates among forestry ecologists relate two possible scenarios about the impact of global warming on natural fire frequency. Warming along with higher maximum temperatures and increased droughts could effectively accelerate fire cycles in several Canadian forest regions (Kurz & Apps 1999). However, Bergeron et al. (2001) and Lesieur et al. (2002) suggested that fire cycles in some parts of boreal Québec, situated a little more to the south of this present study, have been longer since the end of the Little Ice Age (~1850). The proportion of old-growth forests (>100 years old) in the landscape should thus increase as a result of the lengthening of the fire cycle, partly because further precipitation together with higher evapotranspiration rates should compensate for the temperature elevation in this region. If this last hypothesis can be extrapolated to our study sites, we can thus expect for the next decades lower average respiration rates in the epilimnion of boreal lakes and less important CO<sub>2</sub> emissions from these natural northern ecosystems.

## CONCLUSION

---

La lacune dans notre compréhension des mécanismes du métabolisme lacustre est associée en partie à notre connaissance insuffisante des processus de respiration planctonique et bactérienne. De nos jours, les écosystèmes sont de moins en moins vus comme des systèmes fermés et suffisants. Il n'est toutefois pas encore évident d'établir la relation entre le bassin versant et son influence sur l'équilibre métabolique du système aquatique adjacent. Les patrons de respiration en milieux boréaux sont d'autant plus nébuleux à cause de complications principalement reliées à la logistique et aux techniques de mesures généralement employées. Notre étude vient combler un grand vide en amenant une nouvelle banque de données unique en région boréale, grâce à l'intégration du système d'optrode, une méthode de mesure de la respiration efficace et propice au travail en région éloignée. Cette contribution nous a permis de mieux définir les mécanismes métaboliques de la colonne d'eau, ce qui participe notamment à relier la dynamique du carbone aux niveaux terrestre, aquatique, et atmosphérique. Nous pouvons d'autre part éclaircir le lien indirect qui existe entre les feux de forêts et les émissions de gaz à effet de serre des lacs boréaux.

Les lacs boréaux, placés dans un contexte mondial, ressortent comme des systèmes généralement concentrés en carbone organique dissout (COD) et peu productifs (pauvres en phosphore total (TP) et en chlorophylle *a*). Les recherches existantes au sujet de l'équilibre métabolique des lacs ont généralement fait le lien entre ces caractéristiques, la supersaturation en CO<sub>2</sub> et l'émission nette de CO<sub>2</sub>. Nos résultats confirment ces patrons en région boréale du Québec. Nous avons par ailleurs mesuré une gamme étendue de taux de respiration planctonique et de flux de CO<sub>2</sub> au niveau régional. Ces variations semblent s'expliquer en partie par l'hétérogénéité du paysage conséquente des feux de forêts. Il existe une relation évidente entre la structure végétale laissée par les feux naturels touchant le bassin versant, la respiration planctonique, et les émissions de CO<sub>2</sub> des lacs boréaux. En effet, pour deux lacs de même taille, celui entouré d'un bassin versant récemment brûlé est associé à de plus hauts taux de respiration dans sa colonne d'eau et émet davantage de CO<sub>2</sub> vers l'atmosphère qu'un lac alimenté par un bassin composé principalement de forêt mature. Les

concentrations en TP, en azote total (TN), en chlorophylle *a*, et en DOC n'expliquent toutefois pas clairement cette association entre l'hétérogénéité du paysage et la variation des taux de respiration et des flux de CO<sub>2</sub> mesurés dans les lacs boréaux.

Nous suggérons une étude plus poussée sur l'impact des feux au niveau de la labilité du COD. Il est possible que le lien entre les taux de respiration planctonique et le bassin versant soit en partie attribuable non pas à la quantité de COD allochtone, mais à la fluctuation de la qualité et de la disponibilité de celui-ci. La considération de la matière organique totale (MOT), incluant en plus du COD, la matière organique dissoute (MOP) et particulaire (POC), pourrait aussi justifier le lien entre le bassin versant et la respiration dans la colonne d'eau. Le lien direct relevé grâce à cet étude entre le type de bassin versant et les flux nets de CO<sub>2</sub> pourrait toutefois éventuellement faciliter la prévision régionale des contributions des lacs aux émissions naturelles de gaz à effet de serre. En modélisant les images satellitaires montrant la mosaïque forestière laissée par différents feux naturels, il serait possible d'estimer l'amplitude moyenne des flux par unité de surface des lacs boréaux. Nos résultats sont déjà utilisés à titre de référence afin d'évaluer l'impact d'un réservoir hydro-électrique sur les émissions de gaz à effet de serre. En ces temps où l'on commence déjà à observer les conséquences des changements climatiques, des analyses supplémentaires basées sur nos relations sauraient trouver leur utilité afin de réaliser des bilans fiables des gaz à effet de serre en milieux naturels boréaux.

## ANNEXE I

---

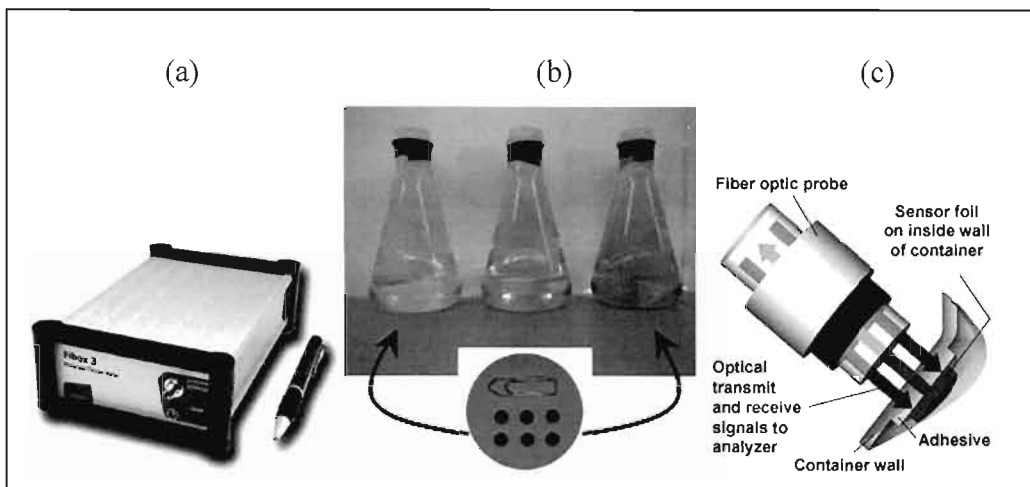
### 2.0 PROTOCOLE DE MESURE DE LA RESPIRATION PLANCTONIQUE : LE SYSTÈME D'OPTRODE.

#### 2.1 Fonctionnement

Le Fibox 3 (Fig. 6a) est un oxymètre associé à un minisenseur d'oxygène à fibre optique qui, selon le détaillant *Presens* ([www.presens.de](http://www.presens.de)) présente un minimum détectable de 15ppb d'oxygène dissout et une résolution de  $2,83 \pm 0,14 \mu\text{mol}$  à  $85 \pm 0,28 \mu\text{mol}$ .

