



HAL
open science

Dynamique des communautés bactériennes en réponse au bloom phytoplanctonique dans l'océan Arctique et identification des acteurs microbiens impliqués dans la dégradation de la matière organique

Laëtitia Dadaglio

► **To cite this version:**

Laëtitia Dadaglio. Dynamique des communautés bactériennes en réponse au bloom phytoplanctonique dans l'océan Arctique et identification des acteurs microbiens impliqués dans la dégradation de la matière organique. Océan, Atmosphère. Sorbonne Université, 2018. Français. NNT : 2018SORUS488 . tel-02614103

HAL Id: tel-02614103

<https://theses.hal.science/tel-02614103>

Submitted on 20 May 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Ecole doctorale des Sciences de l'environnement d'Ile-de-France

Laboratoire d'océanographie microbienne – UMR 7621

Observatoire Océanologique de Banyuls-sur-mer

Dynamique des communautés bactériennes en réponse au bloom phytoplanctonique dans l'océan Arctique et identification des acteurs microbiens impliqués dans la dégradation de la matière organique

Par Laëtitia Dadaglio

Thèse de doctorat d'océanographie microbienne



Présentée et soutenue publiquement le 26 octobre 2018

Devant un jury composé de :

Emma Rochelle-Newall – IRD, IEES, Paris
Eric Fouilland – CNRS, MARBEC, Montpellier
Jérôme Hamelin – INRA, LBE, Narbonne
Pierre Galand – CNRS, LECOB, Banyuls-sur-mer
Patricia Bonin – CNRS, MIO, Marseille
Fabien Joux – SU, LOMIC, Banyuls-sur-mer
Ingrid Obernosterer – CNRS, LOMIC, Banyuls-sur-mer

Président
Rapporteur
Rapporteur
Examineur
Examineur
Directeur de thèse
Co-directeur de thèse

Remerciements

Il est temps d'écrire les remerciements... Le moment où on se dit que ça y est, c'est la fin, les trois ans sont finis. C'est impressionnant à quel point trois ans peuvent passer vite. Ce fut trois ans riches et intenses parsemés de moments extraordinaires et de moments où on se demande pourquoi est-ce qu'on s'est lancé dedans. Mais au final on se dit que ça en valait le coup. Ces trois ans n'auraient pas été aussi formidables si de nombreuses personnes n'avaient pas été là. Je tiens donc à tous les remercier.

Tout d'abord, merci aux membres du jury, Jérôme Hamelin, Eric Fouilland, Patricia Bonin et Pierre Galand d'avoir accepté d'évaluer mon travail. Merci à Emma Rochelle-Newall d'avoir accepté de présider le jury. Merci à Eric Fouilland d'avoir suivi mes travaux et de m'avoir conseillé lors des comités de thèse. Merci également à Pierre Galand pour avoir suivi mes travaux tout au long de ma thèse, d'avoir répondu à mes questions lorsque j'avais des doutes sur le traitement des données de séquençage et enfin d'assister à ma soutenance de thèse.

Je tiens particulièrement à remercier mon directeur de thèse, Fabien Joux, qui m'a permis de réaliser cette thèse. Malgré un emploi du temps très chargé, il a toujours réussi à me consacrer du temps pour me délivrer ses conseils qui ont été d'une grande aide. A chaque fois que je venais frapper à sa porte, il prenait du temps pour me répondre de façon claire et concise ce qui fait que même lorsque les expériences ne marchaient pas, j'ai pu repartir dans la bonne direction. Je le remercie également de m'avoir donné l'opportunité d'aller en Arctique. J'aimerais également remercier ma co-directrice de thèse, Ingrid Obernosterer pour ses conseils et plus particulièrement lors de l'écriture en anglais. Elle m'a toujours poussé à me perfectionner.

Ensuite, je tiens à remercier tous les membres du projet Green Edge et plus particulièrement Marcel Babin, Flavienne et Marie-Hélène qui ont fait un travail formidable d'organisation et pour m'avoir permis de participer à la campagne à bord de l'Amundsen. Je tiens évidemment à remercier également

tous les membres de l'équipage du navire qui nous ont apporté joie de vivre, rires et aide. Ce fut une expérience exceptionnelle et je n'oublierais jamais ces moments ni Nicole, Sandrine, Domi, Margaux, Pierre-Luc, Marti, Anna, Etienne et Simon avec qui j'ai partagé cette expérience.

Et bien entendu, Julie, je ne t'oublie pas dans les personnes avec qui j'ai été sur le bateau mais je voulais te faire des remerciements rien que pour toi. Car en plus d'avoir été d'une formidable aide sur le bateau d'un point de vu boulot, tu as également été une superbe colloc. Merci également pour ton aide de retour à Banyuls. C'était vraiment super de pouvoir travailler à tes côtés. Merci également pour tes superbes conseils pour toutes les autres choses malgré le fait que tu sois aux Etats-Unis.

Je tiens à remercier Pascal Roman et Julie Rius pour m'avoir permis d'effectuer la mission de médiation scientifique qui m'a permis de partager la science aux plus jeunes et de leur transmettre la curiosité et l'envie d'apprendre. Ce fut une expérience très enrichissante.

Merci à l'équipe Bio2mar, Nyree et Claire pour leurs conseils en biologie moléculaire et leur gentillesse pour le prêt de matériel lorsque nos commandes n'arrivaient pas. Merci également à Laurent pour avoir pris le temps de former Lucas.

Un grand merci au stagiaire que j'ai eu la chance de co-encadré, Lucas, pour son travail soigné et efficace. Merci également d'être revenu en Master 2, tu as été d'une aide précieuse.

Je voudrais également remercier Fifi pour m'avoir aidé à la mise en place des cultures et pour me les avoir sauvés de nombreuse foi. Merci à Valoche pour sa joie de vivre et sa force de caractère. J-C, je tiens à te dédicacer ceci : « Biiiiijourrrrr ! » signé « El Tacon Rojo ». Martine, merci pour ces longues discussions très intéressantes le midi qui pouvaient partir d'un sujet et finir par divaguer totalement.

Bien entendu, un grand M.E.R.C.I. à JB qui est arrivé en même temps que moi au labo et qui a donc dû me supporter tout au long de ces trois ans de thèse. Merci pour les conseils scientifiques mais également pour avoir été mon « pushing ball ». Merci pour tous ces moments de « pétage de plombs ». Ah ! au fait ! on dit : SAPERLIPOPETTE !!!! Merci aussi à Cynthia pour m'avoir soutenu et encouragé durant toute cette période. Merci à tous les deux mais également

à Claire et Nico pour les fous-rire et les moments de paniques passés dans les « Escape Game ».

Merci à Cacahuète de ne pas avoir relevé mes moments de craquages passagers devant mon ordi. Merci à Leïla pour ces sorties et d'avoir grandement participer à ma « libération d'esprit ». Merci à Gaëlle pour ces conseils et les séances de Yoga devant cette magnifique vue.

Thank you to all the PhD student and post-doc, Daniel, Coco, Jing-Huang, Pavla, Yan, Laurie, Justine, Nolwen for the help exiting between us and for creating a social life in Banyuls.

Merci aux membres du club du « Volants des Albères » pour tous ces matchs intenses de badminton et les apéros. Merci à Fayza de m'avoir accueilli dans le club. Merci à Marcel pour toutes les discussions et pour comprendre ce que c'est de passé sa thèse. Merci à Redha, Julia, Clément, Nico, Fabrice, Michel pour les fous-rires. Merci à Didier, LE coéquipier avec qui j'ai gagné ma première compétition.

Merci également à tous ceux qui ont été présents pour moi même s'ils étaient loin. Donc un grand merci à tous les Pwicks, Nounours, Otoko, Chibi, Sucrette, Muku, Guitou, Lola, Nanaïs, Frank, Flo et Delphine qui ont toujours été là pour moi. Merci d'être aussi géniaux (mais n'aller pas prendre la grosse tête hein ?) et de toujours réussir à me faire rire.

Evidemment, je souhaite remercier mes parents pour leurs soutiens sans faille et pour m'avoir toujours poussé à faire ce que j'aimais. Merci aussi à mon pti frère adoré. Merci à mon grand-père pour les petits moments de détente autour d'un déjeuner. Merci à ma mamie pour tous ses petits messages de soutien et de motivation. Merci à tonton Claude et tata Brigitte pour m'accueillir de façon spontanée dans leur maison. Enfin bref, merci à toutes ma famille, oncles, tantes, cousins, cousines pour avoir toujours été là pour moi.

Pour finir, un grand merci à mon Bagabou qui m'a été d'une aide précieuse et pour avoir été à mes côtés lors de mes moments de joie, de coup de blues, de fous rires... Merci pour ces escapades improvisées et pour réussir à me libérer l'esprit.

Table des matières

Etat de l'art	1
1. L'océan Arctique et les changements environnementaux	3
2. Développement du bloom phytoplanctonique printanier	5
2.1. Au sein de la banquise.....	7
2.2. Au sein de la colonne d'eau.....	10
2.3. Evolution du bloom phytoplanctonique printanier	11
3. Production de matière organique dissoute par le phytoplancton	14
4. Couplage phytoplancton-bactéries	16
5. Dynamique et composition des communautés microbiennes	18
5.1. Au sein de la banquise.....	18
5.2. Au sein de la colonne d'eau.....	20
6. Le projet GREEN EDGE.....	22
7. Objectifs de la thèse et organisation du manuscrit	27
Chapitre I : Dynamique temporelle des communautés bactériennes lors de la fonte de la banquise et du développement du bloom phytoplanctonique dans l'océan Arctique	
29	
Prologue	31
Résumé.....	33
1. Introduction.....	35
2. Matériel et Méthodes.....	36
2.1. Site d'étude	36
2.2. Echantillonnage	37
2.3. Extraction ADN/ARN, synthèse de l'ADNc et séquençage.....	38
2.4. Analyses des séquences	38
2.5. Analyses des communautés bactériennes.....	39
3. Résultats	40
3.1. Contexte environnemental.....	40
3.2. Diversité bactérienne globale	42
3.3. Diversité et composition des communautés bactériennes libres (0,2-3µm).....	44
3.4. Evolution de la communauté bactérienne libre (0,2-3µm) de la colonne d'eau avec le développement du bloom phytoplanctonique	48
4. Discussion	51
4.1. Particularités de la communauté bactérienne de la glace de mer.....	52
4.2. Evolution de la communauté bactérienne dans la colonne d'eau en relation avec l'apparition du bloom phytoplanctonique.....	53
Annexes.....	58
Chapitre II : Dynamique spatiale de l'activité et de la diversité bactérienne en mer de Baffin (océan Arctique) lors du bloom phytoplanctonique printanier	
61	
Prologue	63
Résumé.....	65
1. Introduction.....	67
2. Matériel et Méthodes.....	69
2.1. Echantillonnage	69
2.2. Paramètres environnementaux.....	70
2.3. Production et respiration bactérienne	70
2.4. Diversité bactérienne	71
2.5. Extraction ADN et séquençage du gène 16S RNAr.....	71
2.6. Analyses des séquences	72

2.7.	<i>Analyses statistiques</i>	72
3.	Résultats.....	74
3.1.	<i>Paramètres environnementaux</i>	74
3.2.	<i>Diversité et composition de la communauté bactérienne</i>	80
4.	Discussion.....	86
4.1.	<i>Développement du bloom phytoplanctonique le long du gradient de glace</i>	87
4.2.	<i>Dynamique de l'activité bactérienne au cours du bloom phytoplanctonique</i>	87
4.3.	<i>Dynamique de la diversité et de la composition de la communauté bactérienne au cours du bloom phytoplanctonique</i>	89
5.	Conclusion.....	93
	Annexes.....	95

Chapitre III : Réponse des communautés bactériennes à l'ajout de matière organique dissoute produite par des diatomées dans l'océan Arctique.....101

	Prologue.....	103
	Abstract.....	105
1.	Introduction.....	107
2.	Materials and methods.....	108
2.1.	<i>Study area</i>	108
2.2.	<i>Preparation of the dissolved organic matter from the diatom cultures</i>	110
2.3.	<i>Microcosm experiments with dissolved organic matter from diatom exudates</i>	110
2.4.	<i>Microcosm experiments with dissolved organic matter from the bottom sea ice</i>	111
2.5.	<i>Nutrients and dissolved organic carbon analysis</i>	112
2.6.	<i>Bacterial abundance and bacterial production</i>	112
2.7.	<i>DNA extraction and 16S rRNA amplicon sequencing</i>	113
2.8.	<i>Sequence data analysis</i>	114
2.9.	<i>Statistical analysis</i>	114
3.	Results.....	115
3.1.	<i>Environmental context</i>	115
3.2.	<i>Bacterial abundance and production in the enrichment experiments</i>	115
3.3.	<i>Biodegradation of the dissolved organic matter</i>	117
3.4.	<i>Change in bacterial diversity and community composition</i>	118
4.	Discussion.....	123
4.1.	<i>Nutrient and substrate limitation of Arctic bacteria</i>	123
4.2.	<i>Spatial gradient of bacterial responses, from ice-influenced to open waters</i>	123
4.3.	<i>Priming effect of diatom exudates in ice covered waters</i>	124
4.4.	<i>Response of bacterial community composition to diatom DOM exudates in ice influenced stations</i>	125
5.	Conclusion.....	126
	Supplementary information.....	128

Chapitre IV : Etude expérimentale du potentiel de dégradation d'excrétas de microalgues arctiques par différentes souches bactériennes arctiques.....131

	Prologue.....	133
	Résumé.....	135
1.	Introduction.....	137
2.	Matériel et Méthodes.....	138
2.1.	<i>Isolement des souches bactériennes</i>	138
2.2.	<i>Identification des souches bactériennes cultivables</i>	139
2.3.	<i>Analyse des séquences bactériennes</i>	140
2.4.	<i>Culture des microalgues arctiques et récupération de la matière organique dissoute excrétée</i>	140

2.5.	<i>Expérience de biodégradation</i>	141
2.6.	<i>Indices de croissance et d'efficacité d'utilisation de la DOM</i>	142
3.	Résultats	142
3.1.	<i>Diversité bactérienne cultivable</i>	142
3.2.	<i>Croissance des microalgues arctiques et excrétion de matière organique dissoute</i>	145
3.3.	<i>Dégradation de la DOM par les souches bactériennes</i>	146
4.	Discussion	149
4.1.	<i>Diversité bactérienne de la fraction cultivable</i>	149
4.2.	<i>Biodégradabilité de la DOM excrétée par les microalgues arctiques</i>	151
5.	Conclusion	153
	Discussion générale et perspectives	155
1.	Synthèse et discussion générale	157
1.1.	<i>Le compartiment bactérien présente une forte réactivité au développement du bloom phytoplanctonique</i>	158
1.2.	<i>Le bloom phytoplanctonique conduit à une modification profonde de la composition de la communauté bactérienne avec une diminution de la diversité</i>	160
1.3.	<i>Les Flavobacteriaceae jouent un rôle clef dans la dégradation de la DOM associée au bloom phytoplanctonique</i>	163
2.	Perspectives	167
	Références bibliographiques	171
	Annexes	193
	Annexe 1 : Poster présenté lors de la conférence SAME15 en septembre 2017	195
	Annexe 2 : Poster présenté lors de la conférence ISME17 en août 2018	196
	Annexe 3 : Participation à deux projets scientifiques	197
	Annexe 4 : Présentations scientifiques	198
	Annexe 5 : Activités scientifiques supplémentaires	199

Table des figures et des tableaux

Etat de l'art

<i>Figure 1</i> : Ecart mensuels et tendances générales de la glace de mer polaire de 1979 à 2017.....	4
<i>Figure 2</i> : L'étendue minimale estivale de la banquise en Arctique.....	4
<i>Figure 3</i> : Figure illustrant le réseau trophique en Arctique	6
<i>Figure 4</i> : Evolution des canaux de saumure entre l'hiver et le printemps.....	8
<i>Figure 5</i> : Images des microalgues de glace situées à la base de la glace de mer.....	8
<i>Figure 6</i> : Les trois principales phases de développement du bloom de microalgues de glace.....	9
<i>Figure 7</i> : Progression du bloom phytoplanctonique printanier.	11
<i>Figure 8</i> : Saisonnalité dans le développement du bloom phytoplanctonique.....	12
<i>Figure 9</i> : Productivité primaire (2003-2016) dans neuf régions de l'hémisphère nord	13
<i>Figure 10</i> : Composition de la matière organique dissoute dans la glace et l'eau de mer.....	15
<i>Figure 11</i> : Illustration de la boucle microbienne et de la pompe à carbone.....	17
<i>Figure 12</i> : Processus microbiens au sein de la neige et de la glace	19
<i>Figure 13</i> : Lieux des mesures de production bactérienne dans l'océan Arctique.....	21
<i>Figure 14</i> : Circulation cyclonique océanique en mer de Baffin.....	24
<i>Figure 15</i> : Etendue de la banquise en mars, juin, juillet et octobre 1982 (mer de Baffin)	24
<i>Figure 16</i> : Localisation des campagnes Green Edge (Amundsen et camp de glace).....	25
<i>Figure 17</i> : Opérations effectuées lors du camp de glace (mer de Baffin)	26
<i>Figure 18</i> : Opérations effectuées à bord de l'Amundsen (mer de Baffin)	26
<i>Tableau 1</i> : Résumé de la production bactérienne mesurée dans différentes régions de l'océan Arctique lors de campagnes océanographiques.....	21

Chapitre I

<i>Figure 1</i> : Localisation du camp de glace de Qikiqtarjuaq (67°28, 784'N, 063°47,372'W)	37
<i>Figure 2</i> : Evolution de l'épaisseur de la glace et des paramètres biologiques dans la glace.	41
<i>Figure 3</i> : Evolution des paramètres physico-chimiques de la colonne d'eau	41
<i>Figure 4</i> : Evolution des paramètres biologiques et du carbone organique dissous.....	42
<i>Figure 5</i> : Indices de diversité alpha pour les 3 fractions	43
<i>Figure 6</i> : Analyse NMDS sur l'ensemble des séquences des 3 fractions.....	44
<i>Figure 7</i> : Evolution de la diversité alpha de la fraction libre la communauté totale et active.....	45
<i>Figure 8</i> : Analyse NMDS de la fraction libre la communauté totale et active.....	46
<i>Figure 9</i> : Proportion relative des différents taxa au sein des échantillons de glace	47
<i>Figure 10</i> : Proportion relative des différents taxa au sein des échantillons d'eau à 10 m.....	47
<i>Figure 11</i> : Dendrogramme de dissimilarité pour la fraction libre de la colonne d'eau.....	48
<i>Figure 12</i> : Corrélations entre les groupes taxonomiques et la chlorophylle a, la production bactérienne et l'abondance bactérienne	49
<i>Figure 13</i> : Evolutions des OTUs identifiées comme étant majoritairement responsables de la dissimilarité	50

Chapitre II

<i>Figure 1</i> : Carte d'échantillonnage	69
<i>Figure 2</i> : Cartes transversales en fonction de la profondeur pour le transect T100.....	75
<i>Figure 3</i> : Analyse en composante principale des paramètres environnementaux	76
<i>Figure 4</i> : Corrélations de Spearman entre les paramètres de glace et les paramètres biologique	79
<i>Figure 5</i> : Analyse discriminante de redondance entre les paramètres environnementaux et la composition de la communauté bactérienne.	82

<i>Figure 6</i> : Boîtes à moustaches représentant la diversité alpha	83
<i>Figure 7</i> : Heatmap représentant les 50 OTUs les plus abondantes	84
<i>Figure 8</i> : Proportion relative des différents taxa	85
<i>Tableau 1</i> : Valeurs moyennes de différents paramètres environnementaux.....	78
<i>Tableau 2</i> : Valeurs moyennes des 30 premiers mètres et écartype des différents paramètres biologiques	79

Chapitre III

<i>Figure 1</i> : Sampling stations during the Green Edge cruise in Baffin Bay.....	109
<i>Figure 2</i> : Bacterial abundance and production	116
<i>Figure 3</i> : Bacterial community similarity.....	119
<i>Figure 4</i> : Relative abundance of major bacterial groups.....	120
<i>Figure 5</i> : Relative abundance of operational taxonomic units (OTUs).....	121
<i>Table 1</i> : In situ parameters of the stations sampled for the different experiments	109
<i>Table 2</i> : Dissolved organic carbon addition and consumption, bacterial growth efficiency and bacterial production integrated over 12 d	117
<i>Table 3</i> : SIMPER analysis showing the contribution of operational taxonomic units explaining 85% of the dissimilarity	122

Chapitre IV

<i>Figure 1</i> : Composition de la communauté bactérienne cultivable.....	143
<i>Figure 2</i> : Arbre phylogénétique des souches bactériennes cultivables isolées	144
<i>Figure 3</i> : Courbes de croissance de trois souches de microalgues.	145
<i>Figure 4</i> : Croissance de souches bactériennes en fonction du substrat à leur disposition	146
<i>Figure 5</i> : Diagramme de Venn des souches ayant poussées dans les différentes conditions.....	147
<i>Tableau 1</i> : Concentrations en sels nutritifs, en carbone organique dissous (DOC) et en carbone organique particulaire (POC).....	145
<i>Tableau 2</i> : Indices caractérisant la croissance des souches bactériennes en fonction du substrat à leur disposition.....	148
<i>Tableau 3</i> : Pourcentage de représentativité des genres isolés par rapport à la communauté <i>in situ</i> totale du camp de glace en fonction des jours et de la profondeur.	150
<i>Tableau 4</i> : Pourcentages de représentativité des genres isolés par rapport à la communauté <i>in situ</i> totale pour l'ensemble des échantillons du camp de glace.	151

Conclusion et perspectives

<i>Figure 1</i> : Dynamique de la chlorophylle a	158
<i>Figure 2</i> : Evolution de la diversité alpha lors du camp de glace et de la campagne à bord de l'Amundsen	161
<i>Figure 3</i> : Composition de la communauté bactérienne au cours du temps au camp de glace et lors de la campagne à bord de l'Amundsen	162
<i>Figure 4</i> : Schéma récapitulatif des différentes phases identifiées lors du développement du bloom phytoplanktonique printanier en mer de Baffin (océan Arctique).....	167

Etat de l'art



Crédits : Laëtizia Dadaglio

1. L'océan Arctique et les changements environnementaux

L'océan Arctique s'étend sur près de 14 millions de km² faisant de lui le plus petit océan de la planète. Il se situe à l'intérieur et aux abords du cercle polaire arctique (66° de latitude nord) et comprend l'ensemble des mers allant du pôle Nord aux côtes américaines et eurasiennes. Il comprend deux bassins profonds de 3 000 et 5 000 m, entourés de vastes plateaux continentaux représentant 50 % de la surface des fonds marins (Jakobsson 2002). L'océan Arctique représente un écosystème très particulier en raison de sa forte variabilité saisonnière contrôlée par le cycle annuel d'ensoleillement passant de la nuit totale en hiver à un ensoleillement continu en été. L'océan Arctique est également particulier par sa couverture de glace. Cette couche de glace peut atteindre plusieurs mètres d'épaisseur en raison de chevauchement de différentes plaques de glace. La banquise est composée de deux types de glace : (1) la glace pluriannuelle épaisse (3-7 m) située dans la partie centrale de l'Arctique, et (2), la glace saisonnière plus fine (1-2 m) qui recouvre principalement les mers marginales de l'Arctique. Ces mers marginales sont recouvertes en hiver et deviennent libres de glace lors de la fonte de la banquise en été.

En Arctique, la productivité planctonique est largement influencée par des facteurs physiques répondant fortement aux changements climatiques (Popova et al. 2010). En effet, le fonctionnement de l'océan Arctique est régi par ses températures extrêmes et son régime lumineux qui, associés à la période et à l'étendue de la couverture de glace, dictent la dynamique de la prolifération algale, que ce soit les algues de glace ou le phytoplancton ainsi que l'organisation des différents niveaux trophiques (Fortier et al. 2002, Wassmann et al. 2006).

Depuis plusieurs décennies, l'océan Arctique subit des changements sans précédents. C'est un des écosystèmes les plus sensibles aux changements environnementaux. En effet, à cause de facteurs naturels mais aussi anthropiques tels que la circulation océanique, le rayonnement solaire et les gaz à effet de serre, c'est aux hautes latitudes que les effets du réchauffement climatique sont les plus évidents. La température de l'océan Arctique augmente trois fois plus vite comparativement à l'augmentation de la température moyenne globale des océans (Screen & Simmonds 2010, Tingley & Huybers 2013, Overland et al. 2017). Cette forte augmentation des températures entraîne une diminution de l'étendue et de

l'épaisseur de la banquise (Comiso et al. 2008, Comiso 2011) (Fig. 1 et 2). Selon la NASA et le « National Snow and Ice Data Center (NSCIDC) », l'étendue de la banquise n'a jamais été aussi faible en hiver qu'au cours de l'année 2017 depuis le début du suivi de la banquise par satellite en 1979. Avec l'accélération de la fonte depuis 2007, et notamment la fonte des glaces pluriannuelles, une partie des bassins profonds devient libre de glace en été tandis que les plateaux sont libérés plus tôt et recouverts plus tard par la glace (Perovich 2011). La saison de fonte est donc plus longue ce qui entraîne des espaces libres de glace plus étendus (Markus et al. 2009, Comiso 2011). En novembre 2016, l'étendue de la banquise en Arctique était en moyenne de 9,08 millions de kilomètres carrés, soit la plus faible étendue enregistrée par les satellites entre 1979 et 2016. Il s'agit de 800 000 kilomètres carrés de moins qu'en 2006 (NSCIDC).