L'instrument est de petite taille (0,63 kg), il consomme peu d'énergie, est idéal pour les applications extérieures, et compense pour les variations de températures. Il détecte les pressions partielles d'oxygène en phases dissoutes et gazeuses. Le principe de détection est basé sur la réduction de luminescence causée par la collision entre les molécules d'O<sub>2</sub> et les molécules d'un colorant luminescent à l'état excité. Contrairement à d'autres moniteurs, le Fibox 3 n'est pas basé sur l'intensité, mais sur le temps de déclin de luminescence, un paramètre de référence à la concentration d'oxygène. Les mesures d'O<sub>2</sub> ne sont donc pas affectées par d'autres sources lumineuses. De plus, les fluctuations d'intensités causées par la courbure de la fibre ou les changements des propriétés optiques de l'échantillon (coloration, turbidité, indice de réfraction, etc.) n'interfèrent pas non plus dans la mesure. La technologie est aussi immunisée aux interférences causées par le pH, les ions sulfites, la variabilité de salinité ou de viscosité. Le substrat luminescent utilisé (fluorophore) peut être collé sur un support de polyester ou de verre (Fig. 6b). La concentration d'O<sub>2</sub> peut alors être mesurée de façon non invasive à travers la paroi du contenant d'incubation (qui doit être transparent et non fluorescent) (Fig. 6c). L'instrument opère efficacement pour des températures variant de 0°C à 50°C et offre un temps de réponse inférieur à 30 secondes. L'appareil déjà utilisé en biologie aquatique (Peterson *et al.* 1984; Amann & Köhl, 1998; Glud *et al.* 1999; Gatti *et al.* 2002; Hasumoto *et al.* 2006; Tranvik *et al.* *In prep*) est considéré par Gatti *et al.* (2002) comme l'une des meilleures techniques pour mesurer l'O<sub>2</sub> (Tab. III).

Figure 6



**Figure 6.** (a) Fibox 3, (b) système erlenmeyer 500mL étanche et micro-senseurs, (c) sonde à fibre optique permettant la lecture de luminescence à travers la paroi vitrée de l'erenmeyer.

**Tableau III.** Comparaison des méthodes de mesures courantes des concentrations d'oxygène présentes dans des échantillons d'eau. POS, senseurs d'oxygène polarographiques; +, critère entièrement rempli par la méthode; ±, critère soutenu jusqu'à un certain point dépendamment de la précision des manipulations; - critère non supporté par la méthode; Ø, non applicable; d, mesure discrète; c, mesure continue. (Gatti *et al.* 2002).

Critères	Volumétrique	POS	Micro-POS	Colorimétrique	Winkler	Micro-Winkler	Optrode	Micro-optrode
Signal clair	±	±	+	+	±	±	+	+
Temps de réponse court	±	±	+	-	-	-	+	±
Résultats précis et reproductibles	±	±	+	+	±	+	+	+
Haute résolution dans le temps	±	±	+	-	-	-	+	±
Mesures discrètes ou continues	<b>d</b>	<b>c</b>	<b>c</b>	<b>d</b>	<b>d</b>	<b>d</b>	<b>c</b>	<b>c</b>
Solidité mécanique	+	-	-	+	+	+	+	±
Dérives négligeables	+	-	-	±	Ø	Ø	+	+
Usage multi-canaux	+	±	±	+	+	+	+	+
Coût abordable	+	±	-	-	+	+	+	+
Portable	+	±	±	±	+	+	+	+
Facile d'entretien	+	-	±	-	±	±	+	+
Pour individus de différentes tailles	+	+	+	+	+	+	+	+
Approprié à basse température	+	-	-	+	+	+	+	+
Applicabilité sans brassage du médium	+	-	-	+	+	+	+	+
Insensible à l'auto-fluorescence de l'échantillon	+	+	+	+	+	+	±	±
Méthode communément utilisée	-	±	+	±	+	+	-	-

## ***2.2. Prétests et montage du protocole***

Afin de monter le protocole, plusieurs prétests ont été effectués avant l'utilisation finale et précise du système d'optrode. Nous avons testé 1) la précision et la durée d'incubation, 2) différents volumes d'incubation, 3) l'effet du brassage de l'échantillon, et 4) la correspondance des taux entre le Fibox et le spectromètre de masse.

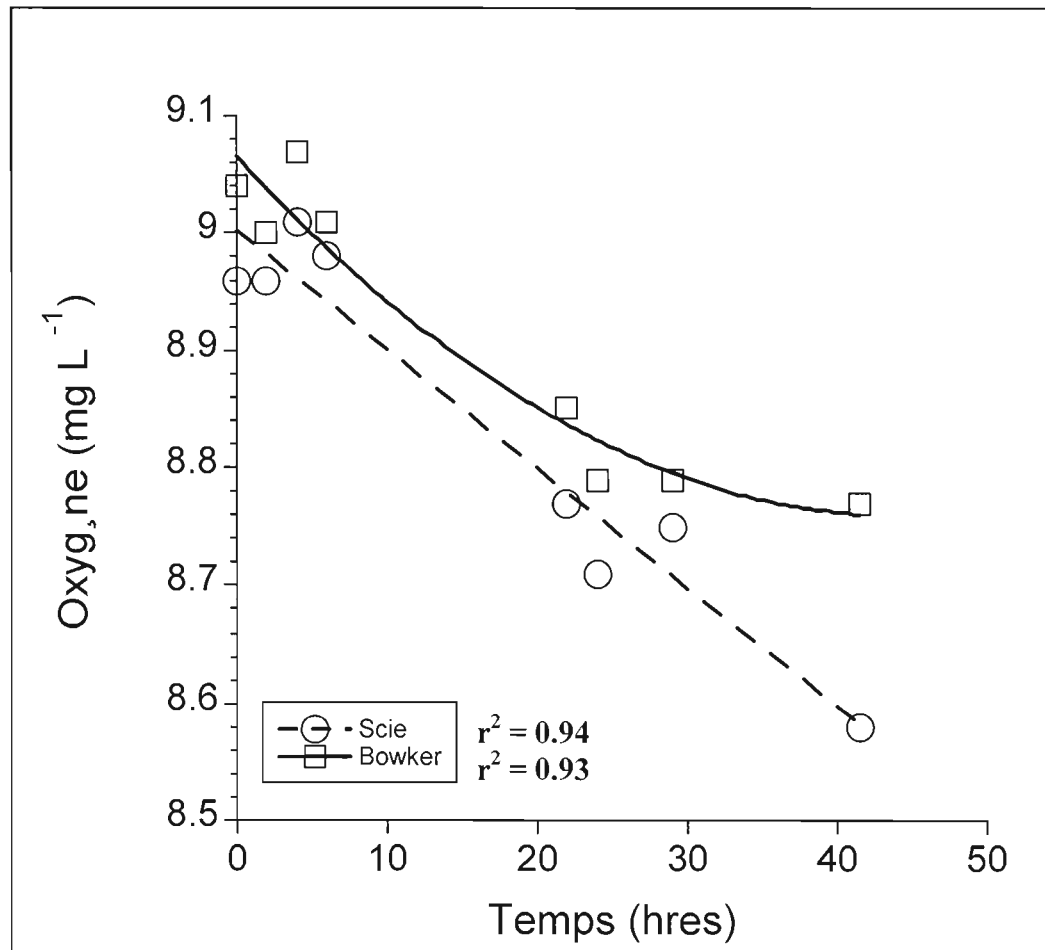
### ***2.2.1. Précision et durée d'incubation***

Il est connu que les taux de consommation de l'O<sub>2</sub> en systèmes fermés sont très souvent initialement linéaires mais déclinent inévitablement par carence de matière organique (del Giorgio & Williams, 2005). Le point d'inflexion de chaque incubation varie amplement en fonction notamment du niveau de productivité du milieu échantillonné. Afin de relever le taux de respiration planctonique optimal, il est donc nécessaire d'évaluer après combien d'heures d'incubation le système d'optrode permet d'identifier l'atteinte d'un plateau dans l'activité métabolique. Nous avons donc comparé l'allure des courbes d'incubations de lacs hyperoligotrophe (Bowker) et eutrophe (Bran de scie) situés en Estrie, Québec (Fig. 7).

Le taux de respiration maximal relevé de l'échantillon de Bowker se situe à l'intérieur d'une incubation de 25 heures ou moins, alors que le taux de consommation d'O<sub>2</sub> est encore linéaire après 41 heures d'incubation pour le lac eutrophe Bran de scie.

Nous suggérons toutefois une durée d'incubation foncière de 36 à 60 heures, quitte à ajuster le taux à 24 heures ensuite, puisque la productivité peut ne pas être le seul facteur déterminant du point d'inflexion de la courbe. Une incubation prolongée permettra aussi de garder certains échantillons plus instables.

Figure 7



**Figure 7.** Comparaison du taux de consommation d'oxygène de l'eau épilimnétique du lac hyperoligotrophe Bowker et du lac eutrophe Bran de scie.



### *2.2.2. Différents volumes d'incubation*

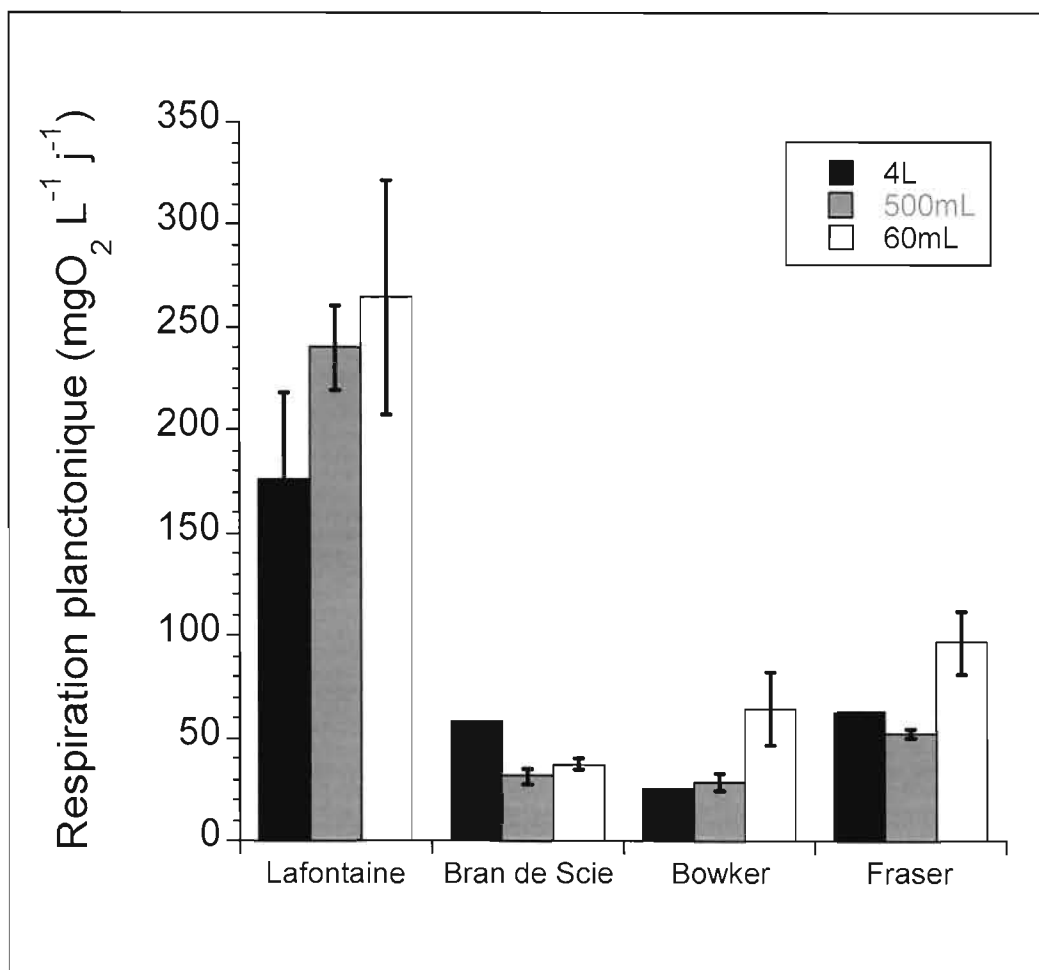
Afin de concilier la portabilité du matériel en région éloignée et la stabilité des répliques, nous avons comparé trois différents volumes (60mL, 500mL et 4L) pour le montage. Les contenants 60ml sont des bouteilles Wheaton avec bouchon de verre utilisés couramment pour les mesures de production primaire. Les volumes 500mL et 4L sont des erlenmeyers avec bouchons de silicone étanches dont la composition n'influence pas les concentrations de carbone à l'intérieur de l'échantillon. Tous ces types de contenants en borosilicate possèdent une paroi vitrée dont l'épaisseur est inférieure aux 5mm recommandés par le fabricant afin de réduire la diffraction du signal optique du Fibox. Les échantillons d'eau ont été récoltés sur trois lacs situés en Estrie, soient les lacs Bowker, Fraser et Bran de scie, et sur l'étang artificiel du parc Lafontaine situé à Montréal.

Il existe une variation des taux de respiration entre les différents volumes utilisés pour les lacs Bran de Scie et Fraser (ANOVA;  $p=0,01$ ;  $p=0,058$ ) (Fig. 8). Pour tous les sites à l'exception de Bran de scie, le volume 60mL tend à donner le taux de respiration le plus élevé.

Le volume 500mL offre la plus grande stabilité au niveau de ses répliques, avec un pourcentage d'erreur (écart-type / moyenne \* 100) de moins de 10% (Fig. 9).