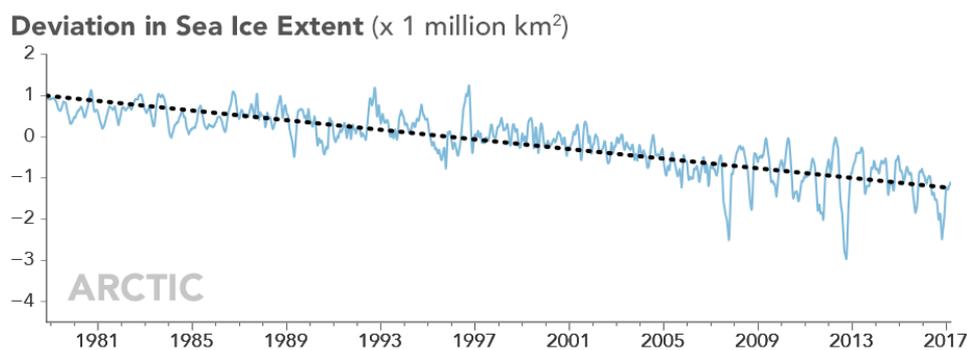


Figure 1 : Ecarts mensuels et tendances générales de la surface de glace de mer polaire de 1979 à 2017, mesurées par satellite. Illustration du déplacement de la concentration de glace de mer au-dessus ou au-dessous de la moyenne à long terme. (Ne représente pas la concentration totale de la glace de mer.) Crédits : Joshua Stevens / NASA Earth Observatory

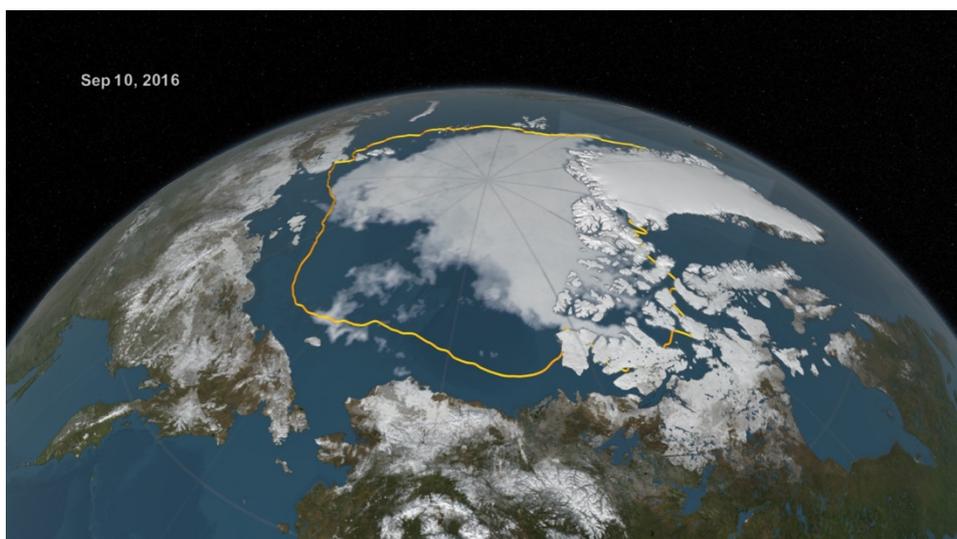


Figure 2 : L'étendue minimale estivale de la banquise en Arctique en 2016, atteinte le 10 septembre, était de 2 359 479 km² inférieure à celle moyenne de 1981 à 2010 représentée ici par une ligne jaune. Crédits : NASA Goddard's Scientific Visualization Studio/C. Starr

La fonte accélérée de la banquise favorise la glace saisonnière au détriment de la glace pluriannuelle (Maslanik et al. 2011). Cette réduction de l'étendue de la banquise et son affinement jouent fortement sur l'albédo de l'océan Arctique. La banquise possède une forte capacité à refléter les rayons lumineux avec un albédo d'environ 0,8-0,9 (Rösel & Kaleschke 2012) alors que la surface de la mer possède un albédo plus faible (~0,06). Avec la diminution de la banquise, l'océan Arctique absorbe de plus en plus l'énergie solaire ce qui participe à son réchauffement (Curry 1995), mais également au réchauffement global de la planète.

La réduction de la couverture de glace est accompagnée de l'augmentation des étendues d'eau possédant une faible salinité de surface créant ainsi une stratification de la colonne d'eau plus importante. Celle-ci va limiter les mélanges verticaux permettant à la couche de surface de se réapprovisionner en nutriments nécessaires à la prolifération algale ou bloom phytoplanctonique.

La diminution accélérée de l'épaisseur et de l'étendue de la couverture de glace favorise la pénétration de la lumière dans la colonne d'eau mais également dans les couches de glaces inférieures en contact avec l'océan (Perovich et al. 2007). Cette augmentation d'intensité lumineuse impacte fortement le bloom phytoplanctonique printanier qui apparaît alors plus tôt dans l'année, dure plus longtemps et augmente en intensité (Arrigo et al. 2008, Palmer et al. 2014, Arrigo & van Dijken 2015).

Au sein de l'océan Arctique, la productivité, les cycles biogéochimiques et le couplage pélagique-benthique sont principalement déterminés par la distribution, l'épaisseur et la dynamique de fonte de la banquise. Ainsi, dans un contexte de changements environnementaux induits par les changements climatiques et anthropiques, il est important d'étudier la dynamique de fonte de la banquise afin de mieux comprendre le fonctionnement de l'écosystème Arctique et de mieux prévoir son devenir.

2. Développement du bloom phytoplanctonique printanier

Un « bloom » est caractérisé par une augmentation rapide de l'abondance d'une ou plusieurs espèces phytoplanctoniques. Cet événement joue un rôle clef au sein des réseaux trophiques en transformant, à l'aide de l'énergie lumineuse, les composés inorganiques en

composés organiques disponibles pour les niveaux trophiques supérieurs. En effet, les microalgues sont des producteurs primaires qui, par le biais de la chaîne alimentaire nourrit en Arctique d'importantes colonies d'oiseaux marins migrateurs, diverses populations de mammifères et fournis des zones de pêche importantes (Fig. 3).

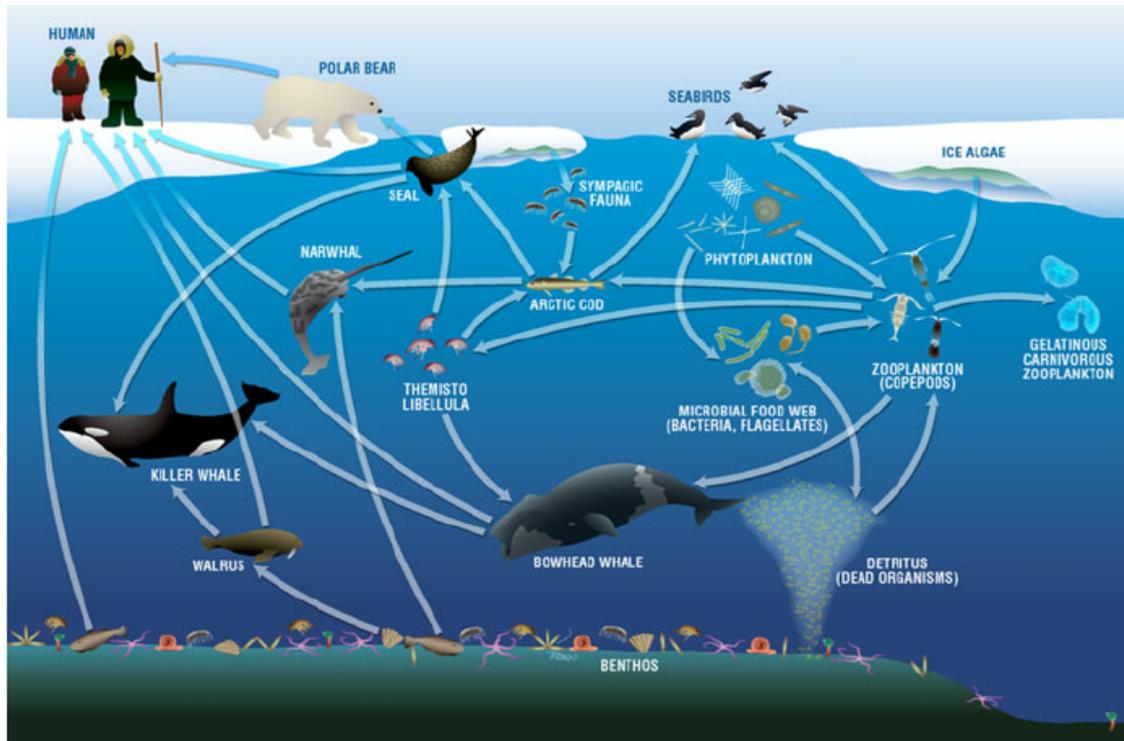


Figure 3 : Illustration du réseau trophique ou chaîne alimentaire en Arctique. Le phytoplankton et les microalgues de glace étant les producteurs primaires de cet écosystème, ils supportent donc toute la chaîne alimentaire. Source : Darnis et al. 2012.

La lumière, la stratification de la colonne d'eau, la salinité et la glace rythment et contrôlent l'activité des producteurs primaires en Arctique. Le phytoplankton se développe principalement dans les couches supérieures éclairées de la colonne d'eau mais des microalgues se développent également au sein de la glace et en contact de la glace à l'interface glace-eau. En ce qui concerne le cycle saisonnier de la production marine arctique, c'est le bloom d'algues de glace qui marque la transition hiver-printemps, le bloom phytoplanktonique dans la colonne d'eau ne commençant que lorsque la banquise a atteint un état avancé de fonte et de désintégration (Fortier et al. 2002, Arrigo et al. 2012, Mundy et al. 2014).

2.1. Au sein de la banquise

La glace de mer, ou banquise, est un habitat hétérogène que l'on peut définir comme une matrice poreuse. En effet, celle-ci est constituée de nombreux micro-canaux dans lesquels l'eau de saumure est présente. Lorsque la température diminue en hiver, la taille des canaux au sein de la glace se réduit tandis que la salinité de l'eau de saumure augmente, empêchant ainsi leur congélation. Lors de la formation de la glace, de nombreux organismes tels que des bactéries, des virus, des larves et des microalgues, vivant dans la colonne d'eau se retrouvent piégés dans ces canaux de saumure riches en nutriments.

Aucune activité photosynthétique n'est possible en hiver en raison de la nuit continue et de l'épaisseur de la couverture de glace (1-3 m). Au printemps, lorsque la température augmente, la glace de mer commence à fondre entraînant ainsi l'interconnexion des poches de saumure et des canaux à travers toute la banquise (Fig. 4). En avril-mai, le soleil réapparaît et la neige accumulée à la surface de la banquise commence à fondre. L'intensité lumineuse au sein de la glace et à l'interface eau-glace augmente donc progressivement. La lumière va permettre le développement de communautés d'algues dans les réseaux de pores et de canaux formés dans la couche de glace (Weissenberger et al. 1992, Eicken 2003), mais aussi à l'interface eau-glace (Horner & Schrader 1982, Gradinger 2009). La biomasse algale est principalement concentrée sur le fond de la banquise de manière à avoir accès aux nutriments présents dans la colonne d'eau (Fig. 5). De plus, les premiers centimètres de la banquise en contact avec la colonne d'eau constituent un environnement relativement stable comparé aux variations extrêmes retrouvées dans les couches supérieures de la glace en termes de température, de salinité, d'accès aux nutriments, de pH et d'espaces d'habitats.

Au printemps-été, lorsque la lumière du soleil facilite la production photosynthétique, la majeure partie de la biomasse des phototrophes provient des diatomées de glace telles que *Fragilariopsis cylindrus* et *Nitzschia frigida* retrouvées aux deux pôles et *Melosira arctica*, une espèce arctique (Arrigo 2014).

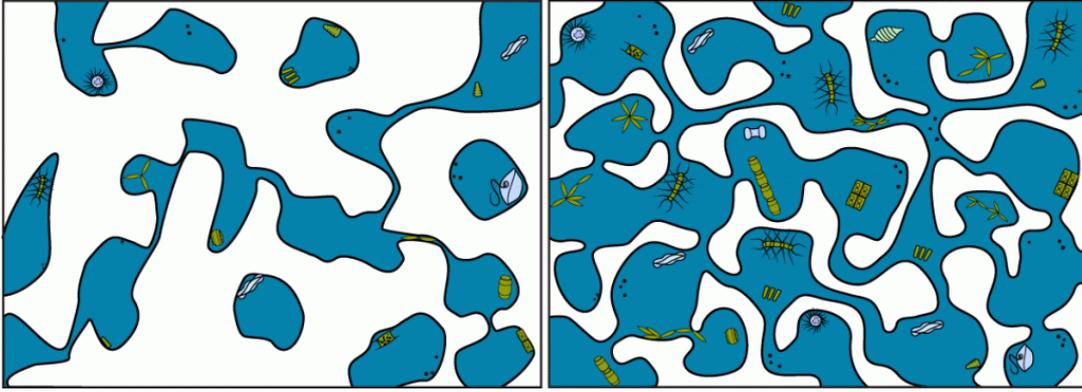


Figure 4 : Représentation de l'évolution des canaux de saumure entre l'hiver (à gauche) et le printemps (à droite). Source : ASU School of Life Science

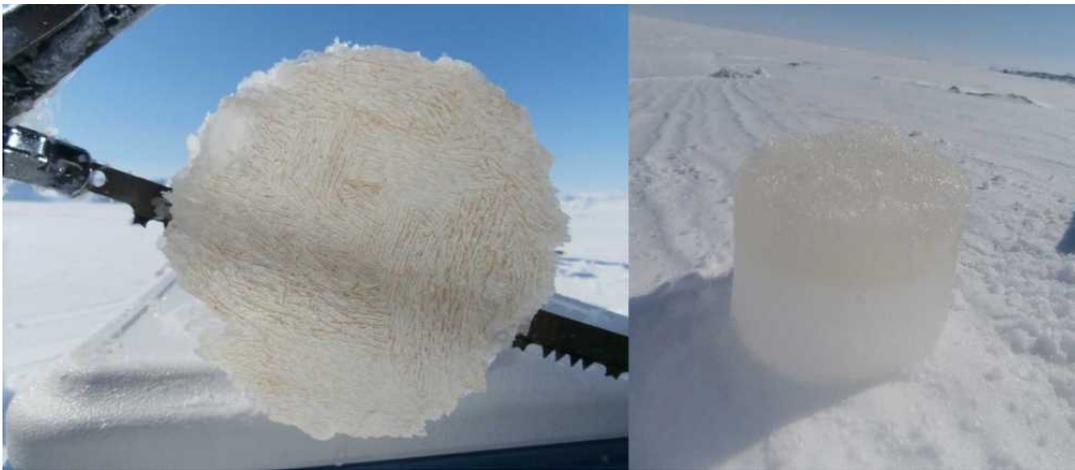


Figure 5 : Images des microalgues de glace situées à la base de la glace de mer (à gauche) et migration de ces microalgues dans la carotte de glace (à droite), comme le montre la différence de couleur sur les cinq premiers centimètres. Crédit : Virginie Galindo

Il existe au sein de la glace une succession dans les communautés algales tout au long de la saison. La communauté algale présente sur le fond de la banquise se développe en trois phases distinctes lors de la transition hiver-printemps selon l'étude de Leu et al. en 2015 (Fig. 6). Lors de la première phase (I) la nuit polaire est encore présente empêchant les algues de se développer. La communauté est donc dominée par les bactéries hétérotrophes ayant des interactions limitées avec les domaines pélagique ou benthique. La seconde phase (II) débute au printemps lorsque la luminosité est assez importante pour permettre la photosynthèse dans la couche inférieure de la glace. La croissance algale est soutenue par les nutriments inorganiques provenant de la colonne d'eau incorporés initialement (lors de la formation de la banquise) ou, par des échanges qui sont renforcés par les courants de marées et les tourbillons créés lors du drainage de l'eau de saumure. Lors de cette seconde phase, les interactions avec la colonne d'eau et le benthos restent limitées. Enfin, la troisième et

dernière phase (III) est principalement régie par un équilibre entre les forçages atmosphériques et océaniques qui induisent des changements structurels dans la banquise tels que la formation de mares de fonte, la dislocation de la banquise, et finalement l'élimination de la biomasse algale de la glace. Avec la fonte de la banquise, les agrégats qui étaient présents dans la glace se retrouvent dans la colonne d'eau et seront ensuite transférés de la partie pélagique à la partie benthique (Rapp et al. 2018).

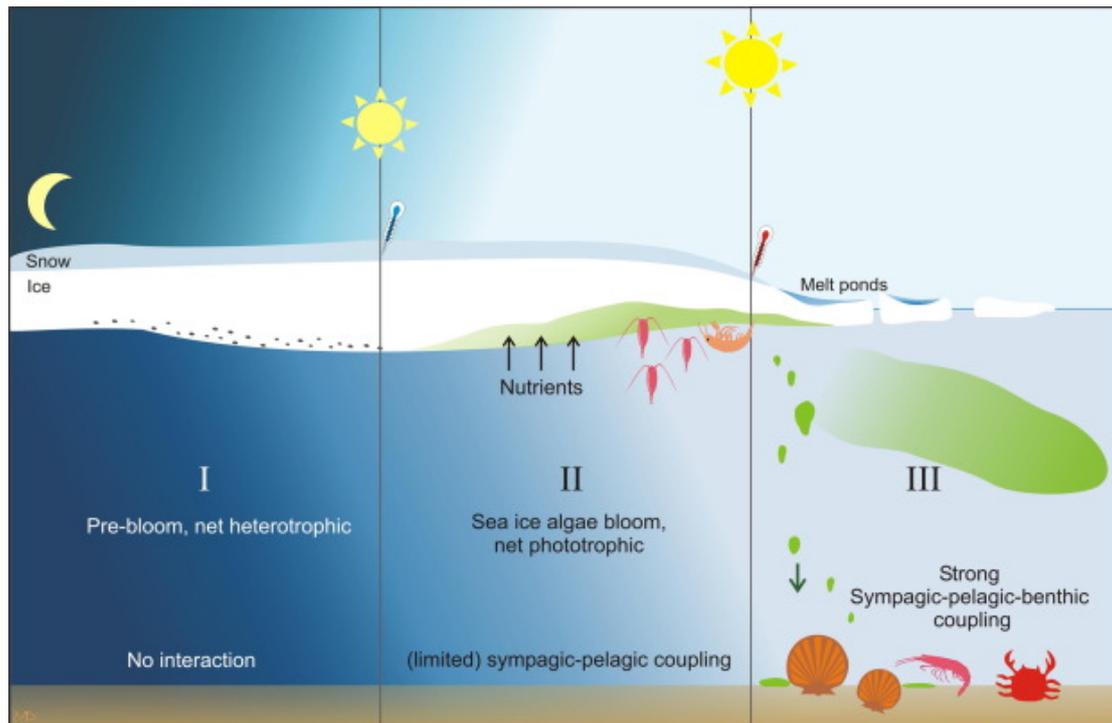


Figure 6 : Les trois principales phases de développement bloom de microalgues pendant la période de transition hiver-printemps. Le passage de la phase I à la phase II est piloté par la lumière, tandis que l'augmentation de la température conduit finalement à la transition de la phase II à la phase III. Source : Leu et al. 2015

En hiver, les communautés sont dominées par les flagellées (dinoflagellés et cryptophytes). A partir de mai, jusqu'à la fonte de la banquise, ce sont les petites diatomées centriques et les diatomées pennées qui dominent (Mikkelsen et al. 2008). Au cours du bloom au sein de la glace, les concentrations en chlorophylle a peuvent atteindre $1\ 000\ \mu\text{g}\ \text{l}^{-1}$, pouvant représenter plus de 30 fois les concentrations retrouvées dans la colonne d'eau libre de glace ou recouverte de banquise (Engelsen et al. 2002, Cooper et al. 2013, Retelliti Brogi et al. 2018). Suivant l'enneigement, l'apport en lumière et en nutriments, la productivité de la glace de mer peut atteindre $100\ \text{à}\ 1\ 000\ 000\ \text{mgC}\ \text{m}^{-2}\ \text{j}^{-1}$ (Gosselin et al. 1997, Arrigo et al. 1997, Fernández-Méndez et al. 2014).

La banquise présente un bilan métabolique autotrophe durant les saisons ensoleillées (Thomas & Dieckmann 2002, Arrigo 2014) et sa productivité alimente les communautés hétérotrophes au sein de cet environnement mais également sous la glace par la libération de composés organiques dissous et colloïdaux (Underwood et al. 2013). Les microalgues vivant au sein de la glace de mer sont également capables de produire des substances polymériques extracellulaires (EPS) jouant un rôle important dans leur survie au sein de la glace (Riedel et al. 2006, 2007, Krembs et al. 2011, Ewert & Deming 2013). Cette production d'EPS va également permettre l'attachement d'un tapis algal sous la banquise, à l'interface glace-eau.

2.2. Au sein de la colonne d'eau

Au cours de la nuit polaire, les eaux profondes riches en nutriments se diffusent dans les couches de surface. Lors de l'affinement de la banquise et la disparition de la couche de neige, la stratification de la colonne d'eau se met en place et l'intensité lumineuse augmente. Ces événements entraînent l'apparition du bloom phytoplanctonique printanier. Depuis peu, les recherches en Arctique ont pu démontrer que le bloom phytoplanctonique dans la colonne d'eau n'avait pas uniquement lieu dans les zones libres de glaces, mais débutait sous la banquise (Arrigo & van Dijken 2011, Arrigo et al. 2012, Lowry et al. 2014). Les conditions sous la banquise au niveau de la zone marginale de glace sont en effet idéales pour l'initiation du bloom dans les couches de surface, avec la présence de lumière, un réchauffement de la couche de surface et une forte concentration en nutriment accumulés au cours de l'hiver. Ce bloom s'enfoncera ensuite dans la colonne d'eau au fur et à mesure du retrait de la banquise, d'une part en raison de la déplétion progressive en nutriments *via* leur consommation par le phytoplancton, et d'autre part en raison de la photo-inhibition (Fig. 7). Le maximum de chlorophylle se retrouve donc généralement en sub-surface et non en surface. Le bloom est principalement dominé par des diatomées pennées telles que *Fossula arctica* et *Fragilariopsis spp.* en début de bloom puis, ce sont les diatomées centriques telles que *Thalassiosira spp.* et *Chaetoceros spp.* qui prennent le dessus (von Quillfeldt 2000, Lovejoy et al. 2002, Hodal et al. 2012).

Le bloom phytoplanctonique printanier est un contributeur majeur à la production primaire, avec une contribution pouvant atteindre 65 % de la production primaire annuelle

(Sakshaug 2004, Ardyna et al. 2013, Matrai et al. 2013). Les blooms dans la colonne d'eau sont associés pour 90 % à une production nouvelle dominée par des cellules de grandes tailles dont la croissance nécessite de fortes concentrations en nutriments (Thingstad et al. 2008). Le développement du bloom phytoplanctonique s'accompagne ensuite d'une déplétion progressive en nutriments. Le déclin du bloom s'accompagne par un export vertical prononcé de matière organique.

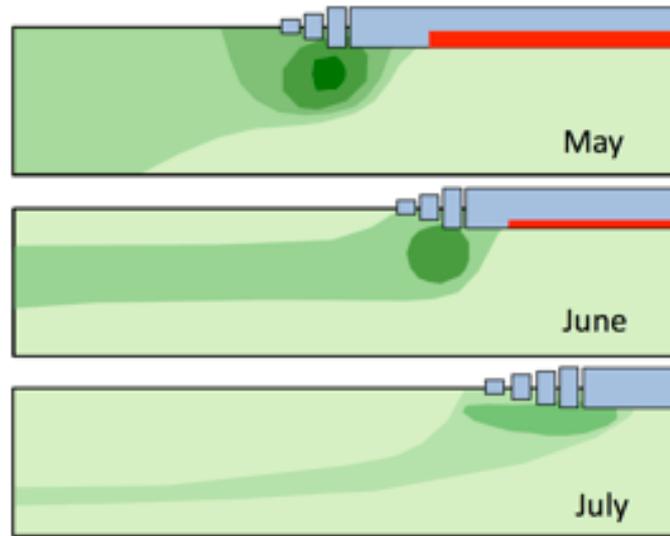


Figure 7 : Progression schématique du bloom phytoplanctonique printanier dans la zone marginale de glace selon Wassmann et al. 2000. La couleur verte représente le phytoplancton dans la colonne d'eau et le rouge illustre les algues de la glace de mer. Modifié d'après Wassmann et al. (2006).

2.3. Evolution du bloom phytoplanctonique printanier

Avec le réchauffement climatique et les changements observés dans la dynamique de la banquise, de fortes modifications sont attendues dans la dynamique du bloom phytoplanctonique printanier. En effet, l'amincissement de la banquise avec sa fonte plus précoce permettra une transmission plus importante de la lumière dans la glace et dans la colonne d'eau. Ces différents paramètres vont donc induire un bloom phytoplanctonique printanier apparaissant plus tôt dans l'année et s'étendant sur une plus longue période (Fig. 8) (Fortier et al. 2002, Mundy et al. 2009, 2014, Arrigo et al. 2012). La production primaire en Arctique est susceptible d'être fortement impactée (Arrigo et al. 2008). Entre 1998 et 2006, une augmentation de 20 % de la production primaire a déjà été observée (Pabi et al. 2008, Arrigo et al. 2008, Arrigo & van Dijken 2011). L'hiver est en général caractérisé par un système hétérotrophe dû à la très faible production primaire (< 10 % de la PP annuelle). L'été quant à

lui, est caractérisé par un système autotrophe. Avec l'augmentation de la durée du bloom, une augmentation de la période autotrophe est donc attendue ce qui modifiera la balance métabolique de l'écosystème Arctique.

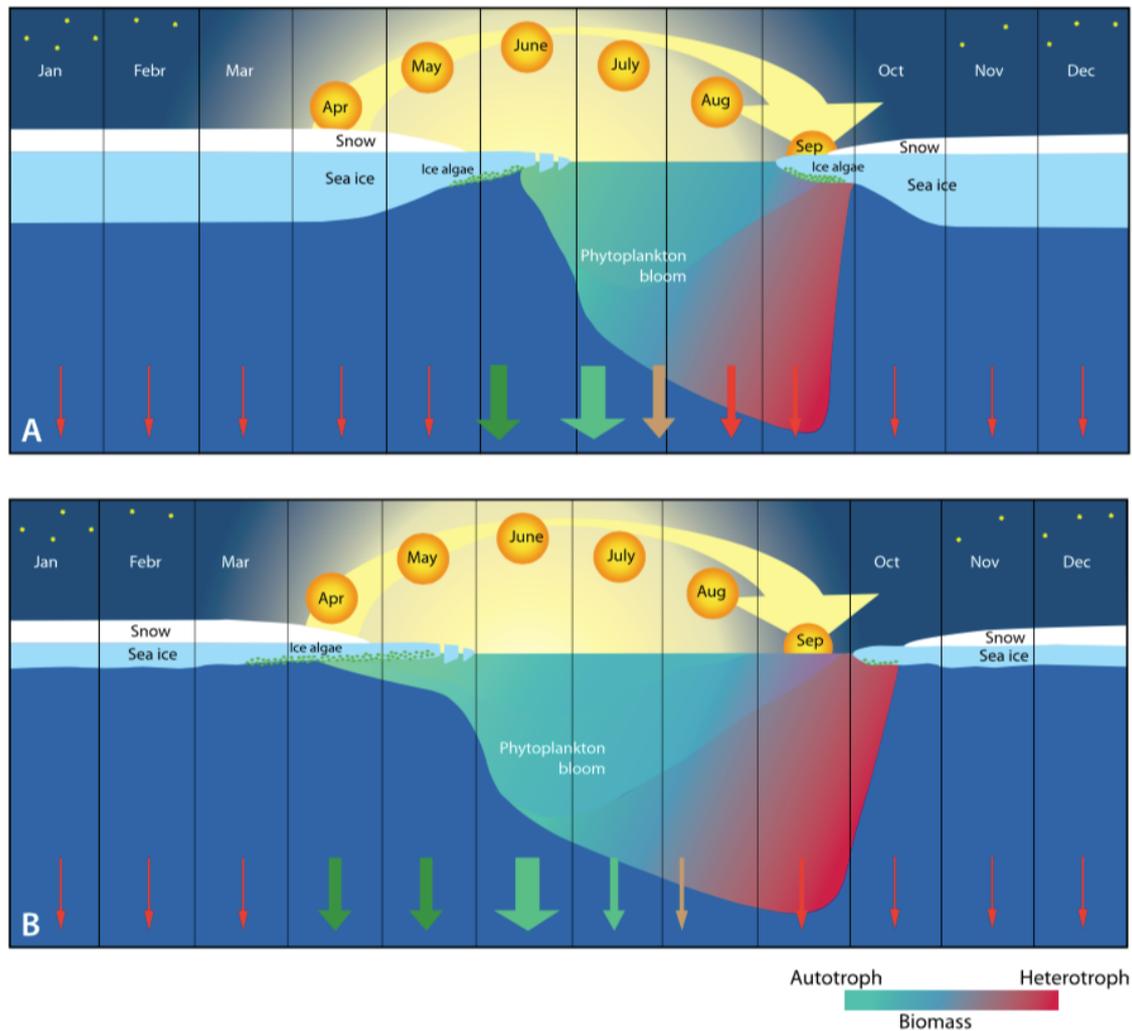


Figure 8 : Saisonnalité dans le développement du bloom phytoplanctonique et exportation de carbone vers le fond dans le climat et les conditions de glace actuels (A), et dans un climat futur plus chaud avec une glace de mer plus mince en hiver et une fonte plus importante de la glace en été, accompagnée de l'élargissement de la zone de glace saisonnière (B). Le gradient vert-rouge indique l'équilibre de la biomasse en suspension des sources autotrophes aux sources hétérotrophes. La production nouvelle et exportée dans les deux scénarios est similaire car la stratification limite la disponibilité des nutriments. La largeur et la couleur des flèches verticales illustrent la quantité de la matière organique exportée verticalement. Vert foncé = carbone dérivé des algues de glace. Vert clair = carbone dérivé du phytoplancton. Flèches orange et rouge = degré croissant de détritus (matière organique non vivante). Source : Wassmann & Reigstad 2011.

En moyenne et dans la majorité des régions de l'océan Arctique, la PP augmente, mais cette dynamique varie en fonction des régions étudiées. En effet, Frey et al. (NOAA 2017) ont montré que les estimations de la PP de l'océan Arctique présentaient des anomalies positives généralisées pour 2016, à l'exception de l'Arctique occidental (nord-américain) et de la mer

d'Okhotsk (Fig. 9). Les régions possédant les plus fortes anomalies de PP en 2016 sont la mer de Barents, la mer de Groenland et la mer de Baffin-mer du Labrador.

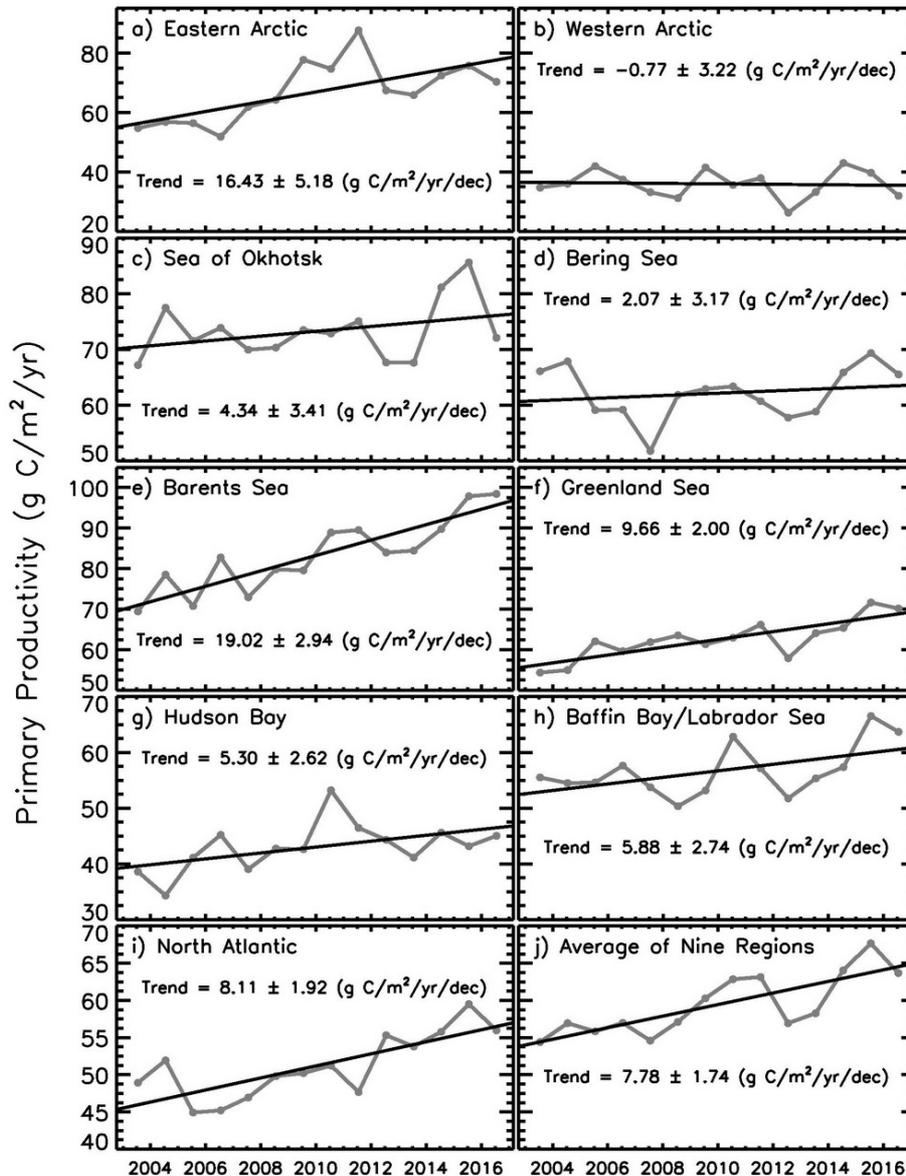


Figure 9 : La productivité primaire (2003-2016, mars-septembre) dans neuf régions de l'hémisphère nord, ainsi que la moyenne de ces neuf régions, calculées à partir des concentrations de chlorophylle a obtenues avec les données MODIS-Aqua. Ils représentent la productivité primaire nette (NPP). La tendance et l'erreur statistique de la pente (telles qu'elles sont dérivées de l'analyse de régression) sont également indiquées pour chaque région. Source : Frey et al. 2017 « Arctic Ocean Primary Productivity »

Avec la fonte plus importante de la banquise, un apport d'eau douce plus important dans les couches de surface est attendu, ainsi qu'un réchauffement de ces eaux. Ceci entraînerait une stratification verticale plus importante de la colonne d'eau. Les mélanges verticaux peuvent modifier l'ampleur de la production primaire en Arctique en refournissant la zone euphotique en nutriments, créant ainsi un environnement favorable pour de larges cellules

phytoplanctoniques telles que les diatomées (Carmack 2007, Ardyna et al. 2011). En revanche, la stratification limite les mélanges, créant des conditions appauvries en nutriments qui favorisent une communauté phytoplanctonique composée d'espèces de plus petite taille et présentant des besoins nutritionnels moins importants (Cushing 1989, Agawin et al. 2000). Les nutriments pourraient donc devenir le facteur limitant alors qu'actuellement le facteur limitant est la lumière. L'océan Arctique deviendrait donc plus oligotrophe ce qui induirait un changement de communautés phytoplanctoniques vers des espèces du picophytoplancton, plus petites, telles que *Micromonas pusilla* appartenant aux Mamiellophyceae (Lovejoy et al. 2007, Balzano et al. 2012). De plus, l'augmentation de la température pourrait également induire des changements dans la composition de la communauté phytoplanctonique (Nöthig et al. 2015).

La communauté phytoplanctonique étant à la base du réseau trophique, des changements au sein de celle-ci sont susceptibles d'entraîner des modifications dans les transferts trophiques et dans les processus d'export de carbone dans la colonne d'eau.

3. Production de matière organique dissoute par le phytoplancton

Lors du bloom, le phytoplancton excrète de la matière organique dissoute (DOM) qui est généralement considérée comme bio-disponible pour le compartiment microbien (Thornton 2014, Paulsen et al. 2017). La quantité et la qualité de la DOM excrétée par les cellules phytoplanctoniques au cours de leur croissance peut varier en fonction de propriétés spécifiques aux espèces et de la phase de croissance de l'algue (Biddanda & Benner 1997, Meon & Kirchman 2001, Tada et al. 2017). Certaines diatomées peuvent excréter plus de 20 % du carbone fixé lors de la photosynthèse sous forme de carbone organique dissous (DOC), mais cette valeur est variable d'une espèce à une autre (Wetz & Wheeler 2007). En plus d'être approvisionnés par l'excrétion de DOM par le phytoplancton, d'autres processus contribuent au stock de DOM tels que la lyse virale, la prédation par les protozoaires et les métazoaires et l'autolyse des cellules.

La DOM excrétée par les cellules phytoplanctoniques est composée de sucres (monosaccharides, oligosaccharides et polysaccharides), de composés azotés (acides aminés,

polypeptides, protéines), de lipides (acides gras) et d'acides organiques (vitamines) (Hellebust 1965, Carlson 2002, Becker et al. 2014). Parmi ces composés, ce sont les sucres, les acides aminés et les protéines qui sont les plus couramment excrétés par le phytoplancton (Mykkestad 1995, Urbani et al. 2005) et plus spécifiquement par les diatomées (Mykkestad 2000).

En Arctique, un stock de DOM phytoplanctonique est présent au sein de la colonne d'eau mais également au sein de la glace de mer. En effet, la glace de mer présente une nette accumulation de DOM produite par les micro-algues à l'intérieur de la glace (Retelletti Brogi et al. 2018). Lors de la fonte de la banquise, une quantité importante de DOM peut être transférée dans la colonne d'eau et ainsi participer au cycle du carbone (Vancoppenolle et al. 2013). Retelletti Brogi et al. (2018) ont analysé la composition de la DOM présente dans la banquise et celle dans la colonne d'eau sous-jacente (Fig. 10). Ils ont pu observer un enrichissement en DOC six fois supérieur dans la glace comparé à la colonne d'eau et ont déterminé que cette forte accumulation pouvait être attribuée à la production *in situ* de DOM par les microalgues de glace. Au sein de la glace de mer, 40 % de la DOM est composée d'EPS produites par les diatomées constituant une ressource nutritive riche en sucres telles que les monosaccharides (Underwood et al. 2013, Aslam et al. 2018). Ces EPS servent également de cryoprotectants aux microorganismes vivant dans la glace (Collins et al. 2010).

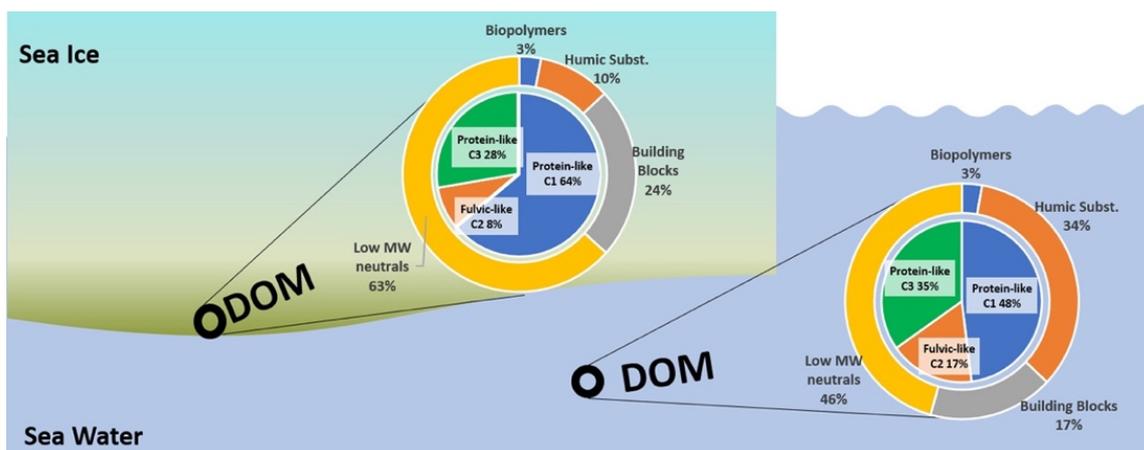


Figure 10 : Composition de la DOM au sein de la banquise ainsi que dans l'eau de mer sous-jacente. Une partie importante de la DOM au sein de la glace provient de la production primaire. Source : Retelletti Brogi et al. 2018

4. Couplage phytoplancton-bactéries

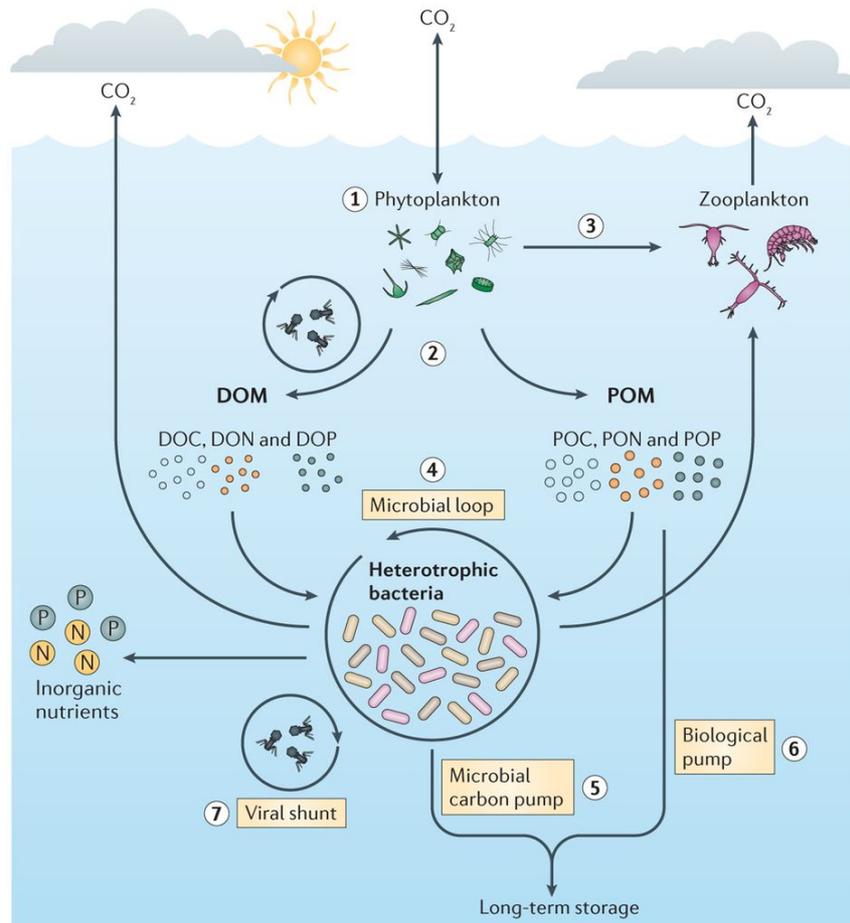
Lors d'un bloom phytoplanctonique, les changements de composition au sein du compartiment phytoplanctonique modifient fortement la production, la respiration et la composition des communautés bactériennes (Camarena-Gomez et al. 2018). De fortes corrélations existent entre la production bactérienne (BP) et la concentration en chlorophylle *a* en milieu polaire (Garneau et al. 2008).

La partie labile de la DOM produite par le phytoplancton est assimilée par les bactéries pour être soit respirée, soit transformée en biomasse potentiellement transférable aux niveaux trophiques supérieurs à travers un processus nommé « microbial loop » (Fig. 11) (Azam et al. 1983). Une autre partie de la DOM transformée par le compartiment microbien est libérée dans le milieu et contribue au stock de DOM réfractaire, à travers un processus appelé « Microbial Carbon Pump » (Jiao et al. 2011). Cette DOM réfractaire sera ensuite transférée dans les profondeurs de l'océan. Les bactéries jouent donc un rôle clef dans le recyclage de la DOM produite par le phytoplancton et participent de manière substantielle au flux de carbone (Kirchman et al. 2009, Klindworth et al. 2014).

La qualité et la quantité de la DOM produite par le phytoplancton impactent fortement les communautés microbiennes. L'association étroite entre les producteurs primaires et les bactéries hétérotrophes a été décrite depuis plusieurs décennies (Cole et al. 1982, Baines & Pace 1991). La DOM produite par le phytoplancton conduit à différentes niches écologiques pour les bactéries et entraîne des changements dans les taux de croissance bactériens. De nombreuses études ont pu démontrer que la DOM phytoplanctonique pouvait augmenter la croissance et la production bactérienne mais aussi impacter la diversité et la composition de la communauté bactérienne (Piontek et al. 2014, Landa et al. 2016, Luria et al. 2017, Tada et al. 2017).

Dans l'océan Arctique, environ 30 % de la DOM produite par le phytoplancton est disponible pour l'assimilation bactérienne (Paulsen et al. 2017). Avec le réchauffement climatique, la proportion de DOM excrétée par le phytoplancton pourrait augmenter en raison de facteurs stressants tels qu'une augmentation de température, une intensité lumineuse plus forte ou une limitation en nutriments (Thornton 2014). Une telle augmentation engendrerait des effets sur les communautés bactériennes mais également sur le fonctionnement de l'écosystème arctique *via* l'augmentation de carbone passant à travers la boucle microbienne.

Il est donc important de déterminer quelles sont les relations existantes entre le phytoplancton, la DOM et les communautés bactériennes et de déterminer comment ces dernières répondraient à un changement dans la composition de la communauté phytoplanctonique.



Nature Reviews | Microbiology

Figure 11 : Transformation bactérienne de la matière organique dissoute produite par le phytoplancton. Illustration de la boucle microbienne et de la pompe à carbone. Source : Buchan et al. 2014

Différentes études conduites en microcosme en milieux tempérés et polaires ont pu montrer qu'en fonction de la provenance de la DOM phytoplanctonique, les communautés microbiennes ne réagissaient pas de la même manière. Certaines études ont montré que si la DOM provenait de taxa phytoplanctoniques différents, la composition de la communauté bactérienne évoluait différemment (Luria et al. 2017, Tada et al. 2017). En revanche, d'autres études n'ont observé aucune différence dans la composition de la communauté bactérienne après ajout de DOM provenant de différentes espèces de phytoplancton (Becker et al. 2014,

Landa et al. 2014). L'impact de la DOM provenant de différentes espèces phytoplanctoniques sur la composition des communautés microbiennes reste donc encore incertain à ce jour.

Une diminution de la diversité et de la richesse bactérienne est souvent corrélée au développement du bloom phytoplanctonique (Luria et al. 2016, Wilson et al. 2017). Cette diminution est souvent accompagnée de changements dans la composition de la communauté microbienne au cours du bloom phytoplanctonique en milieu polaire (Sapp et al. 2007, Luria et al. 2016, Wilson et al. 2017) mais aussi de changements dans leur diversité fonctionnelle (Grzymski et al. 2012, Williams et al. 2012, Yergeau et al. 2017). Des changements de composition au sein des communautés phytoplanctoniques induits par les changements climatiques pourraient donc impacter les communautés microbiennes mais aussi les flux de carbone.

5. Dynamique et composition des communautés microbiennes

Le compartiment bactérien joue un rôle important dans les différents cycles biogéochimiques comme le cycle du carbone. En considérant cela et compte tenu de la divergence de métabolisme et de physiologie entre les taxons bactériens, il est important de comprendre leur succession saisonnière ainsi que leurs conséquences. La forte variabilité saisonnière des conditions environnementales en milieux polaires (Arctique et Antarctique) entraîne des différences prononcées entre l'été et l'hiver dans les caractéristiques et la composition de la communauté bactérienne (Bactéries et Archées). Les modèles de successions saisonnières prononcées du compartiment bactérien sont déterminés par de nombreux facteurs physico-chimiques tels que la lumière, la température, la disponibilité en nutriments mais également par des interactions biologiques (échanges de molécules, lyse virale, broutage).

5.1. Au sein de la banquise

La colonisation bactérienne de la glace est habituellement initiée passivement par des processus physiques, tels que la concentration en cellules pendant la formation de la banquise

ou le dépôt de cellules dans la neige. Les micro-organismes qui prospèrent dans cet habitat sont communément appelés psychrophiles. De même que pour les micro-algues de glace, les bactéries de glace sont capables de libérer des EPS leur permettant de résister au froid (rôle des molécules antigels) et aux concentrations élevées de sel (rôle de molécules tampons) (Krembs et al. 2002, Deming 2010, Aslam et al. 2012).

Malgré les variations extrêmes des paramètres physico-chimiques au sein de la glace, une activité bactérienne est retrouvée tout au long de l'année. En hiver, les saumures maintiennent la phase liquide habitable dans la glace de surface froide (Junge et al. 2001, Deming & Eicken 2007, Ewert & Deming 2013, 2014) et l'eau sous la banquise réchauffe continuellement la glace basale. Au printemps-été, lors du bloom de micro-algues, un bloom bactérien apparaît également dans la portion inférieure de la glace ainsi qu'à l'interface glace-eau (Fig. 12) (Boetius et al. 2015).

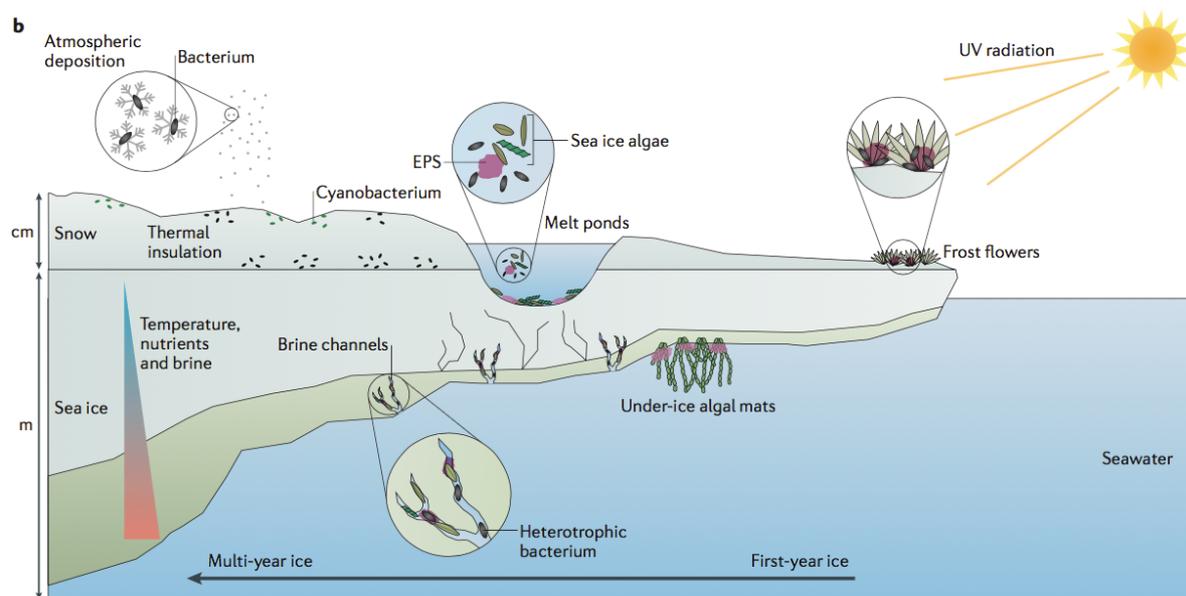


Figure 12 : Processus microbiens au sein de la neige et de la glace. Les bactéries hétérotrophes sont capables d'habiter dans toutes les dimensions de la neige et de la glace, incluant la fine banquise annuelle, l'épaisse banquise pluriannuelle, les mares de fonte et les fleurs de glace. Une forte concentration de bactéries hétérotrophes est retrouvée sur le fond de la banquise où une forte agrégation de microalgues est présente colorant le fond de la banquise d'une couleur marron. Source : Boetius et al. 2015

En printemps-été, la BP et la BR au sein de la glace augmentent tout au long de la saison avec des valeurs respectivement 22 fois et 10 fois supérieures à celles retrouvées à l'interface glace-eau (Nguyen & Maranger 2011). Ces valeurs sont comprises entre 0.2 et $18.3 \mu\text{gC L}^{-1}\text{d}^{-1}$

pour la BP et entre 2.39 et 22.5 $\mu\text{gC L}^{-1} \text{d}^{-1}$ pour la BR au sein de la banquise au cours du printemps-été 2008 dans l'Arctique canadien (Nguyen & Maranger 2011).

La diversité phylogénétique et la richesse de la communauté microbienne de glace sont corrélées avec la température et la salinité (Torstensson et al. 2015, Yergeau et al. 2017). Les communautés bactériennes présentes dans la banquise sont dominées par des bactéries hétérotrophes appartenant aux classes des Flavobacteria et des Gamma-proteobacteria, avec une contribution moins importante des Alpha-proteobacteria, des Verrucomicrobia et des Bacilli (Boetius et al. 2015). Parmi les Flavobacteria, les genres dominants retrouvés au sein de la glace sont les *Polaribacter*, les *Psychrobacter*, les *Psychroflexus* et les *Flavobacterium*. En ce qui concerne les Gamma-proteobacteria, ce sont les *Glaciecola* et les *Colwellia* qui dominent (Bowman et al. 2012).

Des études ont été menées afin de décrire la composition des communautés bactériennes au sein de la banquise que ce soit dans la glace saisonnière ou dans la glace pluriannuelle (Bowman et al. 2012, Stecher et al. 2016, Yergeau et al. 2017), mais aucune n'a décrit la dynamique temporelle de ces communautés bactériennes. Un bloom de micro-algues de glace ayant été observé dans les couches basales de la glace lors de la transition hiver-printemps, il est donc très intéressant d'étudier la communauté bactérienne lors de cette période afin d'explorer les possibles interactions entre ces deux compartiments au sein de la glace.