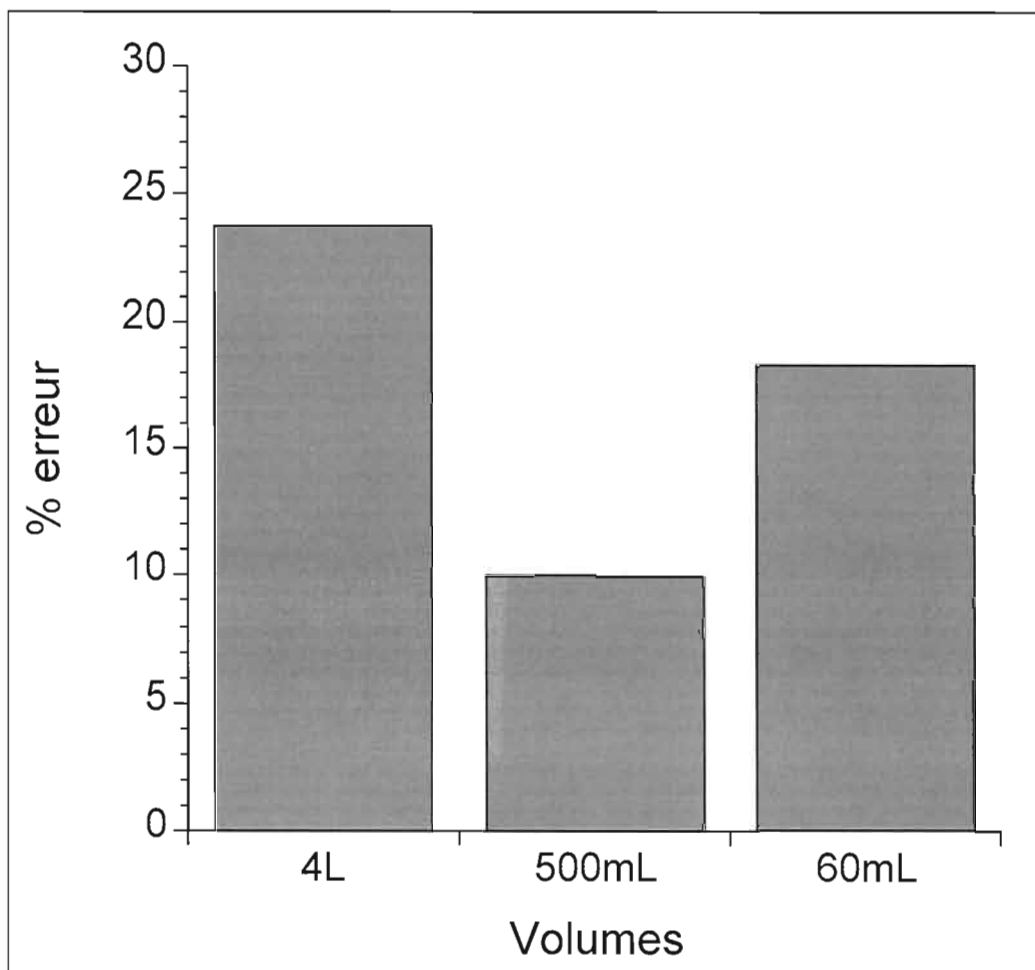
Nous suggérons donc des erlenmeyers de volume 500mL avec bouchons de silicone qui offrent selon nos tests la meilleure stabilité en plus d'être suffisamment propices au voyage.

Figure 8



**Figure 8.** Effet du volume (60mL, 500mL, 4L) de l'échantillon d'eau sur les taux de respiration planctonique mesurés à l'aide du Fibox. Aucune réplication n'a été effectuée pour le volume 4L des lacs Bran de scie, Bowker et Fraser.

Figure 9



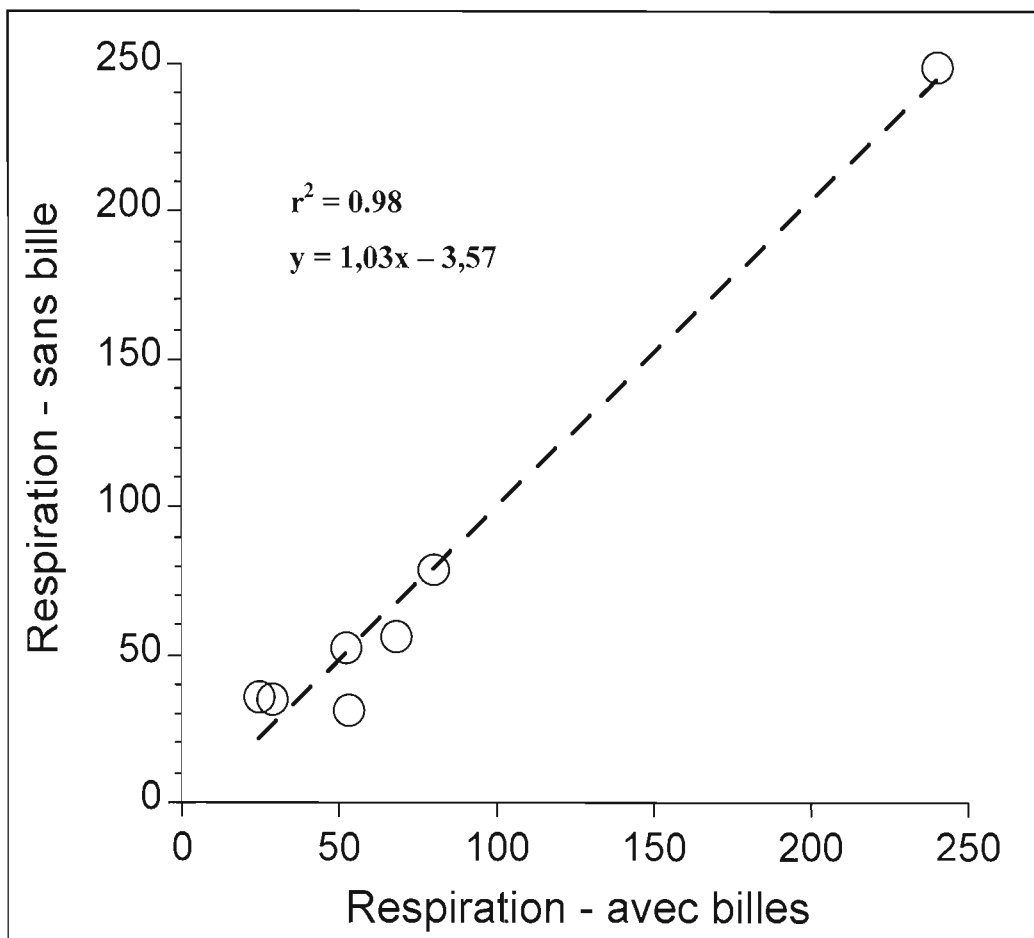
**Figure 9.** Comparaison du pourcentage d'erreur (écart-type / moyenne \* 100) relatif aux différents volumes d'échantillons utilisés lors de mesures de respiration planctonique.

### *2.2.3. L'effet du brassage de l'échantillon*

Puisque le senseur se retrouve au fond de l'erenmeyer, nous avons testé l'effet du brassage de l'échantillon en comparant un système sans bille avec un système avec bille afin de favoriser l'homogénéisation.

La correspondance un pour un (pente = 1,03) entre les systèmes avec billes et sans bille est très forte ( $P < 0,0001$ );  $R^2 = 0,98$ ) (Fig. 10). Nous suggérons donc un système sans bille puisque la lecture des variations d'oxygène ne semble pas être influencée par un brassage de l'échantillon.

Figure 10



**Figure 10.** Corrélation des mesures de respiration planctonique entre le traitement brassé avec l'ajout de billes et le traitement non brassé, sans bille.