5.2. Au sein de la colonne d'eau

De nombreuses campagnes ont été conduites dans l'océan Arctique durant lesquelles des mesures de production bactérienne ont pu être réalisées (Fig. 13). Un récapitulatif de ces mesures est présenté dans le tableau 1. Ces valeurs sont extrêmement variables d'une saison à l'autre, d'une région à l'autre et en fonction de la localisation du lieu d'échantillonnage (au niveau de la côte, au large ou encore proche d'une embouchure de fleuve). Parmi ces campagnes océanographiques, peu ont également mesuré la respiration bactérienne et ces mesures n'ont pas toujours été faites par les mêmes méthodes et sur les mêmes fractions de taille, rendant difficiles leur comparaison. Au vu de ces larges variations dans les mesures de

production et de respiration bactérienne, il est encore très difficile de modéliser l'activité bactérienne en Arctique et de prédire comment celle-ci évoluerait avec les changements climatiques.



Figure 13 : Lieux dans l’océan Arctique où des mesures de production bactérienne ont été réalisées.

Tableau 1 : Résumé de la production bactérienne (BP) mesurée dans différentes régions de l’océan Arctique lors de campagnes océanographiques.

Référence	Région d'étude	Date	BP (min-max) $\mu\text{gC m}^{-3} \text{d}^{-1}$
Piontek et al. 2014	Détroit de Fram	juin-jull 2011	348-1453
Ortega-Retuerta et al. 2012	Plateau de Mackenzie et Mer de Beaufort	août 2009	897 (8.8-7078)
Nguyen et al. 2012	Golfe d’Amundsen (Mer de Beaufort)	nov-jull 2007-2008	146 (0-2680)
Garneau et al. 2009	Rivière Mackenzie et Mer de Beaufort	juin-jull 2004	820 (220-2250)
Galand et al. 2009	Rivière et lac de Mackenzie et mer de Beaufort	Juin 2004	Mer de Beaufort : 209 ± 41
Garneau et al. 2008	Baie de Franklin (Mer de Beaufort)	nov / août 2003-2004	6.6-163
Garneau et al. 2006	Plateau de Mackenzie et Mer de Beaufort	sept-oct 2002	48 (12-112)
Meon & Amon 2004	Rivières Ob et Yenisei et Mer de Kara	août-sept 2001	Estuaire : 5800 Mer de Kara : 2400
Cota et al. 1996	Mer des Tchouktches	août 1993	Côte : 115 Large : 146
Steward et al. 1996	Mer des Tchouktches et de Béring	août-sept 1992	150-17000

En hiver, lorsque la nuit complète empêche la présence d'activité photosynthétique, les communautés bactériennes au sein de la colonne d'eau présentent une diversité phylogénétique et fonctionnelle beaucoup plus importante qu'en été (Grzymiski et al. 2012, Williams et al. 2012, Luria et al. 2016, Wilson et al. 2017). Au cours de cette période, l'importance des processus chimiolithoautotrophes augmente (Grzymiski et al. 2012, Williams et al. 2012, Wilson et al. 2017). Les Archées, capables d'oxyder l'ammonium, peuvent représenter jusqu'à 16 % de l'abondance des procaryotes et 30 % des métagénomiques dans les eaux de surfaces hivernales (Alonso-Sáez et al. 2008, Williams et al. 2012). L'abondance des Thaumarchaeota (Archaea) et des SAR202 (Chloroflexi-type) chimiolithotrophes prolifèrent au cours des mois sombres d'hiver (Wilson et al. 2017).

En Arctique, la communauté bactérienne est principalement dominée par les Bacteroidetes, les Gamma- et les Alpha-proteobacteria (Galand et al. 2008, Wilson et al. 2017). De fortes proportions de SAR11 (Alpha-proteobacteria) et de *Polaribacter* (Flavobacteria, Bacteroidetes) sont couramment retrouvées dans les eaux arctique (Galand et al. 2008, Yergeau et al. 2017, Wilson et al. 2017). Lors de la fonte de la banquise et du développement du bloom phytoplanctonique, des changements importants dans la composition des communautés bactériennes s'effectuent. En conséquence, de nombreuses populations d'Alpha-proteobacteria, de Gamma-proteobacteria et de Bacteroidetes affichent de fortes variations saisonnières dans les régions polaires (Alonso-Sáez et al. 2008, Ghiglione & Murray 2012, Williams et al. 2012, Luria et al. 2016). Lors de la transition hiver-été, certains clades des Gamma-proteobacteria, tels que les Oceanospirillales et les Flavobacteriaceae (Flavobacteriia, Bacteroidetes) augmentent considérablement leur abondance relative (Luria et al. 2016, Wilson et al. 2017), mais également leur proportion dans les métagénomiques (Williams et al. 2012). Ces taxa pourraient donc jouer un rôle important dans le devenir de la DOM produite par le phytoplancton et donc dans le cycle du carbone.

6. Le projet GREEN EDGE

Dans le contexte du changement climatique, une augmentation de la biomasse phytoplanctonique est attendue lors du retrait de la glace. Cependant, son impact n'est pas encore connu. Cette augmentation de biomasse phytoplanctonique soutiendra-t-elle une

production secondaire plus importante et plus de transfert vers les compartiments pélagiques ? Ou bien cette biomasse sédimentera-t-elle rapidement en soutenant la vie benthique, ou améliorera-t-elle la séquestration du carbone dans les sédiments ?

C'est dans ce contexte de changements environnementaux que prend place le projet international et pluridisciplinaire « Green Edge : Phytoplankton spring bloom in the Arctic Ocean : past, present and future response to climate variations, and impact on carbon fluxes and the marine food web » (<http://www.greenedgeproject.info/>).

Les couplages-découplages temporels entre le bloom phytoplanctonique printanier et les cycles de vie des producteurs secondaires est la clé de l'efficacité du transfert d'énergie à travers la chaîne alimentaire. Green Edge a pour but de mieux comprendre la phénologie du bloom phytoplanctonique printanier ainsi que son rôle dans l'océan Arctique de demain. De façon plus spécifique, ce projet vise à : (1) comprendre les processus physiques, chimiques et biologiques clefs qui gouvernent le bloom phytoplanctonique printanier, (2) identifier les espèces clefs impliquées dans le bloom, et (3) prédire le devenir du bloom phytoplanctonique printanier et les transferts de carbone associés à travers le réseau trophique et vers les sédiments au cours des prochaines décennies.

Le projet Green Edge a pris place dans la mer de Baffin. Celle-ci est située dans le cercle polaire arctique entourée par les côtes du Groenland à l'est et par celle du Canada à l'ouest. Ce bassin fait environ 500 km de largeur sur 1 200 km de longueur. La mer de Baffin présente une circulation cyclonique particulière (Rudels 2011). Les eaux froides arctiques entrent en mer de Baffin par trois passages au nord et descendent vers le sud le long des côtes canadiennes. Au niveau du détroit de Davis, en surface, dans les 200 premiers mètres de profondeur, des eaux arctiques provenant du détroit de Fram et ayant longé les côtes est du Groenland, remontent en mer de Baffin en longeant la côte ouest de Groenland. Ces eaux sont accompagnées en profondeur, à plus de 200 m, par les eaux atlantiques plus chaudes (Fig. 14).

Les eaux à l'est de la mer de Baffin, au niveau du plateau groenlandais, ont généralement une concentration en nutriments plus faible que celles se trouvant à l'ouest (Tremblay et al. 2012). Les eaux du côté du Groenland sont également plus chaudes que celles du côté du

Canada. Ces différences ajoutées à la circulation cyclonique, dirigent la dynamique de la banquise en mer de Baffin. En hiver la banquise recouvre entièrement la mer, puis, lorsque les températures augmentent, la fonte débute par le sud-est. La banquise se retire ensuite petit à petit vers le nord-ouest (Fig. 15).

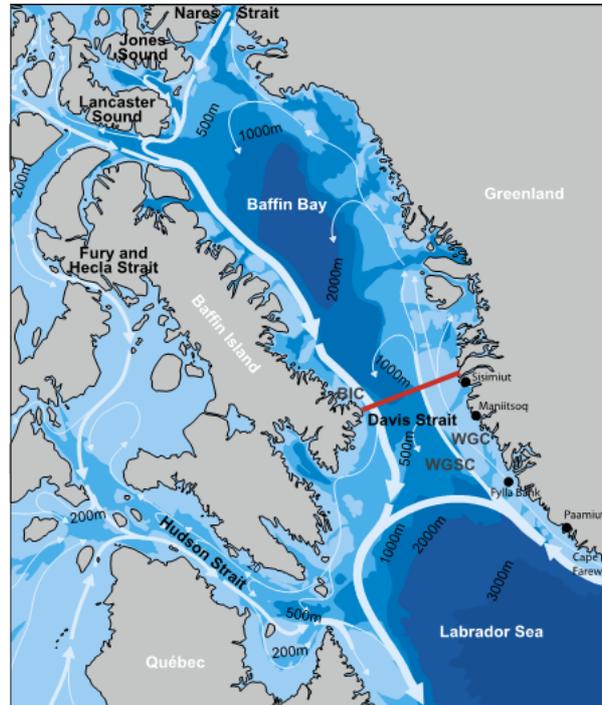


Figure 14 : Circulation cyclonique océanique en mer de Baffin (Baffin Bay). En rouge, le détroit de Davis. Source : Curry et al. 2011.

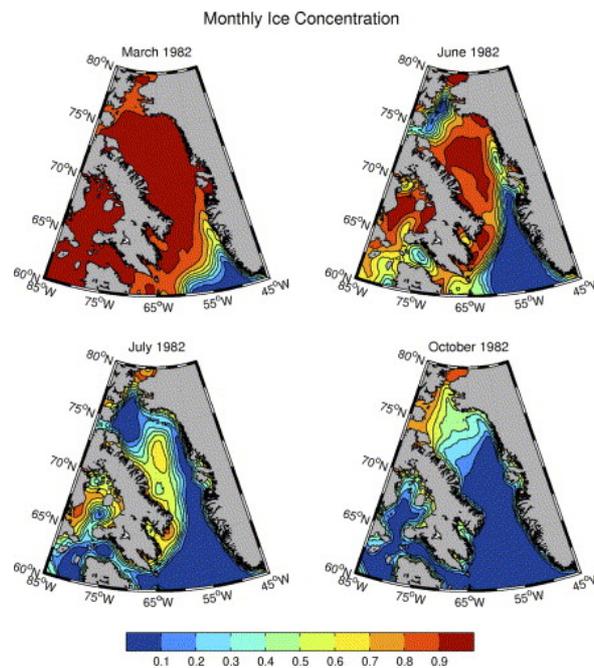


Figure 15 : Concentrations en glace de la banquise pour les mois de mars, juin, juillet et octobre 1982 en mer de Baffin. Source : Tang et al. 2004.

Etat de l'art

Afin de mieux comprendre la dynamique du bloom phytoplanctonique lors du retrait de la banquise, trois campagnes ont été réalisées dans le cadre du projet Green Edge. Deux ont été réalisées à un point fixe, dans un camp de glace. La première s'est déroulée de mi-mars à mi-juillet 2015 et la seconde du 20 avril au 27 juillet 2016. Le camp de glace était situé près du village inuit de Qikiqtarjuaq (Nunavut, Canada) aux coordonnées 67°28,784'N, 063°47,372'W (Fig. 16). La troisième campagne a été réalisée à bord du brise-glace canadien NGCC Amundsen dans la baie de Baffin du 3 juin au 15 juillet 2016. Dans le cadre de cette thèse, seules les campagnes de 2016 ont été étudiées.

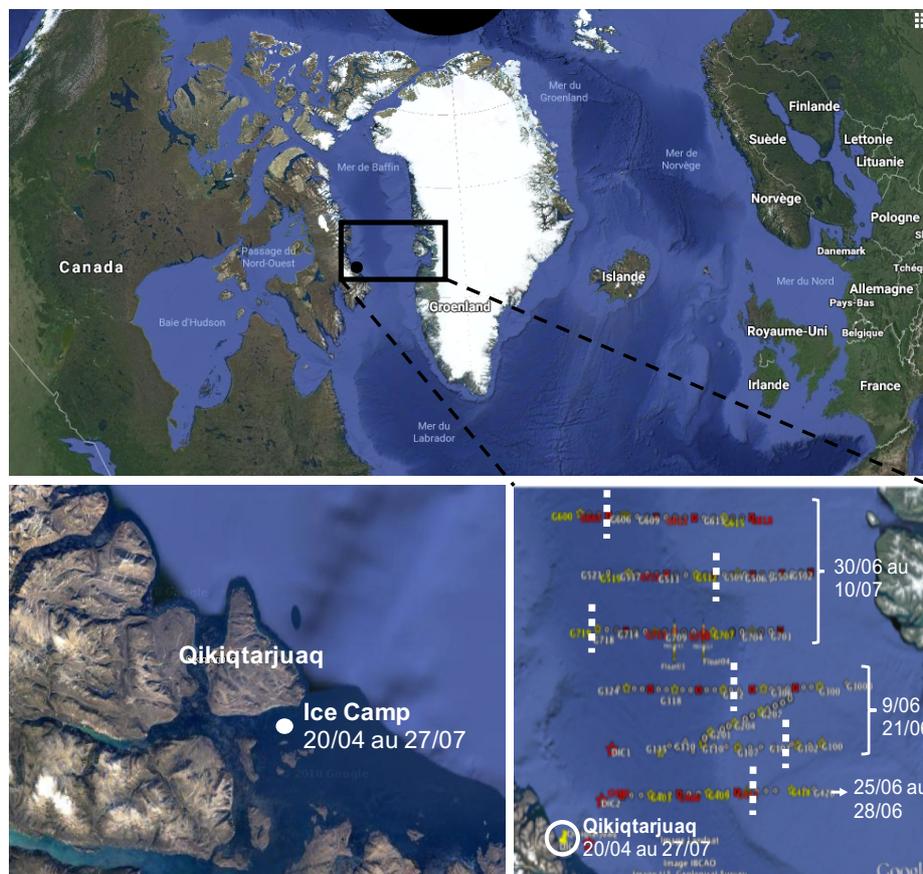


Figure 16 : Localisation de la campagne Green Edge à bord de l'Amundsen et localisation du camp de glace

Le travail d'échantillonnage au camp de glace a débuté dans des conditions complètement couvertes de glace et de neige, puis dans des conditions de fonte de neige et de création de mares de fonte, et se terminant avec une station à la lisière des glaces, dans des eaux quasi-ouvertes avec la présence d'icebergs. La campagne de 2016 s'est étendue sur une période de 109 jours (37 jours échantillonnés), avec la mesure de 70 variables physiques, chimiques et biologiques dans la banquise et la colonne d'eau (Fig. 17).

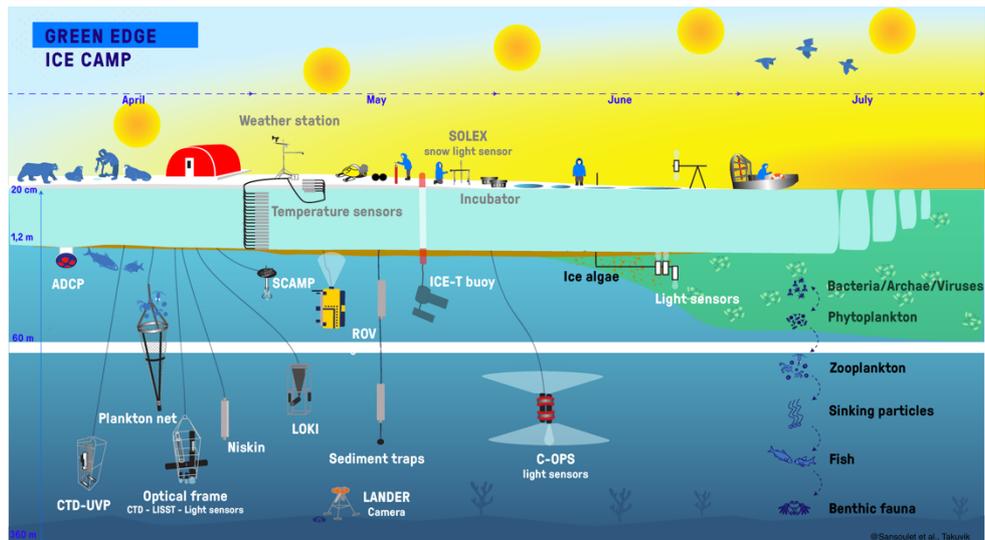


Figure 17 : Schéma récapitulant toutes les opérations effectuées lors du camp de glace. Crédit : Sansoulet et al Takuvik/GreenEdge

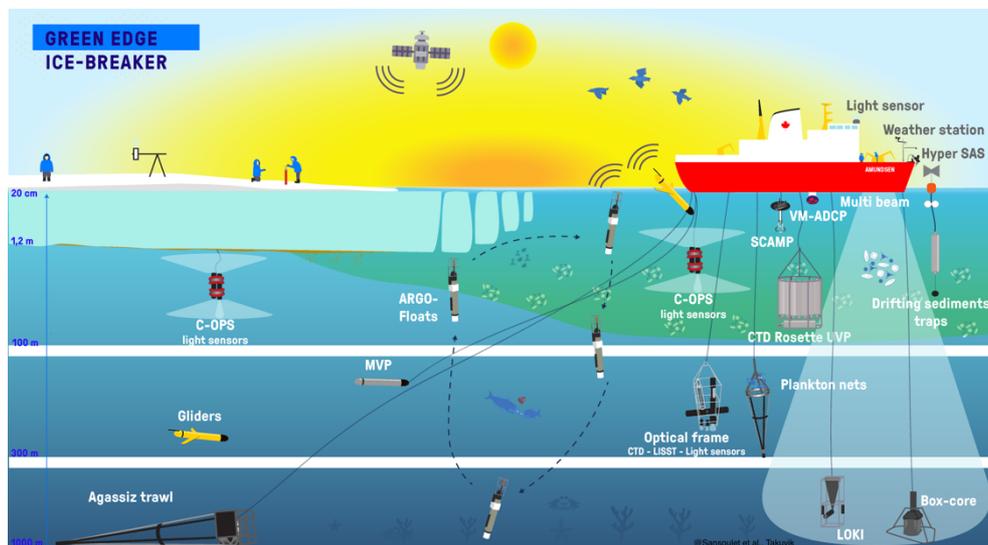


Figure 18 : Schéma récapitulant toutes les opérations effectuées lors de la campagne à bord du brise-glace canadien l'Amundsen en mer de Baffin. Crédit : Sansoulet et al. Takuvik/GreenEdge

Au cours de la campagne à bord de l'Amundsen d'une durée de 33 jours, 158 stations ont été échantillonnées. Cette campagne a consisté à traverser perpendiculairement la zone marginale de glace autant de fois que possible. Cela a résulté à un total de 7 transects (Fig. 16). Pour chaque transect, des stations complètes en eau libre, des stations complètes en zone de marge et des stations complètes de glaces ont été prélevées. Les stations étaient espacées de 6 milles marins (~11 km) l'une de l'autre afin d'obtenir une résolution spatiale élevée. Entre chaque station complète, une succession de stations moins détaillées a été étudiée sur un nombre de paramètres réduits. De nombreux prélèvements ont été effectués à bord du brise-

glace mais également sur la banquise quand celle-ci était présente et lorsque son état le permettait. Des plateformes autonomes (planeurs et flotteurs bio-Argo) ont également été déployées au cours de cette campagne. Un récapitulatif des différentes opérations se trouve Figure 18.

7. Objectifs de la thèse et organisation du manuscrit

Comme nous l'avons vu au travers de l'état de l'art, la période de développement du bloom phytoplanctonique printanier est encore mal décrite et mal comprise et ce, particulièrement en ce qui concerne la réponse de la communauté bactérienne à ce bloom phytoplanctonique. Cette thèse s'inscrit donc dans le projet Green Edge avec pour objectif la description de la dynamique des communautés bactériennes, que ce soit au niveau de leur diversité ou de leur activité, tout au long du bloom phytoplanctonique printanier. Les objectifs sont de mieux identifier les acteurs bactériens du recyclage de la DOM issues du bloom phytoplanctonique et permettre de prédire quelles pourraient être les conséquences de changements de composition de la communauté phytoplanctonique sur les communautés bactériennes dans l'océan Arctique. Pour cela, une approche *in situ* et des expériences de biodégradation de DOM ont été réalisées.

Les différents chapitres de cette thèse ont comme objectif commun d'apporter de nouvelles connaissances sur la dynamique des communautés microbiennes au cours du bloom phytoplanctonique en Arctique. Pour cela, plusieurs questions ont été posées :

- Comment évoluent temporellement les communautés bactériennes de la glace et de la colonne d'eau tout au long de la période du bloom phytoplanctonique printanier ? (Chapitre 1)
- Comment évoluent spatialement les communautés bactériennes le long de transects longitudinaux entre la zone couverte de glace, la zone marginale et l'eau libre de glace durant la période de retrait de la banquise et le développement du bloom phytoplanctonique ? (Chapitre 2)

Etat de l'art

- Quels sont les effets liés à l'ajout de DOM issue de la glace et de celle produite par différentes espèces de microalgues arctiques sur des communautés bactériennes ? (Chapitre 3)
- Existe-t-il des liens entre la diversité phylogénétique de souches bactériennes arctiques et leur potentiel à dégrader la DOM produite par différentes espèces de microalgues arctiques ? (Chapitre 4)

Chaque chapitre est introduit par un résumé du contexte de l'étude au sein de la thèse, des précisions concernant ma participation à l'étude et des collaborations établies dans le cadre du travail réalisé. Les chapitres 1, 2 et 4 sont écrits en français. Le chapitre 3, rédigé en anglais, correspond à un article accepté dans le journal « Aquatic Microbial Ecology » (AME).

Chapitre I : Dynamique temporelle des communautés bactériennes lors de la fonte de la banquise et du développement du bloom phytoplanctonique dans l'océan Arctique



Crédits : Pierre Coupel

Prologue

Dans ce premier chapitre, nous avons étudié la dynamique temporelle des communautés bactériennes de glace et de la colonne d'eau en réponse à la fonte de la banquise et au développement du bloom phytoplanctonique. Pour cela, nous avons suivis l'évolution de la production bactérienne au cours du temps mais également les changements de la composition de la communauté bactérienne.

Ce chapitre utilise des données provenant du camp de glace récoltées par différents membres du projet Green Edge. Le représentant du LOMIC était Fabien Joux. Il est allé sur le camp de glace et a participé aux échantillonnages. De retour au laboratoire, l'extraction ADN et ARN pour l'étude de la diversité a été faite par Lucas Tisserand (étudiant Master 2, LOMIC) et Catherine Ribeiro (chercheuse post-doc, Station Biologique de Roscoff). J'avais préalablement formé Lucas Tisserand pour les extractions. Nous avons ensuite réalisé les PCR ensemble. Je l'ai ensuite encadré lors du nettoyage et du traitement des données ainsi que pour l'écriture de son rapport de Master 2 concernant ce chapitre. J'ai ensuite continué l'analyse des résultats qu'il n'avait pas eu le temps de traiter.

Ce chapitre a fait l'objet d'un poster que j'ai présenté à ISME17 en août 2018 : « How do phytoplankton spring blooms reshape the bacterial community composition in the Arctic Ocean ? » - Laëtizia Dadaglio, Lucas Tisserand, Ingrid Obernosterer, Fabien Joux. J'ai obtenu le « ISME student poster award » pour cette présentation (Annexe 2).

Résumé

Le réchauffement climatique a conduit à une accélération du déclin de la banquise en Arctique depuis 2001, avec pour conséquences un allongement de la période d'eau libre et une augmentation de la production primaire. La réponse des communautés bactériennes à ces modifications environnementales et à l'intensification attendue du bloom phytoplanctonique est encore peu décrite. Dans cette étude, nous avons analysé l'évolution temporelle (du 20 avril au 27 juillet 2016) des communautés bactériennes (incluant également les Archaea) présentes dans la colonne d'eau et les premiers centimètres de banquise dans l'Arctique canadien. Le déclenchement du bloom phytoplanctonique sous la banquise, puis dans la colonne d'eau, est associé à une réponse rapide de la communauté bactérienne de par l'augmentation de leur biomasse et de leur activité. Nos résultats montrent une différence significative entre les communautés bactériennes de l'eau de mer et celles de la glace pendant toute la durée de l'échantillonnage. La composition des communautés bactériennes (BCC) libres de ces deux environnements diffère significativement de celles attachées à des particules. Enfin, les changements de la BCC active (ARN) sont similaires à ceux de la BCC totale (ADN). L'évolution de la BCC dans la colonne d'eau est accompagnée par une diminution de la diversité tout au long de la période de fonte de la banquise en lien avec l'augmentation de *Chl α* et la reprise d'activité des bactéries. La communauté bactérienne, initialement dominée par les Gamma- et les Alpha-proteobacteria, évolue vers une communauté dominée par les Flavobacteria. Ce dernier groupe est fortement représenté par une unité taxonomique opérationnelle (OTU) assignée à *Polaribacter* représentant près de 25 % de la communauté totale en pleine période de bloom. Compte tenu de la forte réactivité du compartiment bactérien aux modifications environnementales en Arctique, tout changement dans la dynamique du bloom et de la banquise résultant du réchauffement climatique accéléré aura vraisemblablement des répercussions majeures sur les communautés bactériennes ainsi que sur les flux de carbone.

Mots clefs : Océan Arctique ; Fonte de la banquise ; Bloom phytoplanctonique ; Diversité bactérienne ; Succession bactérienne.

1. Introduction

Les régions polaires sont très sensibles aux changements environnementaux. La région arctique se réchauffe trois fois plus vite comparativement à la moyenne globale de la planète (Overland et al. 2017). L'étendue et l'épaisseur de la banquise décroît progressivement de près de 10 % par an (Comiso et al. 2008, Comiso 2011). Un allongement de la période de fonte en été a également été observé, accompagné d'une diminution de la surface de la banquise pluriannuelle et d'une augmentation de la banquise saisonnière (Markus et al. 2009, Comiso 2011). Une des conséquences de ces différentes modifications est l'exposition de l'océan Arctique à des niveaux de radiations solaires de plus en plus importants (Perovich et al. 2007) avec des effets sur l'activité photosynthétique du phytoplancton, conduisant à un bloom printanier apparaissant plus tôt dans l'année, de manière plus durable et plus intense (Arrigo et al. 2008, Palmer et al. 2014, Arrigo & van Dijken 2015). Ces différentes modifications impactent donc radicalement la production primaire (Arrigo et al. 2008) avec des effets possibles sur tous les niveaux trophiques de l'environnement arctique.

Lors du bloom, le phytoplancton excrète de la matière organique dissoute (DOM) biodisponible pour le compartiment bactérien (Thornton 2014, Paulsen et al. 2017). Des modifications au sein de la communauté phytoplanctonique telles qu'attendues avec le réchauffement climatique peuvent jouer sur la composition de la DOM et sur sa biodisponibilité pour les bactéries. Les bactéries jouant un rôle clef dans les flux de carbone au travers de leur activité de respiration et du transfert potentiel de la biomasse bactérienne carbonée vers des maillons trophiques supérieurs (Kirchman et al. 2009), il est possible que des changements au sein de la communauté phytoplanctonique impactent ces processus bactériens.

Dans l'océan Arctique, le bloom phytoplanctonique apparaît lors de la diminution de l'épaisseur de la glace de mer sous la banquise et s'enfonce ensuite dans la colonne d'eau au fur et à mesure que la banquise s'affine et se retire (Arrigo & van Dijken 2011, Arrigo et al. 2012, 2014, Lowry et al. 2014). De nombreuses études en Arctique ont suivi l'évolution du compartiment bactérien au cours de l'année ainsi qu'au cours du bloom phytoplanctonique démontrant une succession temporelle dans la diversité et la composition des communautés bactériennes (Stecher et al. 2016, Wilson et al. 2017, Yergeau et al. 2017, Rapp et al. 2018). En revanche, aucune n'a décrit la dynamique temporelle des communautés bactériennes de

glace et de l'eau de mer de manière simultanée en réponse au bloom printanier. A notre connaissance, l'étude fine des communautés totales et actives ainsi que des fractions de bactéries libres et attachées aux particules n'ont jamais été réalisées dans une même étude. Dans cette étude, nous avons donc analysé l'évolution de la communauté bactérienne dans la colonne d'eau ainsi que celle présente à la base de la banquise. En effet, au sein de celle-ci, un développement de microalgues a également été observé en printemps-été avec l'apparition d'une coloration brune de la glace sur les premiers centimètres en contact avec la colonne d'eau (Boetius et al. 2015). Afin de décrire ces évolutions, nous avons analysé les séquences 16S ARNr représentant la communauté bactérienne (bactéries et archées) totale incluant les groupes dormants et inactifs (Blagodatskaya & Kuzyakov 2008) mais aussi les communautés basées sur les séquences ARN représentant la communauté dite active. De plus, afin d'avoir une vision globale du compartiment bactérien, en plus de la fraction libre, nous avons décidé de nous intéresser aux fractions des bactéries attachées aux particules. Effectivement, lors du bloom phytoplanctonique, des agrégats se créent et des communautés bactériennes particulières, souvent différentes de celles de la fraction libre, peuvent s'y attacher (Rapp et al. 2018).

2. Matériel et Méthodes

2.1. Site d'étude

Dans le cadre du projet Green Edge, un camp de glace a été établi au large des côtes de l'île de Baffin, proche de Qikiqtarjuaq (Nunavut) dans l'Arctique canadien (Fig. 1). Le site d'étude, qui se situe sur une mer marginale (fonds de 360 m), est recouvert par une couche de glace qui évolue de manière saisonnière. La période d'échantillonnage se déroula du 20 avril (jour Julien 111) au 27 juillet 2016 (jour Julien 209). Afin de prélever les échantillons d'eau de mer et afin de faire passer les différents instruments de mesure, un trou a été creusé dans la banquise sous une tente. Des profils CTD ont été effectués et les prélèvements d'eau ont été réalisés à l'aide de bouteilles Niskin. Les échantillons de glace ont quant à eux été prélevés autour de cette tente à l'aide d'une tarière.

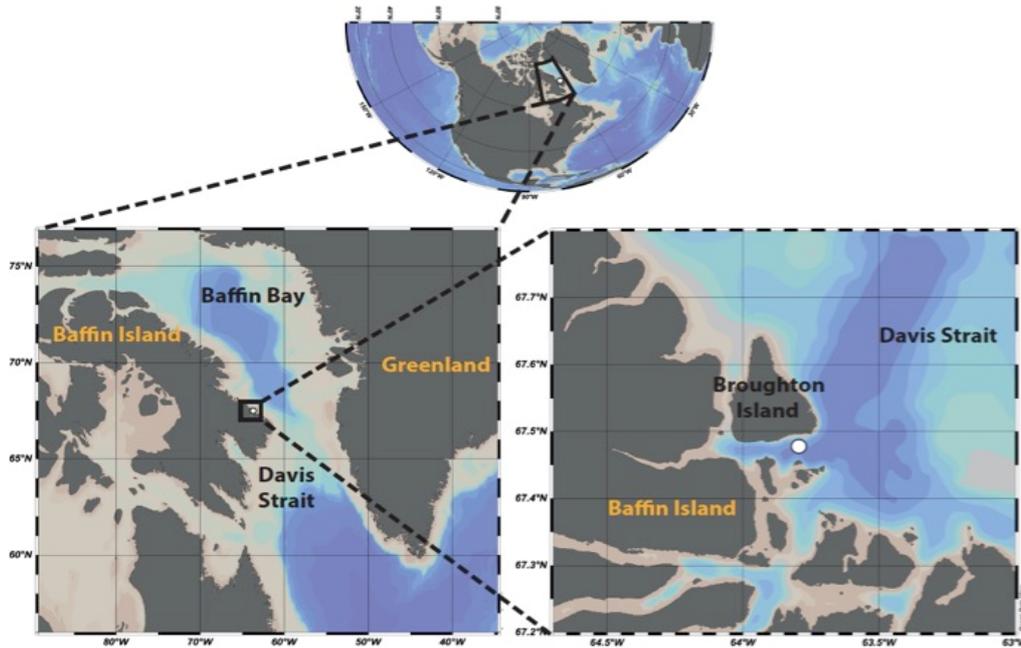


Figure 1 : Localisation du camp de glace de Qikiqtarjuaq ($67^{\circ}28', 784'N, 063^{\circ}47,372'W$)

2.2. Echantillonnage

Les paramètres environnementaux utilisés dans cette étude proviennent de la base de données de Green Edge accessible sur le site LEFE CYBER Database^{2.0} (www.obs-vlfr.fr/proof/php/GREENEDGE/greenedge.php). Ces paramètres ont été mesurés par les différents partenaires impliqués dans le projet Green Edge et sont résumés dans le tableau S1. Afin de représenter graphiquement les évolutions temporelles des principaux paramètres dans la colonne d'eau, les valeurs ont été traitées et interpolées à l'aide du logiciel Ocean Data View (ODV) v5.0.0 (Schlitzer, 2018) en utilisant la méthode de DIVA gridding (Troupin et al. 2012).

Afin d'étudier la dynamique de la diversité des bactéries et des archées (regroupées ensuite sous le terme unique de « bactéries » dans cette étude), des échantillons ont été prélevés à huit dates correspondant aux jours Julien 130, 144, 151, 158, 165, 172, 188 et 200. Ces échantillons (5 l) ont été prélevés dans la colonne d'eau à 4 profondeurs au moyen d'une bouteille Niskin : 1,5 m, 5 m, 10 m (ou 20 m pour les jours Julien 188 et 200) et 40 m (ou 60 m pour les jours Julien 188 et 200). Des échantillons ont également été prélevés sur les carottes de glace qui ont été découpées afin de récupérer la section 0-3 cm en contact avec la colonne d'eau et la section 3-10 cm. Les sections de glace ont été mises à fondre dans de l'eau de mer stérile à 4°C avant l'étape de filtration.

Les échantillons d'eau et de glace fondue ont été filtrés de manière séquentielle au moyen d'une pompe péristaltique sur des filtres polycarbonate (Millipore) de 20 et 3 μm puis sur une cartouche filtrante de 0,22 μm (Sterivex-GV, Millipore). Les filtres ont été placés dans des microtubes stériles dans lesquels 2 ml de RNA*later* (Qiagen) ont été ajoutés. Dans les cas des Sterivex, ce produit a été ajouté directement dans la cartouche filtrante. Les filtres et les Sterivex ont ensuite été conservés à -80°C jusqu'au moment de leur analyse.

2.3. Extraction ADN/ARN, synthèse de l'ADNc et séquençage

Dans un premier temps, le RNA*later* de chaque échantillon a été prélevé puis centrifugé (3 min, 14000 g) afin de récupérer les cellules potentiellement présentes dans celui-ci. Les cellules ont ensuite été remises dans l'échantillon correspondant. La co-extraction ADN/ARN a ensuite été réalisée à l'aide du kit AllPrep DNA/RNA (Qiagen) en suivant les instructions du fabricant avec une phase initiale de lyse comprenant une digestion par du lysozyme de 45 min à 37°C , et une digestion par de la protéinase K de 15 min à 55°C . Les échantillons ARN ont été purifiés lors de l'extraction avec une solution de DNase (Sigma) afin d'éliminer toute trace d'ADN. Les échantillons ARN ont ensuite été transcrits en ADNc à l'aide du kit SuperScriptTM IV First-Strand cDNA Synthesis Reaction (Invitrogen) en suivant les instructions du fabricant. La région hypervariable V4-V5 du gène bactérien 16S ARNr des échantillons ADN et ADNc a ensuite été amplifiée par PCR à l'aide du mix KAPA2G Fast HotStart ReadyMix (Sigma) en utilisant les amorces 515F-Y (5'-GTGYCAGCMGCCGCGTAA-3') et 926R (5'-CCGYCAATTYMTTTRAGTTT-3') de Parada et al. (2016). Les PCR ont été réalisées en triplicats, vérifiées par électrophorèse sur gel d'agarose, puis regroupées. Le séquençage MiSeq Illumina a ensuite été réalisé avec la chimie V3 en 2 x 250 pb par la plateforme GeT-PlaGe de Genotoul (Toulouse, France).

2.4. Analyses des séquences

Les séquences ADN et ADNc (que l'on nommera ensuite ADN et ARN respectivement) ont été combinées et traitées ensemble suivant le protocole de MiSeq SOP (Kozich et al. 2013) avec le logiciel Mothur version 1.39.5 (Schloss et al. 2009). Brièvement, les séquences inférieures à 300 pb et supérieures à 500 pb ont été supprimées. Les chimères ont ensuite été

détectées puis éliminées en utilisant l'algorithme VSEARCH (Rognes et al. 2016). Toutes les séquences ont ensuite été classifiées *via* la méthode de Wang (Wang et al. 2007) par comparaison avec la base de données taxonomique de SILVA version 128 (Glöckner et al. 2017). Les séquences inconnues et celles correspondant à des chloroplastes, à des mitochondries ou à des eucaryotes ont elles aussi été supprimées. Les Unités Taxonomique Opérationnelles (OTUs) ont été définies par regroupement de séquences ayant au moins 97 % de similarité. La qualité de séquençage a été déterminée à l'aide de contrôles négatifs et d'un contrôle positif constitué d'un mélange connu d'espèces bactériennes dit « MOCK » (20 Strain Even Mix Genomic Material ATCC® MSA-1002™). Ces contrôles ont ensuite été enlevés de l'analyse. Au vu des résultats de ces différents contrôles, seules les OTUs regroupant plus de 20 séquences ont été utilisées dans la suite de nos analyses. Une séquence représentative de chaque OTU a ensuite été sélectionnée puis assignée taxonomiquement par comparaison avec la classification préétablie de chaque séquence. Afin de limiter les biais de calcul entre échantillons, ceux comprenant moins de 1 000 séquences ont été enlevées des analyses.

2.5. Analyses des communautés bactériennes

Toutes les analyses statistiques ainsi que les différentes figures ont été réalisées à l'aide du logiciel R (<http://www.R-project.org/>). Les mesures de diversité alpha (Chao1 & Shannon) ont été calculées à partir du package phyloseq v1.24.0, puis une ANOVA a été réalisée afin de déterminer des différences significatives. Les données d'abondance des séquences ont été ensuite transformées en proportions relatives. Dans un premier temps, la composition de la communauté bactérienne a été visualisée à l'aide de NMDS (Non-metric multidimensional scaling) construites à partir de matrices de similarité calculées avec la distance de Bray-Curtis sur la communauté totale (ADN). Les différences de composition des communautés bactériennes en fonction des différentes fractions et des types d'échantillons (glace ou eau) ont été analysées *via* la fonction *adonis* (package *vegan*) qui permet de réaliser une analyse multivariée permutative de variance (PERMANOVA). Afin de déterminer si les communautés bactériennes totales (ADN) et actives (ARN) répondaient avec la même magnitude de changement au cours du bloom phytoplanctonique, nous avons réalisé une comparaison de ces différentes communautés à l'aide du test de Mantel uniquement sur la fraction libre (< 3 µm). Si un échantillon était présent dans un jeu de donnée (ADN ou ARN) et

ne l'était pas dans l'autre, il a été préalablement enlevé afin d'avoir exactement les mêmes échantillons dans chaque matrice de distance pour le test de Mantel. Afin de connaître les relations possibles des taxa avec différents paramètres, des tests de corrélations de Spearman ont été effectués.

3. Résultats

3.1. Contexte environnemental

L'épaisseur de la couverture de glace est variable jusqu'au jour Julien 170 puis diminue fortement signalant ainsi le début de la fonte (Fig. 2). Les paramètres mesurés au sein de la glace sont variables tout au long de la période d'échantillonnage (Fig. 2). Des concentrations plus élevées de chlorophylle a (Chl_a) sont mesurées entre les jours Julien 151 et 172 (malgré quelques valeurs plus faibles liées à l'hétérogénéité de distribution de la biomasse algale dans la glace), suivies d'une phase de nette diminution. Un pic de production primaire (PP) apparaît au jour Julien 165. Ces valeurs de Chl_a et de PP au sein de la glace sont nettement supérieures à celles retrouvées au sein de la colonne d'eau. En effet, les valeurs sont jusqu'à 160 et 200 fois supérieures pour la Chl_a et la PP respectivement. En ce qui concerne l'abondance bactérienne (BA), elle semble augmenter de manière continue jusqu'au jour Julien 165 puis diminuer fortement.

Avant la fonte de la banquise, les différents paramètres physico-chimiques de la colonne d'eau montrent des valeurs homogènes sur les 60 premiers mètres (Fig. 3). La diminution de l'épaisseur de la banquise s'accompagne en surface d'une diminution de la salinité et de l'augmentation de la température. A partir du jour Julien 180, une diminution nette des nutriments (NO_3^- , PO_4^{3-} et $Si(OH)_4$) est observable, correspondant à l'augmentation de la concentration de Chl_a . Le pic de Chl_a ($5,13 \text{ mg m}^{-3}$) se situe au jour Julien 197 à 20 m de profondeur alors que le pic de PP ($5,2 \text{ } \mu\text{mol C l}^{-1} \text{ j}^{-1}$) est mesuré en surface, plus tôt, au jour Julien 188. Le pic de production bactérienne (BP) quant à lui, est mesuré au même moment et au même endroit que celui de la PP. En revanche, le pic de la BA est mesuré le même jour que celui de la Chl_a mais est situé 10 m au-dessus. Les concentrations en carbone organique

Dynamique temporelle des communautés bactériennes lors de la fonte de la banquise et du développement du bloom phytoplanctonique dans l'océan Arctique

dissous (DOC) semblent fluctuer au cours du temps particulièrement en surface puis semblent augmenter à partir du jour Julien 200.

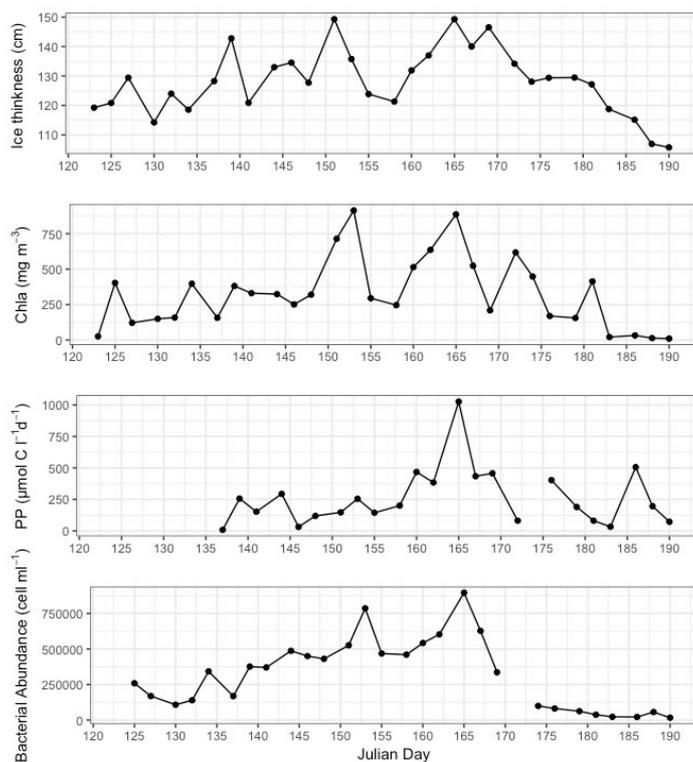


Figure 2 : Evolution de l'épaisseur de la glace ainsi que des paramètres biologiques au sein de celle-ci au niveau du camp de glace de Qikiqtarjuaq ($67^{\circ}28,784'N$, $063^{\circ}47,372'W$) du 20 avril (jour Julien 111) au 27 juillet 2016 (jour Julien 209). Chla : chlorophylle a ; PP : production primaire.

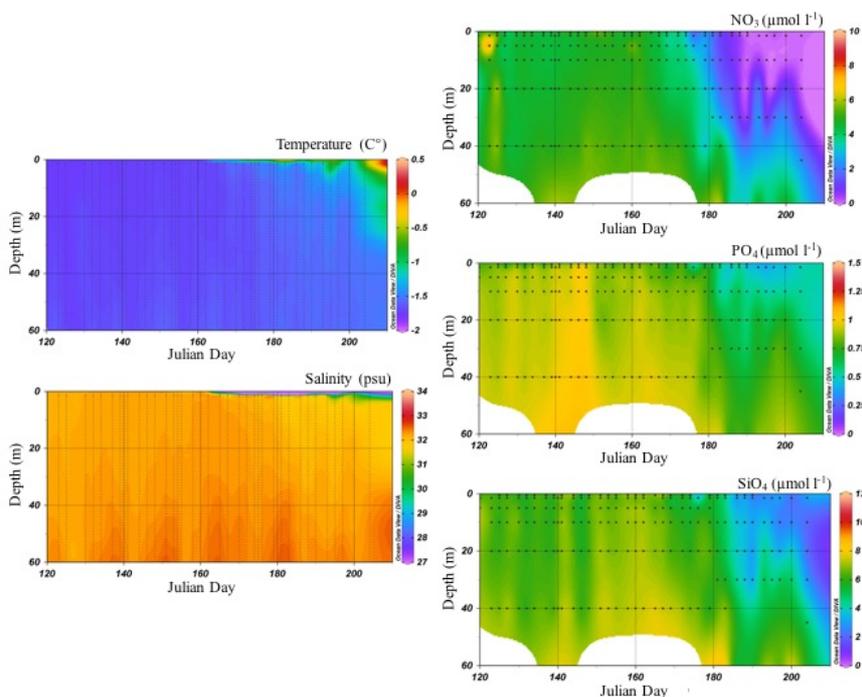


Figure 3 : Evolution des paramètres physico-chimiques de la colonne d'eau au niveau du camp de glace de Qikiqtarjuaq ($67^{\circ}28,784'N$, $063^{\circ}47,372'W$) du 20 avril (jour Julien 111) au 27 juillet 2016 (jour Julien 209).

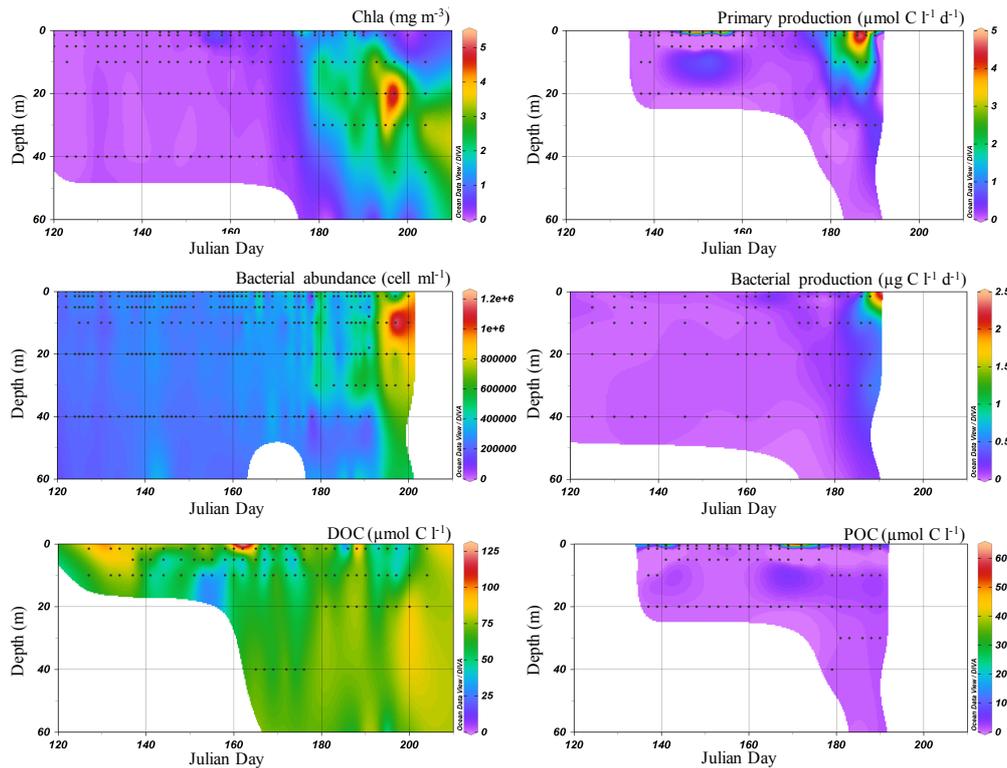


Figure 4 : Evolution des paramètres biologiques et du carbone organique dissous au niveau du camp de glace de Qikiqtarjuaq (67°28,784'N, 063°47,372'W) du 20 avril (jour Julien 111) au 27 juillet 2016 (jour Julien 209). Chla : chlorophylle a ; DOC : carbone organique dissous ; POC : carbone organique particulaire.

3.2. Diversité bactérienne globale

A la fin du nettoyage des séquences, le jeu de données entier (ADN + ARN) contenait un total de 51 457 séquences uniques réparties en 1 786 OTUs pour 255 échantillons (3 fractions confondues, ADN et ARN).

Les échantillons de glace possèdent une diversité de Shannon et une richesse spécifique (Chao1) significativement plus faibles que les échantillons d'eau pour les communautés totales des fractions 0,2-3 μm et 3-20 μm (Fig. 5). En revanche, il n'y a pas de différence significative dans ces indices entre la glace et la colonne d'eau en ce qui concerne la communauté totale de la fraction >20μm.

Dynamique temporelle des communautés bactériennes lors de la fonte de la banquise et du développement du bloom phytoplanctonique dans l'océan Arctique

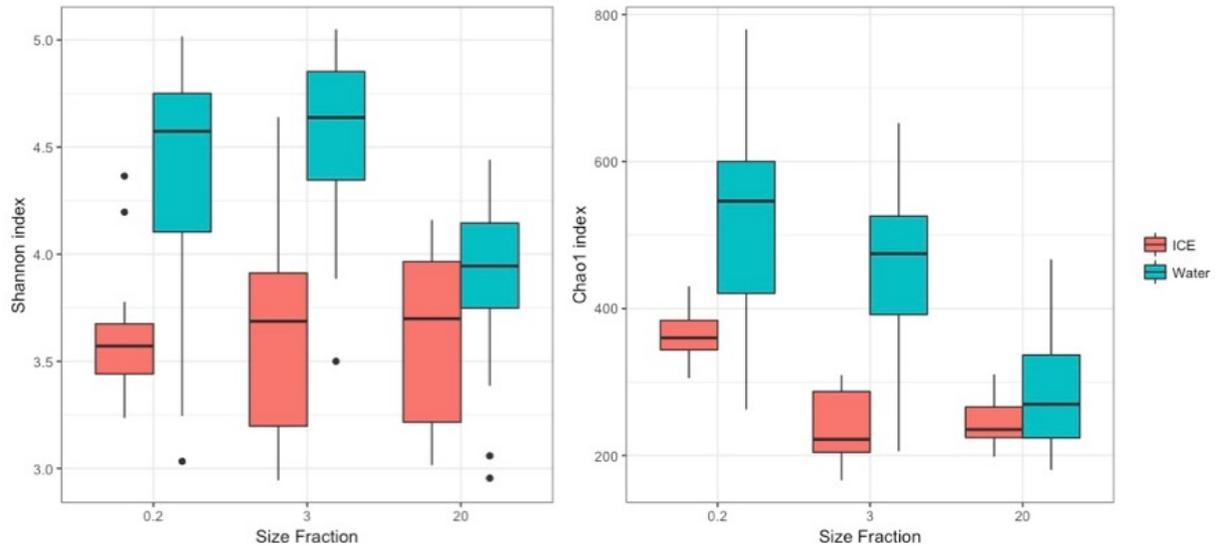


Figure 5 : Indices de diversité de Shannon (à gauche) et de richesse spécifique (Chao1, à droite) pour les trois fractions de tailles (0.2 : 0,2-3 μm ; 3 : 3-20 μm ; 20 : >20 μm) en fonction du type d'échantillons (eau ou glace) en ce qui concerne les échantillons ADN.

L'analyse NMDS (Fig. 6) montre une séparation nette entre les 3 fractions de taille pour les communautés bactériennes totales des échantillons d'eau. D'après l'analyse de variance (PERMANOVA), cette distinction est significative ($p < 0,05$). Une nette séparation et significative ($p < 0,05$) est également observable entre les échantillons d'eau des fractions 0,2-3 μm et 3-20 μm avec les échantillons de glace. En revanche, alors que les échantillons d'eau de la fraction >20 μm semblent se rapprocher des échantillons de glace jusqu'à se confondre avec eux, l'analyse de variance indiquent une différence significative entre ces deux groupes ($p < 0,05$). Au sein des échantillons de glace, les communautés bactériennes libres (0,2-3 μm) se révèlent significativement différentes de celles attachées aux particules (> 3 μm).

Afin de savoir si les communautés des 3 fractions répondaient avec la même magnitude de changements au cours du bloom, un test de Mantel a été réalisé. Ces tests n'ont pas montré de différences significatives entre les différentes fractions de tailles que ce soit entre les échantillons de la colonne d'eau ou entre ceux de la glace. Pour la suite des analyses, seule la fraction 0,2-3 μm sera prise en compte afin de détailler plus précisément la dynamique de la communauté bactérienne libre.