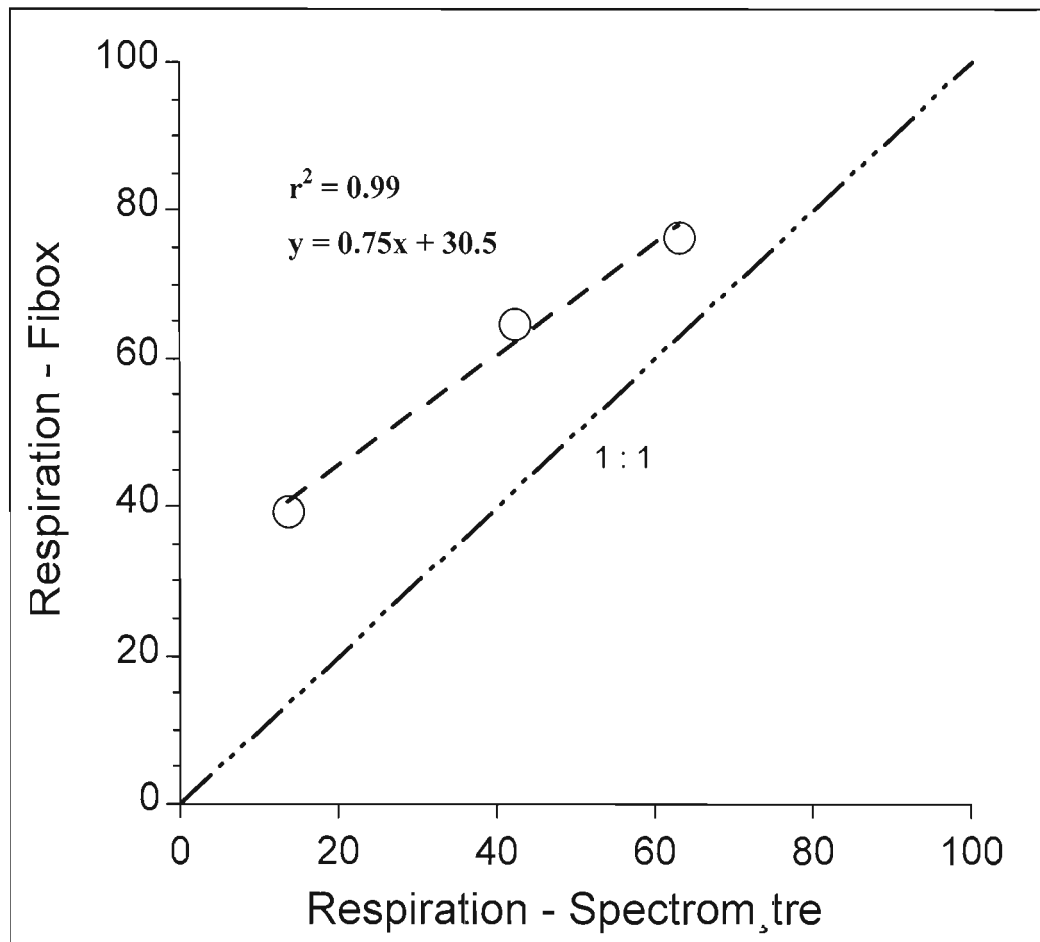
#### 2.2.4. Fibox versus Spectromètre de masse

Il existe plusieurs méthodes de mesure du taux de consommation d'oxygène par les organismes présents dans un échantillon d'eau (voir Introduction générale et Tab. III). L'incertitude d'une mesure d'oxygène prise avec le Fibox pouvant aller jusqu'à  $\pm 0,05\text{mgO}_2$  par litre, il nous a semblé pertinent de comparer la méthode avec celle du spectromètre de masse qui représente aujourd'hui la technique la plus précise sur le marché scientifique. Nous comparons donc encore une fois ici les taux de respiration issus des échantillon recueillis dans les lacs Bowker, Bran de scie, et Fraser, mesurés simultanément à l'aide du Fibox et du spectromètre. La durée d'incubation est respectivement de 24 et 28,5 heures pour le spectromètre et le Fibox puisqu'en aucun cas le taux de consommation d' $\text{O}_2$  n'a atteint un plateau à l'intérieur de ces périodes.

Il existe une excellente corrélation entre les deux instruments ( $p = 0,03$ ;  $R^2 = 0,99$ ) (Fig. 11). Par contre, au premier abord, il semble que soit le Fibox surestime l'amplitude de la respiration. En effet, la tendance des taux mesurés entre les différents lacs est la même, mais le Fibox donne à tous coups une respiration plus importante que celle relevée par le spectromètre. Cependant, il est difficile de juger de la robustesse des deux méthodes ici comparées puisque chacune d'elle montre des consommations d'oxygène dans le temps très fiables (Fig. 12).

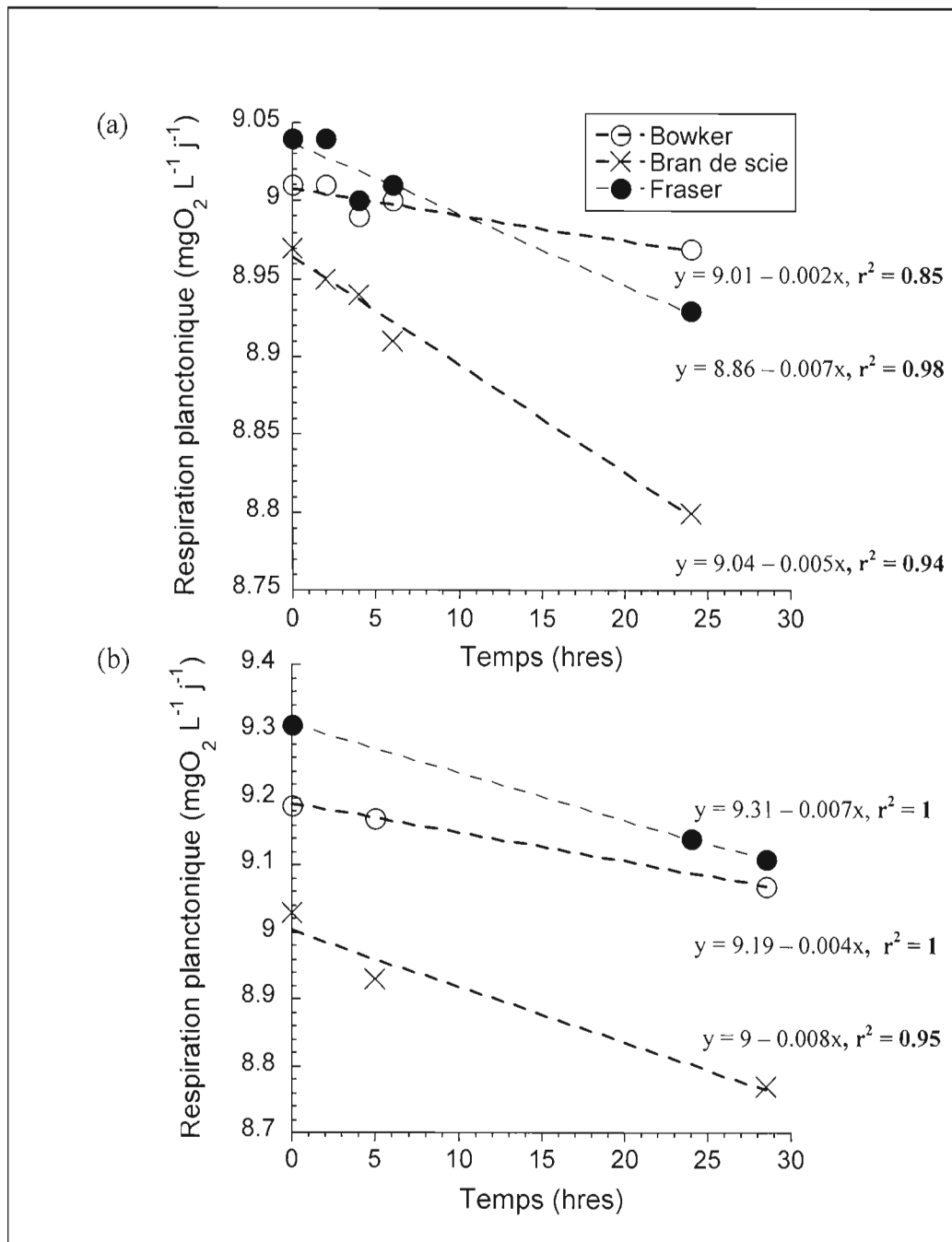
Une étude récente (Hasumoto *et al.* 2006) montre toutefois que des profils verticaux d'oxygène dissout obtenu à l'aide d'un système d'optrode en milieu marin concordent de façon significative à près de 1 pour 1 ( $R^2 = 0,98$ ; pente = 0,95) avec ceux obtenus avec la titration Winkler, méthode plus communément utilisée que le spectromètre de masse.