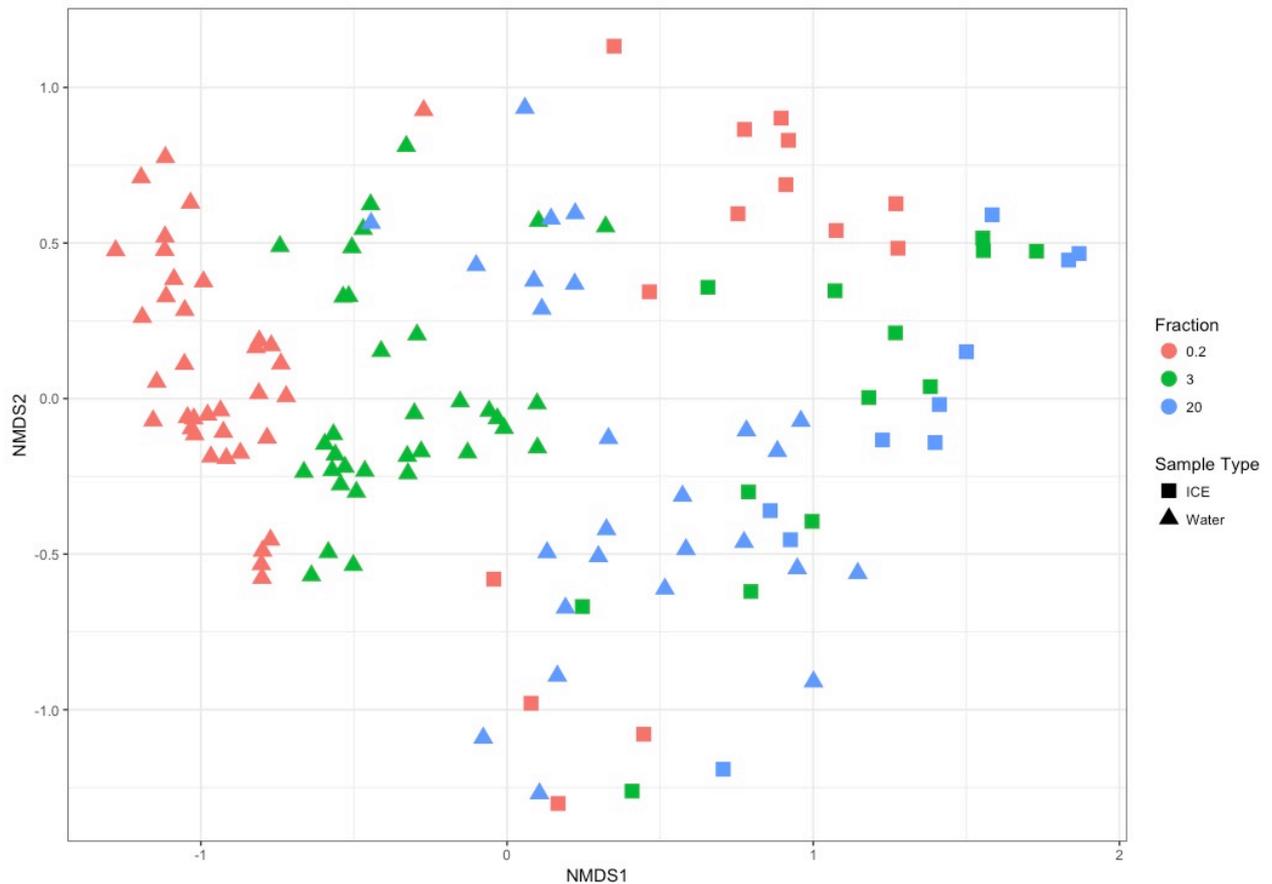


Figure 6 : Analyse NMDS réalisée à partir de la distance de Bray-Curtis de l'ensemble des séquences des 3 fractions de tailles issues des échantillons ADN de la glace et de l'eau de mer.

3.3. Diversité et composition des communautés bactériennes libres (0,2-3 μ m)

La diversité de Shannon et la richesse spécifique (Chao1) des échantillons d'eau des communautés totales (ADN) et actives (ARN) augmentent de manière non significative ($p > 0,05$) du jour Julien 130 au jour Julien 151 (Fig. 7). Elles diminuent ensuite de façon significative ($p < 0,05$) jusqu'au jour Julien 200. Concernant les échantillons de glace, on observe une plus grande fluctuation de la diversité de Shannon au cours du temps pour les communautés totales et actives. La richesse spécifique quant à elle semble plus stable au cours du temps. Les indices de diversité des échantillons de glace sont significativement inférieurs à ceux des échantillons de la colonne d'eau ($p < 0,05$) que ce soit pour les échantillons ADN ou ARN.

Dynamique temporelle des communautés bactériennes lors de la fonte de la banquise et du développement du bloom phytoplanctonique dans l'océan Arctique

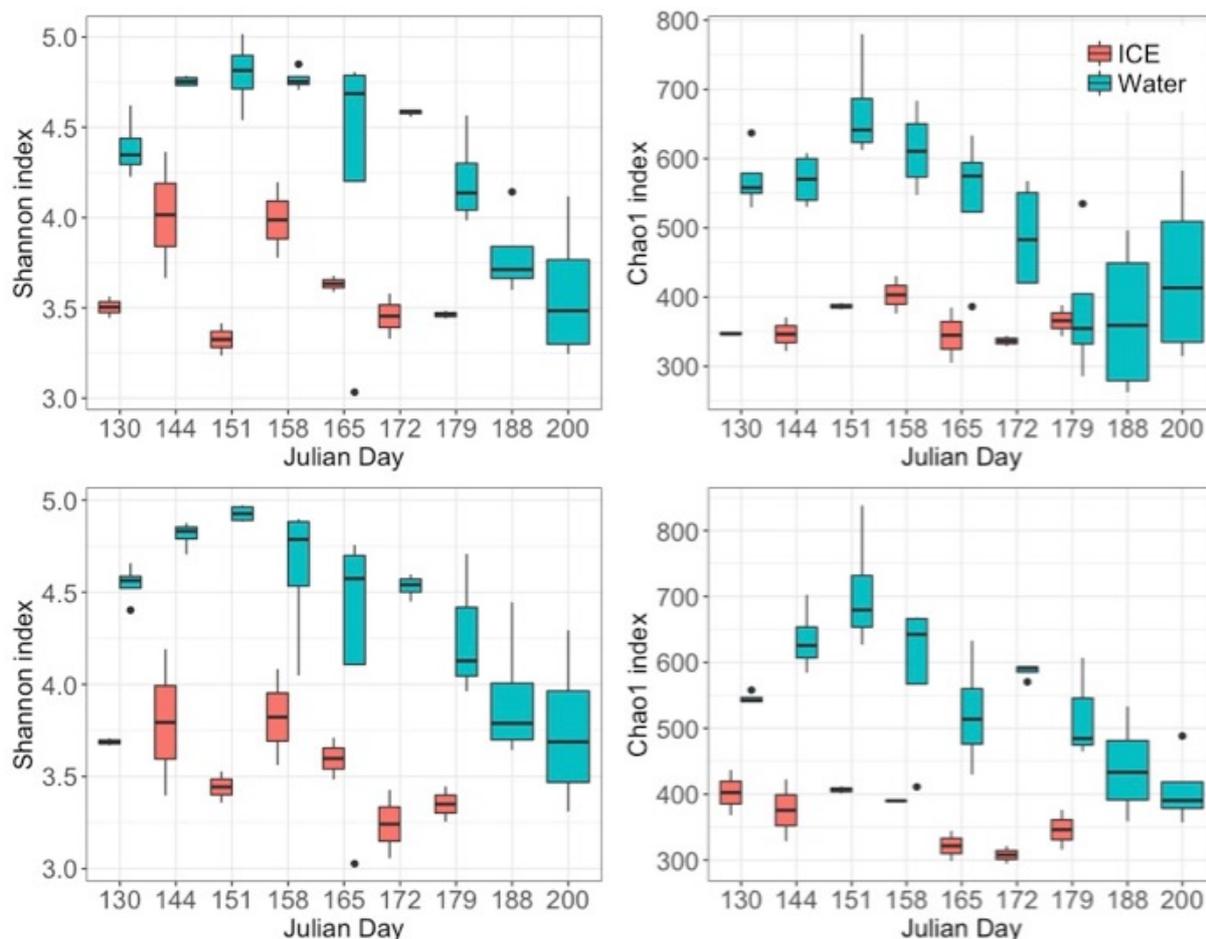


Figure 7 : Evolutions de la diversité (indice de Shannon, à gauche) et de la richesse spécifique (à droite) des échantillons de la fraction libre (0,2-3 μm) pour la communauté bactérienne totale (ADN, en haut) et active (ARN, en bas) du 9 mai (jour Julien 130) au 18 juillet 2016 (jour Julien 200) au sein de la glace (rouge) et de la colonne d'eau (bleu).

L'analyse NMDS (Fig. 8) montre une séparation très nette entre la composition de la communauté bactérienne des échantillons de glace et les échantillons de la colonne d'eau, que ce soit pour la communauté totale ou active ($p < 0,05$). Au sein du groupe des échantillons de glace, les échantillons sont beaucoup plus dispersés que ceux du groupe des échantillons de la colonne d'eau. Pour chacun de ces groupes, une dynamique temporelle est décelable. Deux tests de Mantel ont été réalisés : l'un pour les échantillons de la colonne d'eau, l'autre pour les échantillons de la glace. Ces deux tests effectués pour comparer les matrices de distance de la communauté totale et active montrent que les matrices sont significativement corrélées ($p < 0,05$). La composition des communautés bactériennes totales et actives évoluent donc avec la même amplitude de changements au cours du temps.

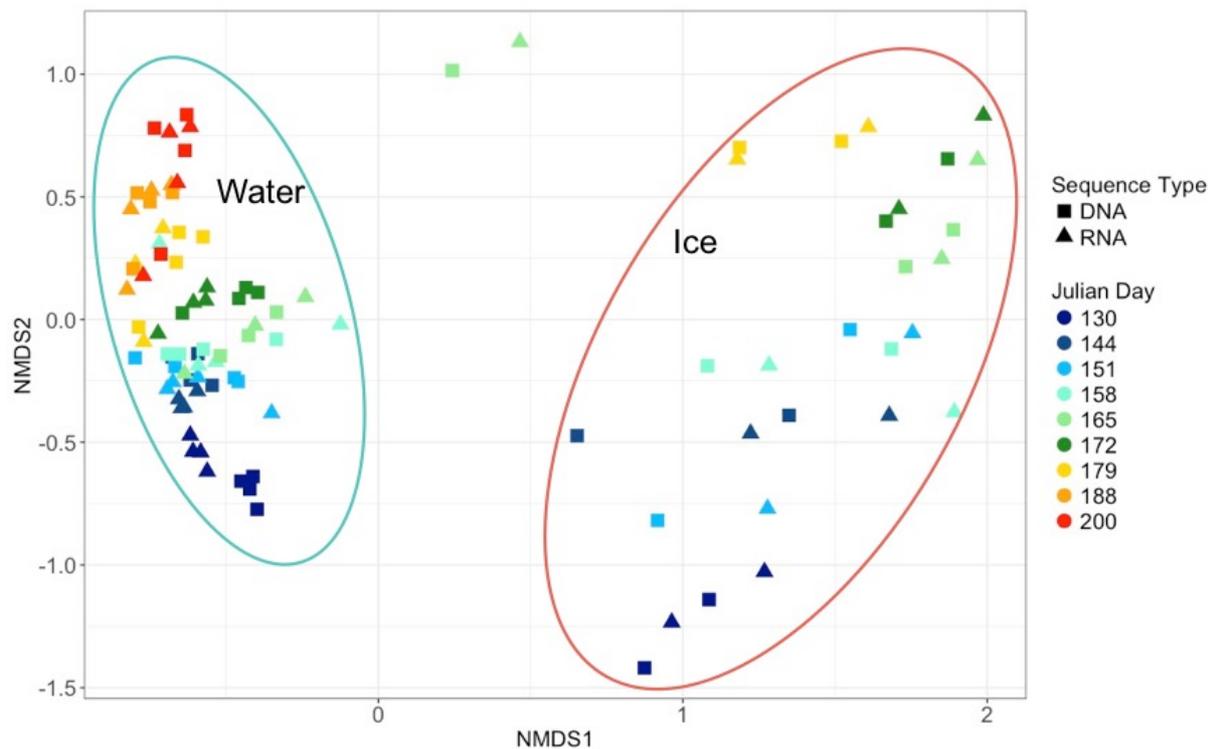


Figure 8 : Analyse NMDS des séquences issues des échantillons de la fraction libre (0,2-3 μm) pour la communauté bactérienne totale (ADN) et active (ARN) du 9 mai (jour Julien 130) au 18 juillet 2016 (jour Julien 200) pour les échantillons de la colonne d'eau (Water) et les échantillons de la glace (Ice).

Afin de mieux visualiser la dynamique de la composition des communautés bactériennes, nous avons représenté la proportion relative des taxa en fonction des jours pour les échantillons prélevés dans les trois premiers centimètres de la glace en contact avec la colonne d'eau (Fig. 9) et ceux prélevés à 10 m de profondeur (Fig. 10). Les histogrammes pour tous les échantillons de la colonne d'eau peuvent être retrouvés en informations supplémentaires (Fig. S1 & S2). Les échantillons de glace sont majoritairement dominés par les Gamma-proteobacteria et les Flavobacteria alors que les échantillons d'eau à 10 m de profondeur sont dominés par les Gamma- et Alpha-proteobacteria, ainsi que les Flavobacteria. Les Cryomorpaceae (Flavobacteria) sont plus représentés dans les échantillons de glace que dans les échantillons d'eau. Parmi les Gamma-proteobacteria, les Alteromonadales dominent les échantillons de glace alors que les Cellvibrionales dominent les échantillons d'eau. Les échantillons d'eau se caractérisent par une plus forte présence d'Archaea et de Verrucomicrobia que les échantillons de glace. Ces deux derniers groupes sont présents avec une forte proportion relative dans les premiers jours puis diminuent à partir du jour Julien 165. Dans les échantillons d'eau, une diminution des Alpha-proteobacteria et des NS9_marine_group (Flavobacteria) en faveur des Flavobacteriaceae

Dynamique temporelle des communautés bactériennes lors de la fonte de la banquise et du développement du bloom phytoplanctonique dans l'océan Arctique

(Flavobacteria) est également notable. Que ce soit dans les échantillons de glace ou les échantillons à 10 m de profondeur, une dynamique similaire est trouvée entre la communauté bactérienne totale (ADN) et active (ARN).

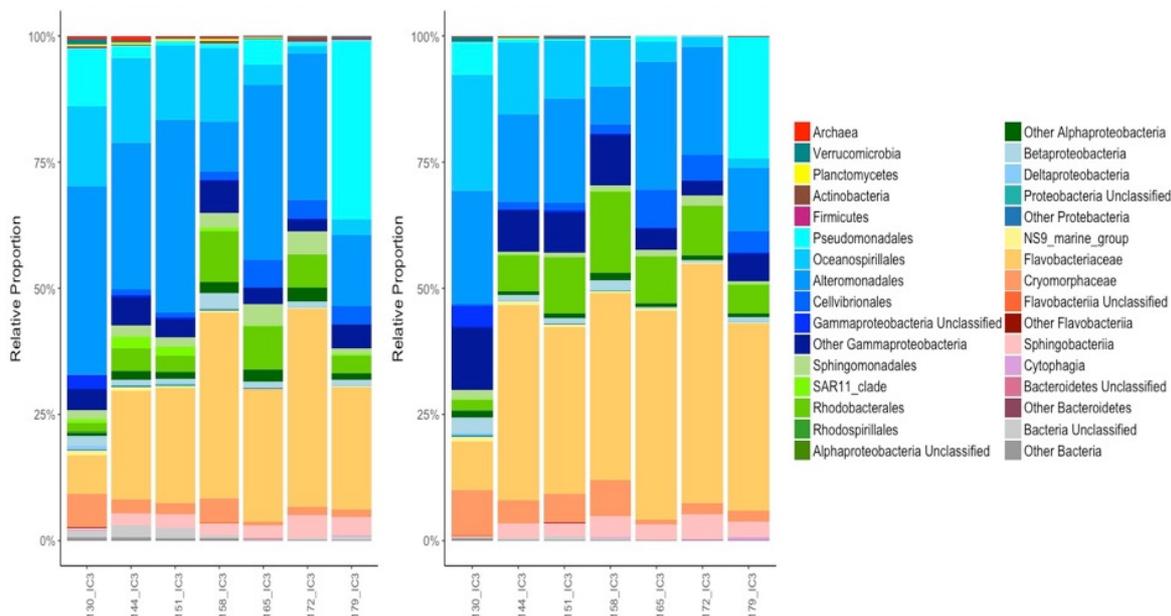


Figure 9 : Proportion relative des différents taxa au sein des échantillons de glace en contact avec la colonne d'eau du 9 mai (jour Julien 130) au 27 juin 2016 (jour Julien 179) avec à gauche la communauté bactérienne totale (ADN) et à droite la communauté bactérienne active (ARN).

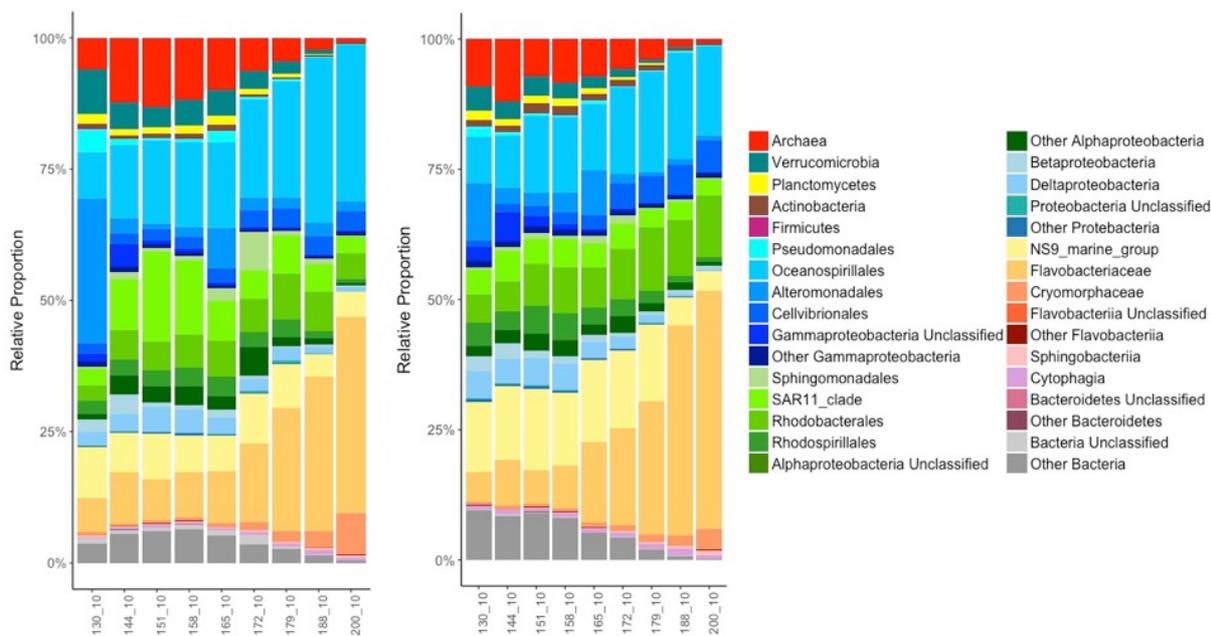


Figure 10 : Proportion relative des différents taxa au sein des échantillons d'eau à 10 m de profondeur du 9 mai (jour Julien 130) au 18 juillet 2016 (jour Julien 200) avec à gauche la communauté bactérienne totale (ADN) et à droite la communauté bactérienne active (ARN).

3.4. Evolution de la communauté bactérienne libre (0,2-3 μm) de la colonne d'eau avec le développement du bloom phytoplanctonique

Afin d'étudier de façon plus précise la colonne d'eau et de distinguer des groupes significativement différents, une analyse de profil de similarité (SIMPROF) a été effectuée sur la communauté totale de la fraction 0,2-3 μm (Fig. 11). La dynamique temporelle observée lors de l'analyse NMDS est retrouvée dans cette analyse avec la distinction de 4 groupes significativement différents. Le premier groupe (G1) correspond au jour Julien 130 qui se situe bien avant le commencement du bloom phytoplanctonique que l'on peut définir grâce à la concentration en Chl a . Le second groupe (G2), dissimilaire à 38 % de G1, regroupe les échantillons des jours Julien 144 à 165 mais également les échantillons profonds des jours 172 et 179. Ce groupe se situe quelques jours avant et juste quelques mètres en dessous de l'initiation du bloom. Le troisième groupe (G3), dissimilaire à 51 % des deux précédents, regroupe les échantillons de surface des jours Julien 172 et 179 mais aussi les échantillons profonds des jours 188 et 200. Il correspond au début du bloom phytoplanctonique. Le dernier groupe (G4), dissimilaire à 56 % des autres groupes, correspond à la période la plus intense du bloom lors des jours Julien 188 et 200 en surface. Dans ce dernier groupe, une différence significative est également trouvée entre les jours Julien 188 et 200.

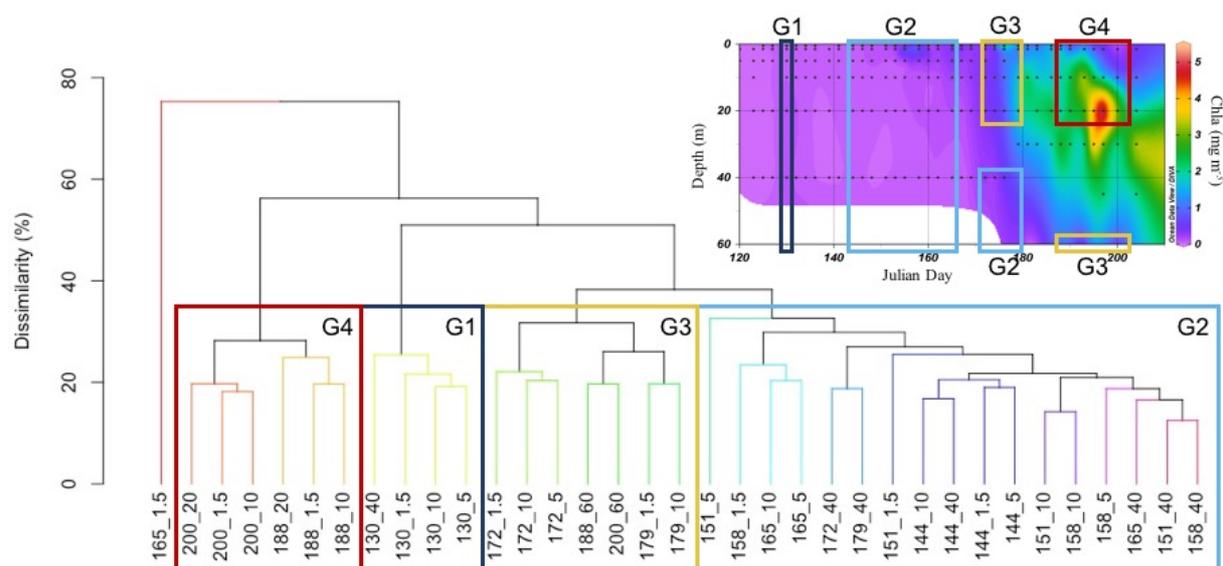


Figure 11 : Dendrogramme de dissimilarité entre les échantillons de la fraction bactérienne libre (0,2-3 μm) au sein de la colonne d'eau. Chaque branche de couleur différente correspond à un groupe significativement différent des autres (Simprof, $p < 0,05$). Les différents groupes (G1, G2, G3 et G4) ont été reportés sur la figure représentant l'évolution de la concentration en Chl a en haut à droite.

Dynamique temporelle des communautés bactériennes lors de la fonte de la banquise et du développement du bloom phytoplanctonique dans l'océan Arctique

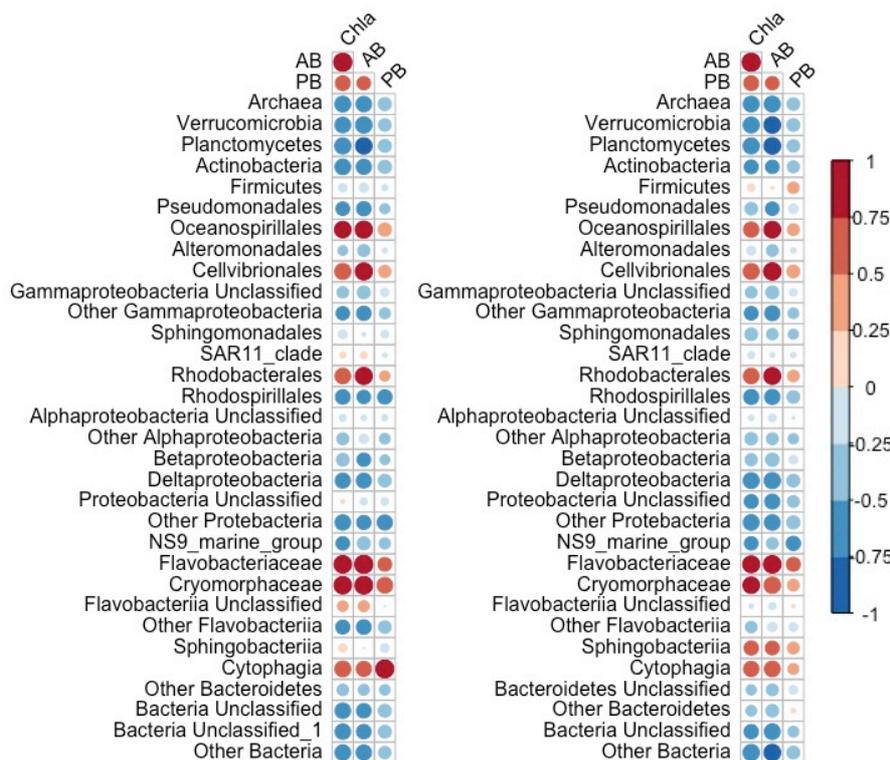


Figure 12 : Corrélation (R de Pearson) entre les différents groupes taxonomiques et la chlorophylle a ($Chla$), la production bactérienne (PB) et l'abondance bactérienne (AB) pour la communauté totale (ADN , à gauche) et la communauté active (ARN , à droite). Avec en rouge les corrélations positives et en bleu les corrélations négatives.