Figure 11



**Figure 11.** Corrélation des taux de respiration planctonique mesurés à l'aide du système d'optrode (Fibox) et du spectromètre de masse.

Figure 12



**Figure 12.** Comparaison des taux de respiration planctonique mesurés à l'aide du spectromètre de masse (a) et du Fibox (b).



### ***2.3. Protocole final d'utilisation du système d'optrode***

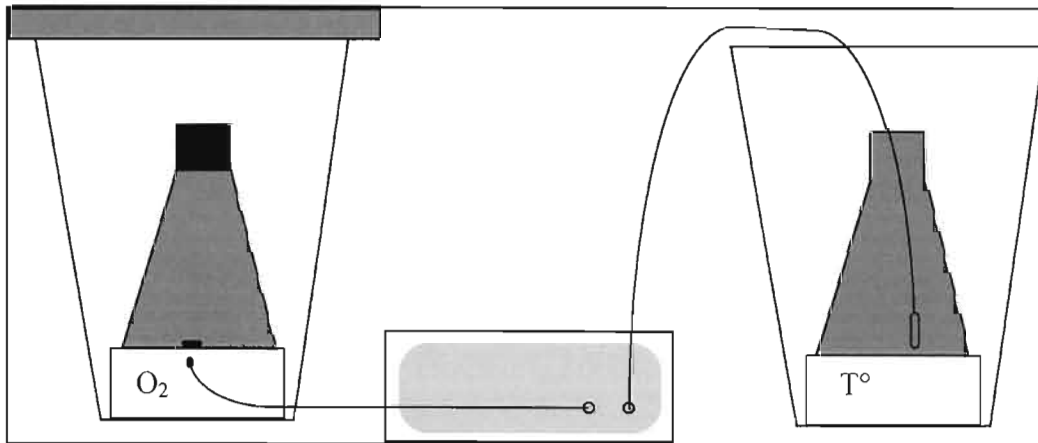
L'échantillon d'eau recueilli en épilimnion *in situ* doit être transféré (avec une réplique) en laboratoire dans 2 erlenmeyers 500mL avec micro-senseurs. Un erlenmeyer 500mL supplémentaire par site doit servir comme témoin afin de noter les modulations potentielles de température à l'intérieur du bain incubateur. Il est important d'effectuer le transfert d'eau le plus délicatement possible afin d'éviter de trop affecter la concentration initiale d'oxygène de l'échantillon.

Les répliques employées pour la respiration sont ensuite scellées hermétiquement avec le bouchon de silicone, du papier paraffiné et du ruban électrique imperméable. Le témoin température peut être fermé qu'avec le bouchon silicone puisqu'il doit pouvoir s'ouvrir aisément à chaque lecture. Chaque erlenmeyer peut ensuite être immédiatement immergé dans l'eau d'un système d'incubation relié à un bain circulant qui contrôle la température. La première lecture se fait environ 30 minutes après cette immersion qui permet à tous les échantillons d'atteindre une température équivalente à la moyenne des températures épilimnétiques saisonnières. Cette étape est très importante pour la stabilité des mesures puisque les concentrations d'oxygène dissout sont considérablement influencées par la fluctuation de température.

Les lectures d'oxygène à l'aide du Fibox peuvent être réalisées aux 12 heures pour une période de 36 à 60 heures. Pour chacune des mesures, le témoin permet simultanément la compensation de température à l'aide de la sonde du Fibox prévue à cet effet.

Je suggère un transfert direct des données dans un fichier Excel bien identifié afin d'éventuellement calculer le taux respiratoire de chacun des échantillons. Nous présentons ci-bas (Fig. 13) un montage pour la lecture qui facilite la stabilité des résultats.

Figure 13



**Figure 13.** Montage suggéré pour la prise de lecture des concentrations d'oxygène à l'aide du Fibox.

## BIBLIOGRAPHIE

---

Åberg, J., M. Jansson, J. Karlsson, K.-J. Nääs, and A. Jonsson. 2007. Pelagic and benthic net production of dissolved inorganic carbon in an unproductive subarctic lake. *Freshw. Biol.* **52**: 549-560.

Ahrens, M.A., and R.H. Peters. 1991. Plankton community respiration : relationships with size distribution and lake trophic. *Hydrobiologia* **224**: 77-87.

Algesten, G., S. Sobek, A.-K. Bergström, A. Jonsson, L.J. Tranvik, and M. Jansson. 2005. Contribution of sediment respiration to summer CO<sub>2</sub> emission from low productive boreal and subarctic lakes. *Microb. Ecol.* **50** : 529-535.

Algesten, G., S. Sobek, A.-K. Bergström, A. Agren, L.J. Tranvik, and M. Jansson. 2003. Role of lakes for organic carbon cycling in the boreal zone. *Glob. Chang. Biol.* **10**: 141-147.

Amann, R., and M. Köhl. 1998. In situ methods for assessment of microorganisms and their activities. *Glob. Chang. Biol.* **7**: 253-268.

Badia, D., and C. Marti. 2003. Plant ash and heat intensity effects on chemical and physical properties of two contrasting soils. *Arid land research and management* **17**: 23-41.

Bayley, S.E., D.W. Schindler, K.G. Beaty, B.R. Parker, and M.P. Stainton. 1992. Effects of multiple fires on nutrient yields from streams draining boreal forest and fen watersheds: Nitrogen and Phosphorus. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **49**: 584-596.

Bayley, S.E., D.W. Schindler, B.R. Parker, M.P. Stainton, and K.G. Beaty. 1992. Effects of forest fire and drought on acidity of a base-poor boreal forest stream: similarity between climatic warming and acidic precipitation. *Biogeochem.* **17**: 191-204.

Bergeron, Y., S. Gauthier, V. Kafka, P. Lefort, and D. Lesieur. 2001. Natural fire frequency for the eastern Canadian boreal forest : consequences for sustainable forestry. *Can. J. Forest. Res.* **31**: 384-391.

Buttle, J.M., and R.A. Metcalfe. 2000. Boreal forest disturbance and stream flow response, northeastern Ontario. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **57**: 5-18.

Caraco, N.F., J.J. Cole, and P.A. del Giorgio. 1998. The balance of autotrophy and heterotrophy in lakes : A comparison of predicted from organic C models and CO<sub>2</sub> models. American Society of Limnology and Oceanography and the Ecological Society of America. St-Louis.

Carignan, R., and R. J. Steedman. 2000. Impacts of major watershed perturbations on aquatic ecosystems. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **57**: 1-4.

Carignan, R., D. Planas, and C. Vis. 2000. Planktonic production and respiration in oligotrophic shield lakes. *Limnol. Oceanogr.* **45**: 189-199.

Carpenter, S.R., J.J. Cole, J.R. Hodgson, J.F. Kitchell, M.L. Pace, D. Bade, K.L. Cottingham, T.E. Essington, J.N. Houser, and D.E. Schindler. 2001. Trophic cascades, nutrients, and lake productivity : experimental enrichment of lakes with contrasting food webs. *Ecol. Monograph.* **71**: 163-186.