Afin de comprendre comment chaque groupe réagit face au développement du bloom, un test de corrélation de Spearman a été effectué entre les groupes taxonomiques et certains paramètres tels que la $Chla$, la BA et la BP (Fig. 12). Une forte corrélation positive significative est observable entre la $Chla$, la BA et la BP ($p < 0.05$). De manière globale, les mêmes corrélations sont retrouvées pour la communauté totale et la communauté active. Les seuls groupes n'ayant pas de corrélation significative ($p > 0,05$) avec la $Chla$, la BA et la BP sont les Sphingomonadales et le clade des SAR11 pour les échantillons ADN et ARN, les Sphingobacteria pour les échantillons ADN, les Firmicutes et les Alteromonadales pour les échantillons ARN. Les taxa corrélés significativement ($p < 0,05$) de manière positive à la $Chla$ dans les deux jeux de données sont (1) les Oceanospirillales et les Cellvibrionales (Gammaproteobacteria), (2) les Rhodobacterales (Alpha-proteobacteria), (3) les Flavobacteriaceae et les Cryomorphaceae (Flavobacteria). En plus de certaines Flavobacteria, parmi les Bacteroidetes, les Cytophagia sont également corrélées positivement à la $Chla$. Les taxa significativement anti-corrélés ($p < 0,05$) à la $Chla$ dans les deux jeux de données sont (1) chez les Proteobacteria, les Pseudomonadales (Gamma-proteobacteria), les Rhodospirillales

(Alpha-proteobacteria), les Beta-proteobacteria et les Delta-proteobacteria, (2) chez les Flavobacteria, les NS9_marine_group.

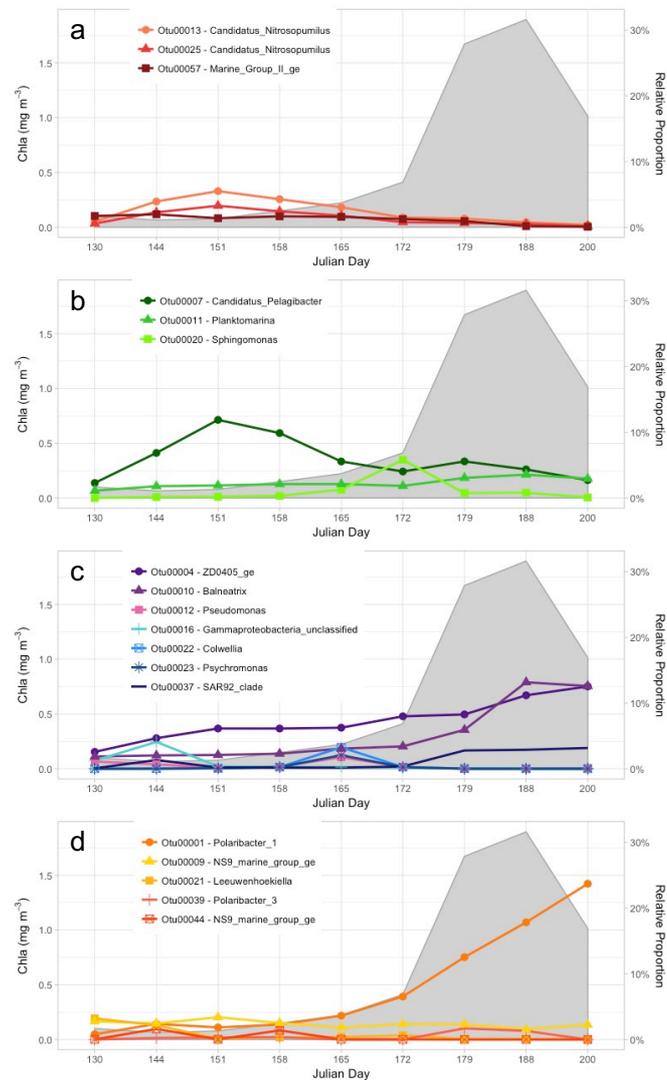


Figure 13 : Evolutions des OTUs identifiées comme étant majoritairement responsables de la dissimilarité dans au moins 5 des 6 comparaisons effectuées entre les groupes G1, G2, G3 et G4. a : OTUs appartenant aux Archaea, b : OTUs appartenant aux Alpha-proteobacteria, c : OTUs appartenant aux Gamma-proteobacteria, d : OTUs appartenant aux Flavobacteria. En gris : la concentration en Chla.

Un test Simper a été réalisé dans le but de déterminer quelles étaient les OTUs responsables de la dissimilarité présente entre les groupes G1, G2, G3 et G4. Après avoir identifié quelles étaient les OTUs responsables de plus de 50 % de la dissimilarité existante entre chaque groupe deux à deux, 5 ont été trouvées communes à toutes les comparaisons. Il s'agit des OTUs : OTU1 assimilée au genre *Polaribacter* (Flavobacteriaceae, Flavobacteria), OTU4 assimilée à *ZD0405_ge* (Oceanospirillales, Gamma-proteobacteria), OTU7 assimilée à

Candidatus_Pelagibacter (SAR11_group, Alpha-proteobacteria), OTU13 et OTU25 toutes deux assimilées à *Candidatus_Nitrospumilus* (Thaumarchaeota, Archaea). L'évolution temporelle de ces différentes OTUs ainsi que celles responsables de plus de 50 % de la dissimilarité dans au moins 5 des 6 comparaisons (qui ont été faites lors de l'analyse Simper), est présentée sur la Figure 12 parallèlement à l'évolution de la Chl a . Lors de l'augmentation de la concentration en Chl a , une diminution des deux Thaumarchaeota ainsi que de l'OTU7 (*Candidatus_Pelagibacter*) est observable. En revanche, l'OTU10 (*Balneatrix*) et l'OTU1 (*Polaribacter_1*) augmentent fortement avec l'augmentation de Chl a . L'OTU4 (*ZD0405_ge*) quant à elle commence à augmenter avant l'augmentation de Chl a . Au jour Julien 165, il semblerait qu'il y ait un pic dans la proportion relative de 3 Gamma-proteobacteria alors que pour l'OTU20 (*Sphingomonas*), un pic est observable au jour Julien 172.

4. Discussion

Cette étude a été réalisée à un point fixe avec une fréquence d'échantillonnage élevée dans le but de capturer l'évolution temporelle du bloom phytoplanctonique de façon détaillée dans l'océan Arctique. En effet, la majorité des études réalisées jusqu'à présent ont été effectuées soit avec une faible couverture temporelle (Yergeau et al. 2017, Rapp et al. 2018), soit avec un échantillonnage temporel large avec une fréquence insuffisante pour saisir les modifications survenant au moment du bloom phytoplanctonique (Wilson et al. 2017). Klindworth et al. (2014) ont réalisé une étude en mer du Nord avec une fréquence élevée mais leur suivi s'est arrêté mi-avril, alors que dans notre cas il s'est poursuivi jusqu'en juillet.

Nos résultats montrent que nous avons réussi à saisir la naissance et le développement du bloom, mais en raison de contraintes logistiques, la phase de déclin n'a pas été suivie. En effet, dans un premier temps, la colonne d'eau est homogène puis une stratification apparaît accompagnée de concentrations en Chl a plus élevées. Malheureusement, notre échantillonnage s'est arrêté au moment des pics de PP, de BP et de BA. Malgré cela, nous avons tout de même observé des changements importants en termes de diversité et de composition au sein des communautés bactériennes.

4.1. Particularités de la communauté bactérienne de la glace de mer

Nos résultats soulignent une différence importante dans la composition des communautés bactériennes de la glace de mer et celles de la colonne d'eau et cela, quelle que soit la fraction de taille considérée. Cette nette distinction s'accompagne de valeurs de diversité (indice de Shannon) et de richesse (indice chao1) significativement inférieures pour les communautés de glace comparées à celles de la colonne d'eau. Ces différences de composition et ces faibles valeurs de diversité alpha dans la glace ont déjà pu être observées par Yergeau et al. (2017) dans l'Arctique canadien lors du bloom de microalgues au sein de la glace au mois de mai. La glace de mer représente un habitat particulier en raison de sa forte hétérogénéité en termes de propriétés physico-chimiques et plus particulièrement au sein de ses microenvironnements (Thomas 2016). En effet, la glace de mer peut atteindre des températures très faibles jusqu'à -35°C . Cet habitat est donc gouverné par des facteurs physiques (température, salinité, porosité, perméabilité) qui favorisent la sélection d'espèces psychrophiles et halotolérantes adaptées à survivre et à croître sous ces conditions de stress (Cayol et al. 2012). En effet, les cellules vivant au sein de la glace sont capables de produire des protéines les protégeant de la congélation et des substances polymériques extracellulaires (EPS) qui leur servent de cryoprotectants (Krembs & Deming 2008, Krembs et al. 2011). Cette nécessité d'adaptation et de spécialisation peut donc expliquer les faibles valeurs de diversité observées dans les échantillons de glace. Les échantillons de la glace de mer présentent des fluctuations plus importantes de la diversité que les échantillons d'eau de mer rejoignant ainsi les résultats de Yergeau et al. (2017). Ceci peut être expliqué par la plus forte hétérogénéité des paramètres physico-chimiques au sein de la glace comparée à la colonne d'eau. En plus de la forte variabilité saisonnière, l'environnement physique au sein même de la glace est extrêmement variable, à toutes échelles spatiales, influençant donc les distributions des communautés de glace (Vancoppenolle et al. 2013, Arrigo et al. 2014). De plus, les EPS produites par les communautés algales et bactériennes au sein de la glace vont également influencer les propriétés physiques de la glace (Krembs et al. 2011) et vont promouvoir l'agrégation des cellules augmentant ainsi l'hétérogénéité du milieu (Anesio et al. 2009, Irvine-Fynn et al. 2012). Les échantillons de glace ayant été prélevés par des forages à des endroits proches mais non identiques, cette forte hétérogénéité du milieu peut expliquer l'absence de

dynamique lors du bloom phytoplanctonique au niveau de la diversité ou de la composition de la communauté bactérienne.

La communauté bactérienne de la glace est principalement dominée par les membres des Flavobacteria et des Gamma-proteobacteria avec une faible contribution des Alpha-proteobacteria et des Verrucomicrobia comparée aux échantillons d'eau de mer rejoignant ainsi les résultats de précédentes études conduites en Arctique et Antarctique (Boetius et al. 2015, et références incluses). Les algues de glace sont connues pour excréter des EPS et de la DOM très facilement utilisables par les Flavobacteria et les Gamma-proteobacteria (Grossmann & Dieckmann 1994, Aslam et al. 2012), pouvant ainsi expliquer leur forte dominance au sein de la glace. Comme observé dans d'autres études (Collins et al. 2010, Bowman et al. 2012), très peu d'Archaea sont retrouvés dans la glace de mer qui constituerait un habitat dans lequel les Archaea seraient moins adaptés ou moins compétitifs que d'autres espèces.

4.2. Evolution de la communauté bactérienne dans la colonne d'eau en relation avec l'apparition du bloom phytoplanctonique

Notre étude révèle des modifications significatives dans la composition des communautés bactériennes totales et actives dans la colonne d'eau tout au long du développement du bloom phytoplanctonique. En revanche, aucune différence significative n'a été trouvée entre les magnitudes de changements dans la composition des communautés bactériennes totales et actives tout au long du bloom. A notre connaissance, aucune autre étude du même type n'a été réalisée dans les océans polaires pour commenter ces résultats. Nous pouvons poser l'hypothèse que les faibles températures conduisent à « lisser » les variations au sein des communautés totales et actives. Souvent les études comparent la composition des communautés totales et actives, trouvant ainsi une différence significative entre elles, comme nos résultats le montrent, et non leur évolution au cours du temps (Gentile et al. 2006, Klindworth et al. 2014). On observe d'ailleurs dans cette étude des changements rapides de la composition de la communauté bactérienne qui s'accroissent avec l'augmentation de la Chl a . Nos résultats nous ont permis de définir quatre groupes d'échantillons avec des communautés bactériennes significativement distinctes (à plus de 38 % de différence) en fonction de différentes périodes et de la localisation dans la colonne d'eau.

4.2.1. Période hors bloom

Au vu des concentrations en Chl a et des paramètres physico-chimiques, nous pouvons supposer que le premier groupe G1 correspond à une communauté basale qui pourrait s'apparenter à une communauté d'hiver. En effet, la communauté de ce groupe est fortement dominée par les Gamma-proteobacteria et une forte proportion de Verrucomicrobia est présente comme dans les communautés échantillonnées en hiver en Arctique et en Antarctique (Luria et al. 2016, Wilson et al. 2017). De plus, les paramètres environnementaux sont très homogènes sur toute la colonne d'eau tels qu'attendus en hiver avec l'absence de stratification.

4.2.2. Période de pré-bloom ou de bloom au sein de la banquise

La période des jours Julien 140 à 165 (du 19 mai au 13 juin) pourrait correspondre à une phase de pré-bloom au cours de laquelle la communauté bactérienne commence à évoluer. A partir du jour Julien 150 (29 mai), une variabilité de la concentration en Chl a est observable. De plus, un pic de PP associé à la surface est également visible avant de disparaître au jour Julien 160 (8 juin). Cette phase correspond à la période où les valeurs de Chl a sont les plus fortes au sein de la glace. Un bloom au sein de la banquise en contact avec la colonne d'eau induit par l'augmentation de l'intensité lumineuse dans la glace, due à la forte variabilité de l'épaisseur de celle-ci au cours de cette période est possible (Boetius et al. 2015). Dans la partie inférieure de la banquise peut se trouver une forte abondance de diatomées telles que *Melosira arctica* en printemps-été qui peuvent libérer de la DOM et des EPS dans la colonne d'eau avec la fonte de la banquise (Arrigo 2014). Les EPS sont également utilisées dans la fixation d'un tapis d'algues sous la glace (Boetius et al. 2015) pouvant également expliquer le pic de PP. Ces différents paramètres peuvent donc être à l'origine des changements observés dans la composition de la communauté bactérienne alors que le bloom phytoplanctonique à proprement parlé n'a pas encore débuté. La communauté de cette phase nommée G2, présente une plus forte proportion d'Alpha-proteobacteria par rapport au groupe G1. Les Alpha-proteobacteria deviennent aussi importants que les Gamma-proteobacteria. Une proportion non négligeable d'Archaea est également observée au cours de cette phase, comparativement aux autres phases du bloom, comme indiqué dans de précédentes études

(Bano et al. 2004, Wilson et al. 2017). Parmi les OTUs les plus responsables de la différence entre les groupes G1 et G2, se trouve une OTU assignée au clade des SAR11 (*Candidatus_Pelagibacter*) plus abondante en G2. Même si une OTU appartenant à ce clade est fortement responsable de la dissimilarité entre les groupes G1 et G2, aucune corrélation n'a été trouvée entre le clade des SAR11 et la *Chl a*. Ceci montre l'importance d'étudier les dynamiques bactériennes à un niveau taxonomique plus fin. Une autre OTU appartenant au groupe des Oceanospirillales et assimilée au genre ZD0405, est également plus abondante en G2. L'abondance relative des Oceanospirillales a d'ailleurs été trouvée comme significativement corrélée à la *Chl a*. Cette période correspond également au début de la baisse de diversité et de richesse spécifique de la communauté bactérienne qui est très souvent retrouvée corrélée au développement de bloom phytoplanctonique en milieu polaire (Grzyski et al. 2012, Luria et al. 2014, 2016, Wilson et al. 2017).

4.2.3. *Initiation du bloom phytoplanctonique*

Le troisième groupe (G3) pourrait correspondre à la phase d'initiation du bloom phytoplanctonique dans la colonne d'eau. En effet, c'est lors de cette période, du jour Julien 172 au jour Julien 179 (du 20 juin au 27 juin), que débute la fonte de la banquise, la baisse de la salinité et l'augmentation de la température. C'est également au cours de cette période que débute les signes du bloom phytoplanctonique avec l'augmentation de la concentration en *Chl a*, de l'augmentation de la PP et la diminution de la concentration en nitrate. Cela rejoint les observations de Lowry et al. (2014) en mer des Tchouktches. Lors de cette période, débutent la croissance des Flavobacteriaceae et la diminution des Archaea que nous avons trouvées comme étant respectivement corrélées et anti-corrélées à la concentration en *Chl a*. Wilson et al. (2017) ont également observé que l'abondance relative des Flavobacteriaceae était corrélée à la *Chl a* et à la BP. Ce groupe est le premier à répondre aux blooms phytoplanctoniques (Abell & Bowman 2005, Grzyski et al. 2012, Williams et al. 2012, 2013) et il peut également croître grâce à l'apport de matière organique apportée par la fonte de la glace de mer (Piquet et al. 2011). Les Archaea sont principalement présents en hiver et leur proportion diminue ensuite fortement en été lors du développement du bloom phytoplanctonique (Church et al. 2003, Alonso-Sáez et al. 2008, Grzyski et al. 2012, Williams et al. 2012). Ils jouent également un rôle très important dans le cycle de l'azote (Nicol &

Schleper 2006). Le développement de ces deux groupes est donc fortement lié aux phases initiales du bloom phytoplanctonique. Parmi les Gamma-proteobacteria, l'OTU10 assimilée à *Balneatrix* commence également à croître. Il appartient aux Oceanospirillales que nous avons retrouvé corrélés à la Chl a . Le genre *Balneatrix* a précédemment été observé lors de bloom de diatomées en mer du Nord et dans de nombreuses études en milieu polaire (Hahnke et al. 2014, Luria et al. 2014, Jain & P. Krishnan 2017). De plus, ce genre peut également répondre à une fonte massive de la glace de mer (Rapp et al. 2018).

4.2.4. Période de bloom phytoplanctonique

Le dernier groupe bactérien serait caractéristique de la phase de bloom phytoplanctonique. En effet, les jours Julien 188 (6 juillet) et 200 (18 juillet) correspondent à la période où le maximum de Chl a et de PP est présent. C'est également au cours de cette période que les maxima de BA et de BP sont présents montrant ainsi la forte réactivité du compartiment bactérien en réponse à la croissance du phytoplancton. Ceci est surprenant car généralement, une phase de latence est observable entre le bloom phytoplanctonique et le compartiment bactérien. Ce dernier a en effet besoin de cette phase de latence pour produire les enzymes nécessaires à la dégradation de la nouvelle source de carbone apportée par le phytoplancton (Buchan et al. 2014). On aurait pu penser que cette phase de latence soit exacerbée par les faibles températures, alors que l'inverse est observé dans cette étude. Lors de la phase de pré-bloom ou de bloom de microalgues de glace, une augmentation de PP a été observée en surface ce qui a pu induire la production de DOM par les microalgues. Le compartiment bactérien a donc pu débiter son acclimatation lors de cette période ce qui expliquerait ainsi leur forte réactivité.

C'est au cours de cette période de bloom phytoplanctonique que sont retrouvées les plus faibles valeurs de richesse spécifique et de diversité correspondant aux valeurs retrouvées en été en Arctique (Grzymalski et al. 2012, Williams et al. 2012, Wilson et al. 2017). La communauté bactérienne est principalement dominée par deux groupes bactériens : les Flavobacteriaceae (Flavobacteria) et les Oceanospirillales (Gamma-proteobacteria). Les Flavobacteriaceae sont capables de dégrader des composés organiques complexes (Teeling et al. 2012) pouvant ainsi expliquer leur forte compétitivité. Durant cette phase, une augmentation des Cryomorpaceae corrélée à la Chl a est observable. Les Cryomorpaceae tout comme les

Flavobacteriaceae appartiennent aux Flavobacteria et sont donc capables de dégrader de la matière organique complexe (Abell & Bowman 2005, Teeling et al. 2012, Williams et al. 2013). Les Cryomorpaceae auraient un rôle dans la production secondaire des systèmes aquatiques et sont généralement retrouvés dans les régions riches en carbone organique (Bowman 2014). Au cours de cette phase, les Flavobacteriaceae continuent d'augmenter alors que les Alpha-proteobacteria continuent de diminuer, montrant encore la forte compétitivité des Flavobacteriaceae lors du bloom phytoplanctonique. L'OTU1, assimilée à *Polaribacter* (Flavobacteriaceae), a une croissance qui suit l'augmentation de Chla. Elle représente à elle seule près de 25 % de la communauté bactérienne des échantillons de cette période. Elle serait fortement responsable de la forte corrélation trouvée entre les Flavobacteriaceae et la Chla. Le genre *Polaribacter* a très souvent été observé dans les eaux arctiques (Galand et al. 2008, Yergeau et al. 2017) et est principalement dominant lors du bloom phytoplanctonique (Williams et al. 2013, Wilson et al. 2017). Il a été montré que ce groupe possède de la protéorhodopsine et est donc capable de photohétérotrophie (Gómez-Consarnau et al. 2007, González et al. 2008, Kimura et al. 2011). Ceci pourrait donc favoriser leur forte abondance lors de la période où l'intensité lumineuse est la plus importante due à la fonte de la banquise. *Polaribacter* est donc un genre susceptible de jouer un rôle important dans le recyclage de la DOM produite par le phytoplancton au cours du bloom printanier et donc de participer aux flux de carbone durant cette période qui est la plus productive.

Annexes

Tableau SI : Paramètres utilisés pour décrire les caractéristiques physico-chimiques et biologiques du camp de glace

Paramètre	Unité	Technique de mesure	Responsable scientifique	Référence
Depth	m			
Temperature	°C	CTD	Guillot P. / Lagunas J.	
Salinity	psu	CTD	Guillot P. / Lagunas J.	
Production Bactérienne	µmolesC.L-1.j-1	Incorporation de 3H-Leucine	Joux F. / Galindo F.	(Kirchman, 1993) comme modifié par Smith and Azam (1992).
Abondance bactérienne	cell.mL-1	Cytométrie en flux	Vaulot D.	(Marie et al., 1999)
Abondance Picoeukaryotes	cell.mL-1	Cytométrie en flux	Vaulot D.	(Marie et al., 1999)
Abondance Nanoeukaryotes	cell.mL-1	Cytométrie en flux	Vaulot D.	(Marie et al., 1999)
Abondance Cryptophytes	cell.mL-1	Cytométrie en flux	Vaulot D.	(Marie et al., 1999)
Concentration de la banquise	%	Radiomètre AMSR2 sur une grille de 3.125 km	Massicotte P.	(Beitsch et al., 2014)
Epaisseur banquise	cm	Mesures de carottes de glace	Galindo F.	
Carbone Organique Dissous	µM	Méthode de combustion à haute température et analyseur Shimadzu de carbone organique total (TOC-V)	Matsuoka A. / Benner.	(Sten et al., 2016)
Monosaccharides	µMC	Chromatographie ionique avec détecteur par ampérométrie pulsée (HPAEC-PAD)	Panagiotopoulos C.	(Panagiotopoulos et al., 2014)
Polysaccharides	µMC	Chromatographie ionique avec détecteur par ampérométrie pulsée (HPAEC-PAD)	Panagiotopoulos C.	(Panagiotopoulos et al., 2014)
Total Saccharides	µMC	Chromatographie ionique avec détecteur par ampérométrie pulsée (HPAEC-PAD)	Panagiotopoulos C.	(Panagiotopoulos et al., 2014)
Carbone Organique Total	µMC	Analyseur Shimadzu de carbone organique total (TOC-V)	Panagiotopoulos C.	(Sohrin and Sempéré, 2005)
Carbone Organique Particulaire	µM	Analyseur carbone-hydrogène-azote (CHN)	Raimbault P.	(Raimbault et al., 1999)
Azote Organique Particulaire	µM	Méthode d'oxydation au persulfate par voie humide	Raimbault P.	(Raimbault et al., 1999)
Production Primaire	µmolesC.L-1.j-1	Technique isotopique ¹³ C/ ¹⁵ N et analyse en spectrométrie de masse	Raimbault P.	(Slawyk and Raimbault, 1995; Raimbault et al., 1999; Raimbault and Garcia, 2008)
Assimilation Nitrates	nmolesN.L-1.j-1	Technique isotopique ¹³ C/ ¹⁵ N et analyse en spectrométrie de masse	Raimbault P.	(Slawyk and Raimbault, 1995; Raimbault et al., 1999; Raimbault and Garcia, 2008)
Régénération Nitrates	nmolesN.L-1.j-1	Technique isotopique ¹³ C/ ¹⁵ N et analyse en spectrométrie de masse	Raimbault P.	(Slawyk and Raimbault, 1995; Raimbault et al., 1999; Raimbault and Garcia, 2008)
Concentration Silicates (SiO4)	µM	Procédure colorimétrique automatique	Raimbault P.	(Aminot and Keruel, 2007)
Concentration Nitrates (NO2)	µM	Procédure colorimétrique automatique	Raimbault P.	(Aminot and Keruel, 2007)
Concentration Nitrates (NO3)	µM	Procédure colorimétrique automatique	Raimbault P.	(Aminot and Keruel, 2007)
Concentration Phosphates (PO4)	µM	Procédure colorimétrique automatique	Raimbault P.	(Aminot and Keruel, 2007)
Chlorophylle a	mg.m-3	Chromatographie en phase liquide à haute performance (HPLC)	Ras J. / Claustre H.	(Ras et al., 2008)
Phaeophytine a	mg.m-3	Chromatographie en phase liquide à haute performance (HPLC)	Ras J. / Claustre H.	(Ras et al., 2008)
Chlorophylle b	mg.m-3	Chromatographie en phase liquide à haute performance (HPLC)	Ras J. / Claustre H.	(Ras et al., 2008)
Chlorophylle c	mg.m-3	Chromatographie en phase liquide à haute performance (HPLC)	Ras J. / Claustre H.	(Ras et al., 2008)
Carotènes	mg.m-3	Chromatographie en phase liquide à haute performance (HPLC)	Ras J. / Claustre H.	(Ras et al., 2008)

Dynamique temporelle des communautés bactériennes lors de la fonte de la banquise et du développement du bloom phytoplanctonique dans l'océan Arctique

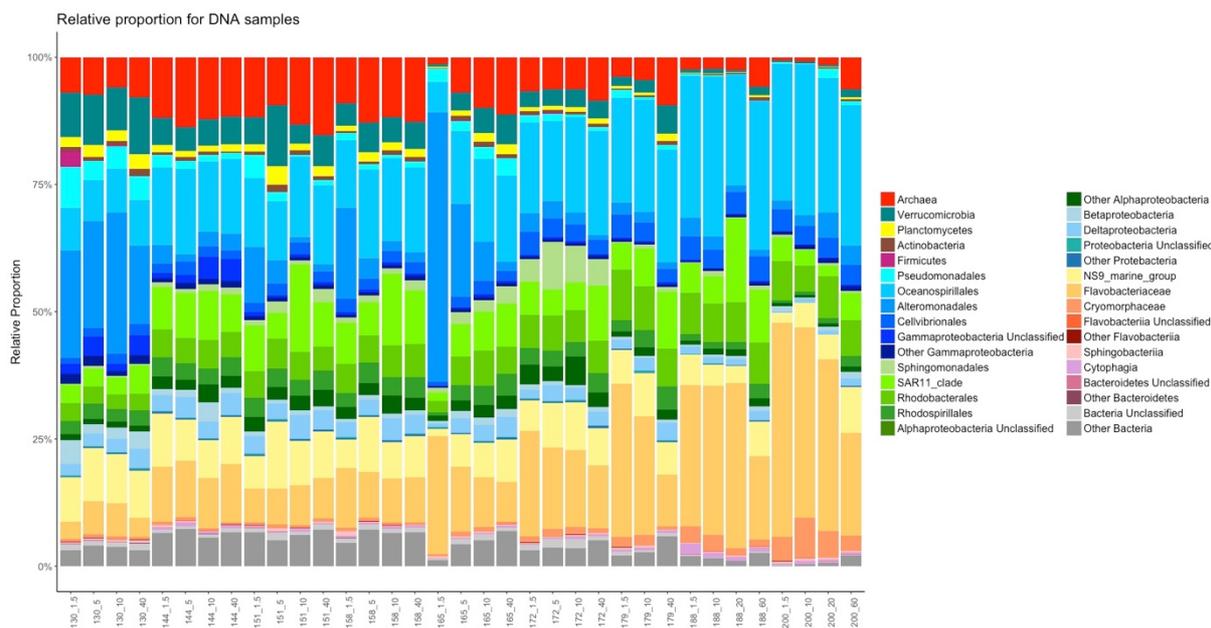


Figure S1 : Proportion relative des différents taxa au sein des échantillons de la colonne d'eau du 9 mai (jour Julien 130) au 18 juillet 2016 (jour Julien 200) pour la communauté bactérienne totale (ADN).