Certini, G. 2005. Effects of fire on properties of forest soils: a review. *Oecologia* **143**: 1-10.

Cole, J.J. 1999. Aquatic microbiology for ecosystem scientists: new and recycled paradigms in ecological microbiology. *Ecosystems* **2**: 215-225.

Cole, J.J., S.R. Carpenter, J.F. Kitchell, and P.L. Pace. 2002. Pathways of organic carbon utilization in small lakes : Results from whole-lake C-13 addition and coupled model. *Limnol. Oceanogr.* **47**: 1664-1675.

Cole, J.J., M.L. Pace, R. Carpenter, and J.F. Kitchell. 2000. Persistence of net heterotrophy in lakes during nutrient addition and food web manipulations. *Limnol. Oceanogr.* **45**: 1718-1730.

Cotner, J.B., and B.A. Biddanda. 2002. Small players, large role: Microbial influence on biogeochemical processes in pelagic aquatic ecosystems. *Ecosystems* **5**: 105-121.

Coveney, M.F., and R.G. Wetzel. 1995. Biomass, production, and specific growth rate of bacterioplankton and coupling to phytoplankton in an oligotrophic lake. *Limnol. Oceanogr.* **40**: 1187-1200.

del Giorgio, P.A., and R.H. Peters. 1993. Balance between phytoplankton production and plankton respiration in lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **50**: 282-289.

del Giorgio, P.A., and R.H. Peters. 1994. Patterns in planktonic P:R ratios in lakes: Influence of lake trophicity and dissolved organic C. *Limnol. Oceanogr.* **39**: 772-787.

- del Giorgio, P.A., D.F. Bird, Y.T. Prairie, and D. Planas. 1996. Flow cytometry determination of bacterial abundance in lake plankton with the green nucleic acid stain SYTO B. *Limnol. Oceanogr.* **41**: 783-789.
- del Giorgio, P.A., J.J. Cole, and A. Cemberlis. 1997. Respiration rates in bacteria exceed phytoplankton production in unproductive aquatic systems. *Nature* **385**: 148-151.
- del Giorgio, P.A., J.J. Cole, N.E. Caraco, and R.H. Peters. 1999. Linking planktonic biomass and metabolism to net gas fluxes in northern temperate lakes. *Ecology* **80**: 1422-1431.
- del Giorgio, P.A., and P. J. Le B. Williams. 2005. The global significance of respiration in aquatic ecosystems : from single cells to the biosphere, 267-303. *In* And P.A. Del Giorgio Williams P. J. Le B. [eds.], *Respiration in aquatic ecosystems*. Oxford biology.
- del Giorgio, P.A., M.L. Pace, and D. Fisher. 2006. Relationship of bacterial growth efficiency to spatial variation in bacterial activity in the Hudson river. *Aquat. Microb. Ecol.* **45**: 55-67.
- Dillon, P.J., and L.A. Molot. 1997. Dissolved organic and inorganic carbon mass balances in central Ontario lakes. *Biogeochem.* **36**: 29-42.
- Duarte, C.M., and S. Agusti. 1998. The CO<sub>2</sub> balance of unproductive aquatic ecosystems. *Science* **281**: 234-236.
- Duarte, C.M., and Y.T. Prairie. 2005. Prevalence of heterotrophy and atmospheric CO<sub>2</sub> emissions from aquatic ecosystems. *Ecosystems* **8**: 862-870.
- Engstrom, D.R. 1987. Influence of vegetation and hydrology on the humus budgets of Labrador Lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **44**: 1306-1314.
- Essington, T., and S.R. Carpenter. 2000. Nutrient cycling in lakes and streams: Insights from a comparative analyses. *Ecosystems* **3**: 131-143.
- Frost, P.C., J.H. Larson, K.C. Young, P.A. Maurice, G.A. Lamberti, and S.D. Bridgman. 2006. Landscape predictors of stream dissolved organic matter concentration and physicochemistry in lake Superior river watershed. *Aquat. Sci.* **68**: 40-51.

- Gatti, S., T. Brey, W.E.G. Müller, O. Heilmayer, and G. Holst. 2002. Oxygen microoptrodes: a new tool for oxygen measurements in aquatic animal ecology. *Mar. Biol.* **140**: 1075-1085.
- Gergel, S.E., M.G. Turner, and T.K. Kratz. 1999. Dissolved organic carbon as an indicator of the scale of watershed influence on lakes and rivers. *Ecol. Appl.* **9**: 1377-1390.
- Glud, R.N., M.Kühl, O. Kohls, and N.B. Ramsing. 1999. Heterogeneity of oxygen production and consumption in a photosynthesis microbial mat as studied by planar optrodes. *J. Phycol.* **35**: 270-279.
- Hanson, P.C., D.L. Bade, S.R. Carpenter, and T.K. Kratz. 2003. Lake metabolism : Relationships with dissolved organic carbon and phosphorus. *Limnol. Oceanogr.* **48**: 1112-1119.
- Hanson, P.C., A.I. Pollard, D.L. Bade, K. Predick, S.R. Carpenter, and J.A. Foley. 2004. A model of carbon evasion and sedimentation in temperate lakes. *Glob. Chang. Biol.* **10**: 1285-1298.
- Hassumoto, H., T. Imazu, T. Miura, and K. Kogure. 2006. Use of an optical oxygen sensor to measure dissolved oxygen in seawater. *J. Oceanogr.* **62**: 99-103.
- Håkanson, L., and V.V. Boulion. 2002. The lake foodweb-modelling predation and abiotic/biotic interactions., Backhuys Publishers.Leiden.
- Hernández-León, S., and T. Ikeda. 2005. Zooplankton respiration, 57-82. *In* P.A. del Giorgio and P. J. Le B. Williams [eds.], *Respiration in aquatic ecosystems*. Oxford University Press.
- Hope, D., T.K. Kratz, and J. L. Riera. 1996. Relationship between pCO<sub>2</sub> and dissolved organic carbon in northern Wisconsin lakes. *J. Environ. Qual.* **25**: 1442-1445.
- Jansson, M., A.-K. Bergström, P. Blomqvist, A. Isaksson, and A. Jonsson. 1999. Impact of allochthonous organic carbon on microbial food web carbon dynamics and structure in Lake Östräsket. *Arch. Hydrobiol.* **144**: 409-428.
- Jansson, M., A.-K. Bergström, P. Blomqvist, P. Blomqvist, and S. Drakare. 2000. Allochthonous organic carbon and phytoplankton / bacterioplankton production relationships in lakes. *Ecology* **81**: 3250-3255.

- Jonsson, A., J. Karlsson, and M. Jansson. 2003. Sources of carbon dioxide supersaturation in clearwater and humic lakes in northern Sweden. *Ecosystems* **6**: 224-235.
- Jonsson, A., G. Algesten, A.-K. Bergström, K. Bishop, S. Sobek, L.J. Tranvik, and M. Jansson. 2007. Integrating aquatic carbon fluxes in a boreal catchment carbon budget. *J. Hydrol.* **334**: 141-150.
- Karlsson, J., M. Jansson, and A. Jonsson. 2007. Respiration of allochthonous organic carbon in unproductive forest lakes determined by the Keeling plot method. *Limnol. Oceanogr.* **52**: 603-608.
- Kelly, C.A., E. Fee, P.S. Ramlal, J.W.M. Rudd, R.H.Hesslein, C.Anema, and E.U. Schindler. 2001. Natural variability of carbon dioxide and net epilimnetic production in the surface waters of boreal lakes of different sizes. *Limnol. Oceanogr.* **46**: 1054-1064.
- Kling, G.W., G. W. Kipphut, and M.C. Miller. 1992. The flux of CO<sub>2</sub> and CH<sub>4</sub> from lakes and rivers in arctic Alaska. *Hydrobiologia* **240**: 23-36.
- Kortelainen, P. 1999. Occurrence of humic waters, temporal and spatial variability, 46-55. *In* P. Eloranta, and J. Kekitalo [eds.], *Limnology of humic waters*.
- Kratz, T.K., R.B. Cook, C.J. Bowser, and P.L. Brezonik. 1987. Winter and spring pH depressions in northern Wisconsin lakes caused by increases in pCO<sub>2</sub>. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **44**: 1082-1088.
- Kurz, W.A., and M.J. Apps. 1999. A 70-year retrospective analysis of carbon fluxes in the canadian forest sector. *Ecol. Appl.* **9**: 526-547.
- Lennon, J.T., and L.E. Pfaff. 2005. Source and supply of terrestrial organic matter affects aquatic microbial metabolism. *Aquat. Microb. Ecol.* **39**: 107-119.
- Lesieur, D., S. Gauthier, and Y. Bergeron. 2002. Fire frequency and vegetation dynamics for the south-central boreal forest of Quebec, Canada. *Can. J. For. Res.* **32**: 1996-2009.
- Lewis, W.M. 1974. Effects of fire on nutrient movement in a South Carolina pine forest. *Ecology* **55**: 1120-1127.
- Mellilo, J.M., J.D. Aber, and A.E. Linkins. 1984. Dynamics of plant litter decay in northern streams, 27-46. *In* Naiman R.J. [eds.], *The Matamek research program : Annual report for 1983*.

- Minshall, G. W., J. T. Brock, and J. D. Varley. 1989. Wildfires and Yellowstone's stream ecosystems. *Bioscience* **39**: 707-715.
- Pace, M.L., and J.J. Cole. 2000. Effects of whole-lake manipulation of nutrient loading and food web structure on planktonic respiration. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **57**: 487-496.
- Pace M.L., and Y.T. Prairie. 2005. Respiration in lakes, 103-121. *In* P.A. del Giorgio, and P. J. Le B. Williams [eds.], *Respiration in aquatic ecosystems*. Oxford University Press.
- Patoine, A., B. Pinel-Alloul, E.E. Prepas, and R. Carignan. 2000. Do logging and forest fires influence zooplankton biomass in canadian boreal shield lakes? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **57**: 155-164.
- Peterson, J.I.R., V. Fitzgerald, and D.K. Buckhold. 1984. Fiber-optic probe for in vivo measurement of oxygen partial pressure. *Anal. Chem* **56**: 62-67.
- Planas, D., M. Desrosiers, S-R. Groulx, S. Paquet, and R. Carignan. 2000. Pelagic and benthic responses in eastern canadian boreal shield lakes following harvesting and wildfires. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **57**: 136-145.
- Planas, D., S Paquet, and A. Saint-Pierre. 2005. Production-Consumption of CO<sub>2</sub> in reservoirs and lakes in relation to plankton metabolism, 483-507. *In* Varfalvy L., Tremblay A., Roehm C., and Garneau M. [eds.], *Greenhouse gas emissions-fluxes and processes, hydroelectric reservoirs and natural environments*. Springer.
- Prairie, Y.T., D.F. Bird, and J.J. Cole. 2002. The summer metabolic balance in the epilimnion of southeastern Quebec lakes. *Limnol. Oceanogr.* **47**: 316-321.
- Prieto-Fernandez, A., M. Carballas, and T. Carballas. 2004. Inorganic and organic N pools in soils burned or heated : immediate alterations and evolution after forest wildfires. *Geoderma* **121**: 291-306.
- Raymond, P.A., and J. E. Bauer. 2000. Bacterial consumption of DOC during transport through a temperate estuary. *Aquat. Microb. Ecol.* **22**: 1-12.
- Richter, D.D., C.W. Ralston, and W.R. Harms. 1989. Prescribed fire: Effects on water quality and forest nutrient cycle. *Science* **215**: 661-663.
- Saa, A., M.C. Trasar-Cepeda, B. Soto, F. Gil-Sotres, and F. Diaz-Fierros. 1994. Forms of phosphorus in sediments eroded from burnt soils. *J. Environ. Qual.* **23**: 739-746.



- Sand-Jensen, K., and P.A. Staehr. 2007. Scaling of pelagic metabolism to size, trophic and forest cover in small Danish lakes. *Ecosystems* **10**: 127-141.
- Schindler, D.W., R.W. Newbury, K.G. Beaty, J. Prokopowich, T. Ruszynski, and J.A. Dalton. 1980. Effects of a windstorm and forest fire on chemical losses from forested watersheds and on the quality of receiving streams. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **37**: 328-334.
- Schindler, D.W., S.E. Bayley, P.J. Curtis, B.R. Parker, M.P. Stainton, and C.A. Kelly. 1992. Natural and man-caused factors affecting the abundance and cycling of dissolved organic substances in Precambrian shield lakes. *Hydrobiologia* **229**: 1-21.
- Smith, E.M., and W. M. Kemp. 2001. Size structure and the production / respiration balance in a coastal plankton community. *Limnol. Oceanogr.* **46**: 473-485.
- Smith, E.M., and Y.T. Prairie. 2004. Bacterial metabolism and growth efficiency in lakes : The importance of phosphorus availability. *Limnol. Oceanogr.* **49**: 137-147.
- Sobek, S., G. Algesten, A.-K. Bergström, M. Jansson, and L. Tranvik. 2003. The catchment and climate regulation of pCO<sub>2</sub> in boreal lakes. *Glob. Chang. Biol.* **9**: 630-641.
- Stelzer, R.S., J. Heffernan, and G.E. Likens. 2003. The influence of dissolved nutrients and particulate organic matter quality on microbial respiration and biomass in a forest stream. *Freshw. Biol.* **48**: 1925-1937.
- Tremblay, A., L. Varfalvy, C. Roehm, and M. Garneau. 2005. Les gaz à effet de serre dans les milieux naturels - synthèse, 1-19. *In* L. Varfalvy A. Tremblay, C. Roehm, and M. Garneau [eds.], *Greenhouse gas emissions-Fluxes and processes. Hydroelectric reservoirs and natural environments.* Springer.
- Tulonen, T. 2004. Role of allochthonous and autochthonous dissolved organic matter (DOM) as a carbon source for bacterioplankton in boreal humic lakes. Academic dissertation. University of Helsinki.
- Wannikhof, R. 1992. Relationship between wind speed and gas exchange over the ocean. *J. Geophys. Res., C.* **97**: 7373-7382.
- Wetzel, R.G. 1992. Gradient-dominated ecosystems: Sources and regulatory functions of dissolved organic matter in freshwater ecosystems. *Hydrobiologia* **229**: 181-198.

Williams, P. J. Le B., and P.A. del Giorgio. 2005. Respiration in aquatic ecosystems: history and background., 1-17. *In* P. J. Le B. Williams, and P.A. del Giorgio [eds.], Respiration in aquatic ecosystems. Oxford University Press.

Wright. 1976. The impact of forest fires on the nutrient influxes to small lakes in northeastern Minnesota. *Ecology* **57**: 649-663.