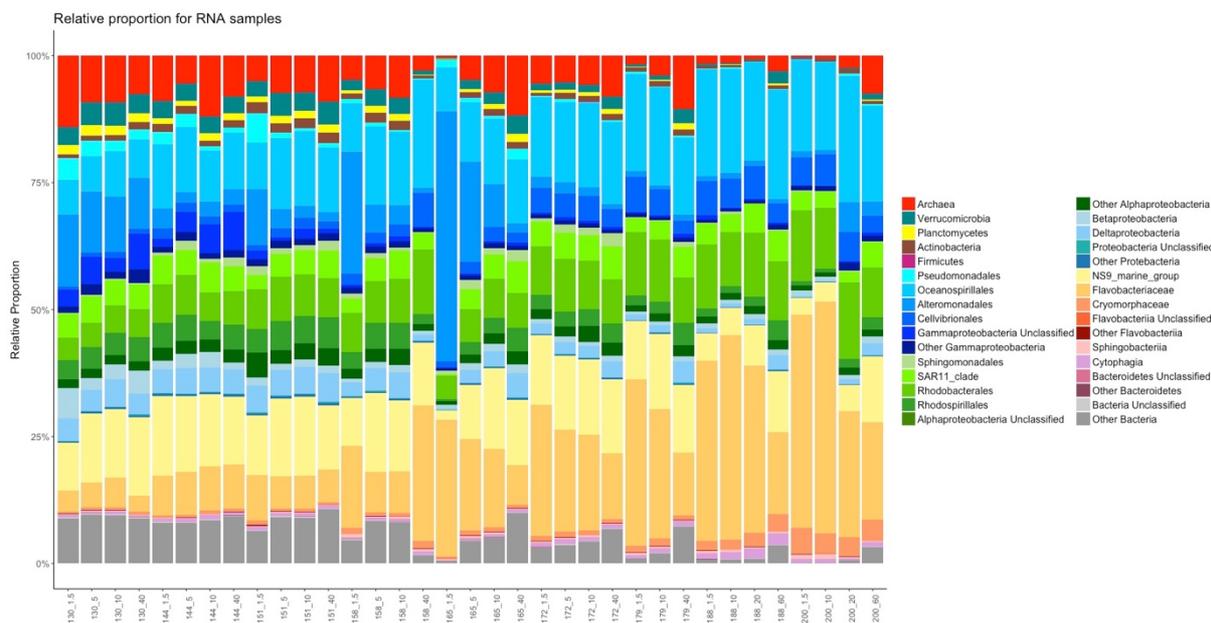


Figure S2 : Proportion relative des différents taxa au sein des échantillons de la colonne d'eau du 9 mai (jour Julien 130) au 18 juillet 2016 (jour Julien 200) pour la communauté bactérienne active (ARN).

Chapitre II : Dynamique spatiale de l'activité et de la diversité bactérienne en mer de Baffin (océan Arctique) lors du bloom phytoplanctonique printanier



Crédits : Laëtizia Dadaglio

Prologue

Dans le chapitre précédent, nous avons étudié la dynamique temporelle de la communauté bactérienne. Maintenant, nous voulons suivre cette dynamique d'un point de vue spatial. Nous avons donc étudié la dynamique de la composition de la communauté bactérienne ainsi que celle de son activité le long du gradient glace-eau ouverte car le développement du bloom suit ce gradient. Nous avons également voulu mettre en relation les changements de la communauté bactérienne avec les paramètres environnementaux.

Pour cela, une campagne à bord du brise-glace CCGS-Amundsen à laquelle j'ai participé a été réalisée durant 6 semaines en juin-juillet 2016 dans la mer de Baffin. Les échantillons pour la diversité ont été récoltés par Margaux Tragin et Dominique Marie de la Station Biologique de Roscoff. Avec l'aide de Julie Dinasquet, j'ai effectué les mesures de production et de respiration bactérienne à bord. J'ai ensuite extrait les échantillons ADN avec l'aide de Catherine Ribeiro. Puis j'ai effectué les PCR ainsi que le nettoyage, le traitement et l'analyse des données.

Résumé

L'écosystème marin arctique est sujet à de fortes modifications saisonnières, de la nuit totale en hiver à un ensoleillement continu en été. Lors de la transition de l'hiver vers l'été, un bloom phytoplanctonique apparaît. Il a été récemment montré que l'initiation du bloom pouvait avoir lieu sous la banquise avec des concentrations importantes de chlorophylle non suspectées jusqu'à présent. La dynamique de ce bloom est encore mal connue et plus encore la réponse de la communauté bactérienne à cette augmentation de biomasse et de production phytoplanctonique. Dans cette étude, nous avons suivi l'activité et la succession des communautés bactériennes le long de quatre transects depuis des stations de glaces vers des stations en eau ouverte en mer de Baffin. Les points d'échantillonnage en station de glace présentent de faibles concentrations en Chl a associées à une faible abondance et production bactérienne. La concentration en Chl a augmente le long du gradient glace-eau ouverte, des eaux de surfaces vers les eaux profondes, suivi par l'augmentation de l'abondance et de la production bactérienne. Ces augmentations sont accompagnées d'une diminution de la diversité bactérienne ainsi que d'un changement de composition de la communauté bactérienne. Les communautés des bactéries libres dans les stations de glace sont principalement dominées par les Gamma-proteobacteria et les Alpha-proteobacteria, alors que celles des stations en eaux ouvertes sont dominées par les Flavobacteriaceae. Pour la fraction des bactéries attachées aux particules, une forte proportion de Beta-proteobacteria est également observable dans les stations de glace alors que les stations en eau ouverte sont caractérisées par une forte proportion de Flavobacteriaceae. Ce changement de communauté débute sous la glace, avant même que la concentration en Chl a n'augmente, et correspond au début de l'augmentation de l'abondance et de la production bactérienne. Nos résultats mettent en évidence la relation entre le retrait de la banquise, le bloom phytoplanctonique arctique et la dynamique de l'activité et de la composition de la communauté bactérienne. Cette étude souligne l'intérêt de l'échantillonnage spatiale à haute fréquence lors de la fonte de la banquise.

Mots clefs : Océan Arctique ; Bloom phytoplanctonique ; Dynamique spatiale ; Activité bactérienne ; Diversité bactérienne.

1. Introduction

L'océan Arctique est un des écosystèmes les plus sensibles aux changements environnementaux. En effet, on enregistre dans l'océan Arctique une augmentation de température trois fois plus importante comparativement à l'augmentation moyenne de la température globale des océans (Tingley & Huybers 2013, Overland et al. 2017). Cette augmentation de température provoque une diminution importante de l'épaisseur et de l'étendue de la banquise (Comiso et al. 2008, Comiso 2011). La diminution de l'épaisseur de la banquise entraîne une augmentation de l'intensité lumineuse dans la colonne d'eau sous la glace (Perovich et al. 2007). La saison de fonte est également plus longue, entraînant des surfaces découvertes de glace plus larges sur une plus longue période (Markus et al. 2009, Comiso 2011). Tous ces paramètres impactent fortement le bloom phytoplanctonique printanier qui apparaît plus tôt dans l'année, sur une durée plus longue et de manière plus intense (Arrigo et al. 2008, Palmer et al. 2014, Arrigo & van Dijken 2015). Avec cette intensification du bloom, une augmentation de la production primaire a déjà été observée au cours de ces dernières années (Arrigo et al. 2008). Cette augmentation pourrait donc impacter de façon significative les niveaux trophiques supérieurs. Il est donc important d'étudier l'environnement Arctique afin de mieux prévoir l'évolution future de cet écosystème.

Il a déjà été montré qu'un changement de communauté au sein du compartiment phytoplanctonique tout au long du bloom en milieu polaire pouvait induire un changement de la composition de la communauté bactérienne (Alonso-Sáez et al. 2008, Luria et al. 2016, Wilson et al. 2017). Au cours de ces blooms, le phytoplancton excrète de la matière organique dissoute bio-disponible pour le compartiment bactérien (Paulsen et al. 2017) pouvant influencer sur la diversité et la succession des communautés bactériennes. En effet, les taxa bactériens peuvent avoir des capacités différentes de dégradation de la matière organique dissoute phytoplanctonique et des débris particulaires (Pinhassi et al. 2004, Teeling et al. 2012, Tada et al. 2017). La communauté phytoplanctonique impacte donc fortement la communauté bactérienne, mais l'inverse est également vrai. En effet, la production primaire dépend en partie de la boucle microbienne, dans laquelle les bactéries hétérotrophes attachées aux particules et libres dégradent la matière organique dissoute qui va donc être reminéralisée et de nouveau disponible pour le phytoplancton (Azam et al. 1983, Nielsen & Richardson 1989). De plus, les bactéries peuvent également influencer le développement du bloom

phytoplanctonique *via* la production de vitamines, d'agents chélateurs, ou d'hormones qui peuvent stimuler ou entraver la croissance du phytoplancton (Amin et al. 2012, 2015).

En plus de soutenir en partie la production primaire, la boucle microbienne a un impact majeur sur l'efficacité de transfert du carbone provenant du phytoplancton aux niveaux trophiques supérieurs, mais aussi, sur la quantité de carbone disponible pour le transport vertical de celui-ci vers l'océan profond (Nielsen & Richardson 1989). Des études ont par ailleurs démontré que la balance métabolique entre la production primaire et la respiration bactérienne était grandement variable et difficile à déterminer en Arctique en fonction des saisons (Cottrell et al. 2006, Regaudie-de-Gioux & Duarte 2010). En raison du réchauffement climatique, il est essentiel d'avoir une estimation des paramètres qui gouvernent les flux de carbone en Arctique (Vaquer-Sunyer et al. 2010). La quantité et la variabilité de carbone organique passant par le compartiment bactérien, *via* la production ou la respiration, est une des questions majeures pour comprendre le devenir du carbone.

La mer de Baffin, située en Arctique entre les côtes canadienne et groenlandaises, est sujette à de fortes variations saisonnières que ce soit au niveau de la présence/absence de glace, de la température ou de la lumière au sein de la colonne d'eau. Le retrait saisonnier de la banquise entraîne le développement du bloom phytoplanctonique qui débute dans un premier temps sous la banquise en surface et s'enfonce ensuite dans la colonne d'eau avec le retrait de la glace (Arrigo et al. 2012, 2014). A notre connaissance, aucune étude ne s'est focalisée spécifiquement sur le suivi du développement du bloom sur une échelle spatiale étroite en Arctique. C'est pour cela que notre étude s'est concentrée sur la période du bloom phytoplanctonique printanier arctique de son commencement sous la banquise jusqu'à son déclin en eau ouverte sur une zone étroite le long de différents transects longitudinaux. Notre but a donc été de capturer le développement entier du bloom de façon la plus détaillée possible afin d'étudier le développement du compartiment bactérien au cours du bloom et de voir comment les paramètres environnementaux pouvaient impacter cette dynamique. Notre étude est également une des rares en milieu arctique qui regroupe des données d'activités bactériennes, obtenues *via* des mesures de production et de respiration bactérienne, avec des données de composition de la communauté bactérienne, obtenues *via* un séquençage à haut débit de l'ARNr 16S.

2. Matériel et Méthodes

2.1. Echantillonnage

Les échantillons ont été prélevés en mer de Baffin (océan Arctique) lors de la campagne Green Edge à bord du brise-glace CCGS-Amundsen entre le 9 juin et le 10 juillet 2016. Les stations d'échantillonnage étaient distribuées le long de sept transects longitudinaux établis entre les côtes canadiennes et groenlandaises afin de couvrir une large surface du nord au sud (Fig. 1). Un total de 143 stations a été étudié. Ces stations se trouvaient soit en eau libre de glace soit au niveau de la banquise. Toutes les stations ont fait l'objet d'un profil CTD (prof. max. 2098 m). Pour 91 stations, le profil CTD a été complété par des prélèvements d'eau à l'aide de bouteilles Niskin de 12 l montées sur une CTD-rosette, afin d'analyser la concentration en sels nutritifs. Enfin, sur 27 stations un plus grand nombre de paramètres physico-chimiques et biologiques ont été analysés. L'analyse de la diversité bactérienne a été réalisée sur 16 de ces stations pour 6 profondeurs par station.

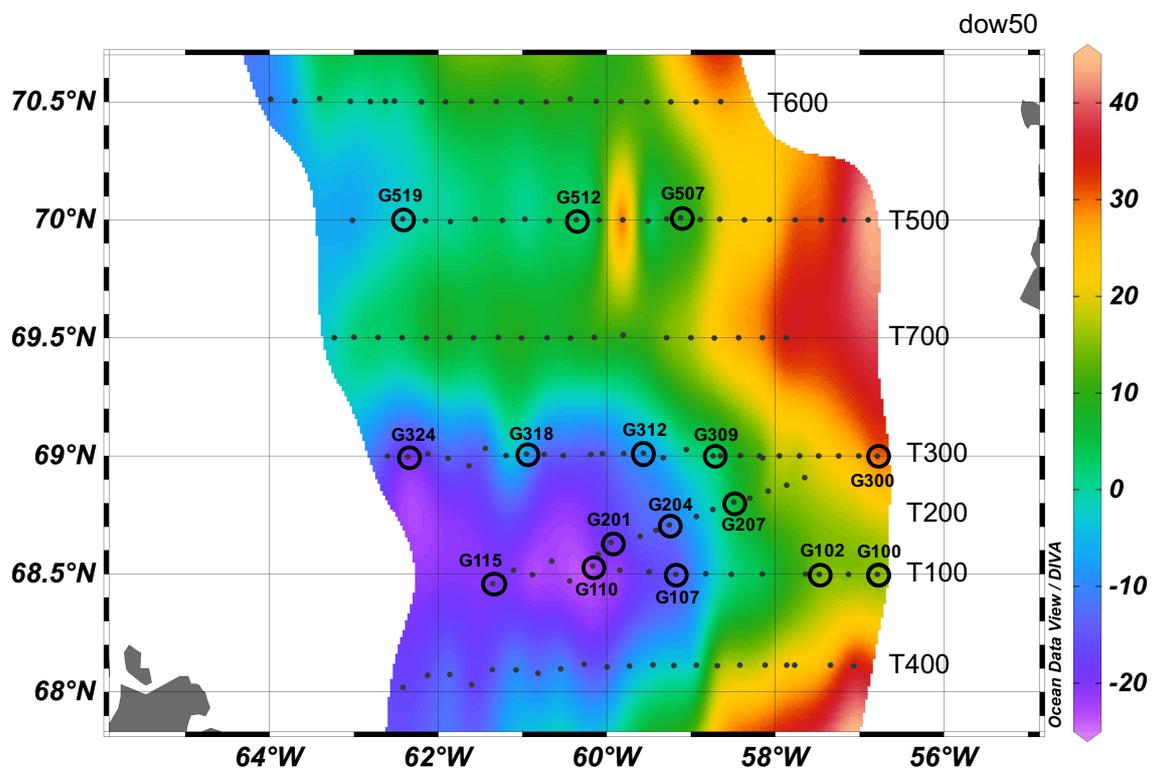


Figure 1 : Carte d'échantillonnage de la campagne Green Edge. Les stations encadrées représentent celles qui ont été échantillonnées pour l'analyse de la diversité bactérienne. L'indice dow50, représenté sur une échelle de couleurs, indique le nombre de jours entre le jour d'échantillonnage de la station et le jour pour lequel la couverture de glace était à 50 % ou moins à cet emplacement.

2.2. Paramètres environnementaux

Les paramètres environnementaux utilisés dans cette étude ont été récupérés de la base de données de Green Edge accessible sur LEFE CYBER Database^{2.0} (www.obs-vlfr.fr/proof/php/GREENEDGE/greenedge.php). Ces paramètres ont été mesurés par les différents partenaires impliqués dans le projet Green Edge et sont résumés dans le tableau S1.

Afin de visualiser les différents paramètres environnementaux dans l'espace, des cartes ont été créées à l'aide du logiciel Ocean Data View (ODV). Les cartes de surface ont été réalisées par l'intégration du paramètre étudié sur les 30 premiers mètres puis moyenné sur ces 30 m. Des cartes transversales ont également été réalisées sur les 5 transects étudiés. Les données ont été interpolées entre les différents échantillons par la méthode de DIVA gridding (Troupin et al. 2012).

2.3. Production et respiration bactérienne

Les échantillons ayant servi aux mesures de production bactérienne (BP) et de respiration bactérienne (BR) ont été prélevés des bouteilles Niskin en les filtrant sur une large maille (100 μm) afin d'enlever les gros agrégats, le zooplancton et les gélatineux.

La BP a été mesurée pour 8 à 10 profondeurs par station, réparties dans les 350 premiers mètres. A certaines stations, la BP a également été mesurée après filtration de l'échantillon sur une capsule filtrante de 1 μm (Polycap Whatman). La BP a été déterminée par incorporation de $[\text{H}^3]$ -Leucine (Kirchman et al. 1985) suivant le protocole modifié pour la microcentrifugation (Smith & Azam 1992). Des aliquots de 1,7 ml ont été incubés en triplicats avec un mélange équimolaire de leucine non radioactive (Sigma) et de $[\text{H}^3]$ -Leucine (Perkin Elmer) pendant 4 h à l'obscurité à 1,5°C. L'incorporation de leucine a été ensuite convertie en production de biomasse carbonée ($\mu\text{gC l}^{-1} \text{d}^{-1}$) en utilisant un facteur de conversion de 1,5 kg C mol leucine⁻¹ (Simon & Azam 1989).

La BR a été mesurée sur une à trois profondeurs par station. Pour cela, chaque échantillon (3 l) a été filtré par gravité au travers d'une capsule filtrante Polycap Whatman de 1 μm afin de mesurer plus spécifiquement la respiration liée aux bactéries dans le filtrat. La BR a été déterminée par la méthode Winkler (Carrit & Carpenter 1966). Des bouteilles en verre hermétiques calibrées de 120 ml (BOD) ont été remplies avec le filtrat de chaque échantillon

par siphonage en veillant à ne pas introduire de bulles d'air. Pour cela, une surverse d'un volume correspondant à 2-3 fois de celui de la BOD a été effectuée. La concentration initiale en oxygène dissous a été déterminée sur trois BOD par échantillon, en les fixant immédiatement avec du $MnCl_2$ puis du $NaOH + NaI$. Ces BOD ont été conservées immergées à $1,5^\circ C$ dans le noir jusqu'au moment de l'analyse. Les BOD n'ayant pas reçu de réactifs ont été incubées dans les mêmes conditions pendant 120 h avant d'être fixées à leur tour. Cette durée d'incubation a été déterminée lors d'essais préliminaires comme étant celle nécessaire pour mesurer une variation significative d'oxygène dissous liée à l'activité bactérienne. La concentration en oxygène dissous a été déterminée pour chaque BOD au moyen d'un titreur potentiométrique Mettler Toledo DL22 (Carignan et al. 1998). La BR a été exprimée en $\mu g C l^{-1} d^{-1}$ en utilisant un quotient respiratoire de 1 (del Giorgio & Cole 1998).

La demande bactérienne en carbone (BCD) de la fraction $< 1 \mu m$ a été calculée suivant l'équation : $BCD = BP + BR$. L'efficacité de croissance bactérienne (BGE) a été calculée suivant l'équation : $BGE = BP / (BP + BR)$. Cette BGE a été calculée en prenant en compte la BP mesurée sur la fraction $< 1 \mu m$, c'est-à-dire la même que celle utilisée pour la mesure de la BR.

2.4. Diversité bactérienne

Afin d'étudier la diversité des bactéries et des Archaea, 3 l de six profondeurs par station ont été filtrés en série au moyen d'une pompe péristaltique sur des filtres polycarbonate de $20 \mu m$ puis de $3 \mu m$ (Millipore, diamètre 47 mm), et enfin sur un Sterivex-GV® (Millipore) de $0,22 \mu m$ de porosité. Les filtres et les Sterivex ont été conservés avec du *RNAlater* (Qiagen) et placés à $-80^\circ C$ jusqu'à extraction de l'ADN.

2.5. Extraction ADN et séquençage du gène 16S RNAr

L'ADN a été extrait à l'aide du kit d'extraction ZR Fungal/Bacterial DNA MiniPrep™ (ZYMO Research) en suivant les instructions du fabricant avec une phase initiale de lyse comprenant 45 min à $37^\circ C$ de digestion par du lysozyme et 1 h de digestion par de la protéinase K à $55^\circ C$.

Trois PCR indépendantes ont été réalisées sur chaque échantillon afin d'amplifier la région V4-V5 du gène bactérien ARNr 16S à l'aide du mix KAPA2G Fast HotStart ReadyMix

(Sigma) avec les amorces 515F-Y (5'-GTGYCAGCMGCCGCGGTAA-3') et 926R (5'-CCGYCAATTYMTTTRAGTTT-3') de Parada et al. (2016). Chaque PCR a été vérifiée par électrophorèse puis les triplicats ont été regroupés. Le séquençage MiSeq Illumina a été réalisé avec la chimie V3 en 2 x 250 pb par la plateforme GeT-PlaGe de Genotoul (Toulouse, France).

2.6. Analyses des séquences

Les séquences ont été traitées et nettoyées à l'aide du logiciel Mothur version 1.39.5 (Schloss et al. 2009) en utilisant les paramètres par défaut en suivant le protocole de MiSeq SOP (Kozich et al. 2013). Brièvement, les séquences < 300 pb et > 500 pb ont été exclues, ainsi que les chimères à l'aide de l'algorithme VSEARCH (Rognes et al. 2016). Les séquences uniques (singletons) ont également été enlevées du jeu de données. Ensuite, toutes les séquences ont été classifiées *via* la méthode de Wang (Wang et al. 2007) par comparaison avec la base de données taxonomique de SILVA version 128 (Glöckner et al. 2017). Les séquences classifiées en tant que chloroplastes ou cyanobactéries ont été exclues. Les séquences ayant 99 % de similarité ont été ensuite regroupées en Unités Taxonomiques Opérationnelles (OTUs) par la méthode OptiClust (Westcott & Schloss 2017). Afin de valider la propreté des échantillons et définir une valeur seuil pour le nombre de séquences minimum contenues dans une OTU, des blancs et un contrôle constitué d'un mélange connu d'espèces bactériennes dit « MOCK » (20 Strain Even Mix Genomic Material, ATCC[®] MSA-1002[™]) ont été analysées. A la suite de cette analyse, les OTUs contenant moins de 20 séquences ont été éliminées. Une séquence représentative de chaque OTU a été classifiée sur la base de la précédente classification afin d'obtenir une taxonomie consensus pour chaque OTU. Pour la suite des analyses, afin de limiter les biais de calculs et permettre la comparaison des différents échantillons, les échantillons contenant moins de 1 500 séquences ont été enlevés et les données ont été transformées en proportion relative.

2.7. Analyses statistiques

Toutes les analyses statistiques ainsi que les différentes figures ont été réalisées à l'aide du logiciel R (<http://www.R-project.org/>). Toutes les variables environnementales ont

été centrées et réduites de façon à ce que les analyses multivariées ne soient pas influencées par les différences de magnitudes des différentes unités de ces variables. L'analyse en composante principale (ACP) a donc été réalisée sur ce jeu de données transformé afin de savoir comment les échantillons se répartissaient en fonction des différents paramètres environnementaux.

Une analyse discriminante de redondance (RDA) a été effectuée afin de visualiser comment les paramètres environnementaux expliquent la variance de la composition de la communauté bactérienne, et de déterminer la répartition des échantillons en fonction de leur composition. Pour cela, les données de diversité ont été préalablement transformées à l'aide de la transformation de Hellinger. La similarité entre les différentes communautés a été représentée en utilisant une échelle se focalisant sur les différences inter-espèces de manière à ce que la distance entre les échantillons soit facilement interprétable. Un test de Monte Carlo a été réalisé afin d'évaluer statistiquement la significativité de la variance de la communauté bactérienne expliquée par chaque paramètre indépendamment des autres. Puis, une sélection des paramètres environnementaux influençant le plus la variabilité de la communauté bactérienne a été déterminée à l'aide de la méthode « forward selection ».

Dans le but de déterminer s'il existait une différence significative entre les groupes d'échantillons formés par la RDA, une PERMANOVA (adonis) a été réalisée en se basant sur une matrice de similarité calculée à l'aide de la distance de Bray-Curtis. Celle-ci s'avérant positive, une Pairwise Adonis a été réalisée afin de déterminer quels étaient les groupes significativement différents les uns des autres sur la même matrice de similarité.

La richesse spécifique (Chao1) et l'indice de Shannon ont été calculés à l'aide du logiciel Mothur. Afin de déterminer des différences significatives entre les différents groupes pour ces deux paramètres, une ANOVA a été réalisée.

Dans le but de visualiser quelles OTUs étaient majoritaires dans les différents groupes, une heatmap a été réalisée en regroupant les échantillons en fonction de leur similarité basée sur la distance de Bray-Curtis. Cette similarité a été calculée sur l'ensemble des OTUs, mais seules les 50 plus abondantes ont été représentées.

3. Résultats

3.1. Paramètres environnementaux

Les stations sont réparties le long de 7 transects longitudinaux allant de 57°W à 63°W et de 68°N à 70,5°N (Fig. 1). Ces transects incluent des stations de glace, correspondant aux valeurs de jours en eau ouverte (Days of Open Water = dow50) négatives, et des stations en eau libre, correspondant aux valeurs positives de dow50 (Fig. 1). Pour la suite de cette étude, seuls quatre transects seront décrits, correspondant à ceux sélectionnés pour l'étude de la diversité (T100, T200, T300 et T500). Les trois transects les plus au sud (T100, T200 et T300) sont majoritairement recouverts de glace à l'ouest alors que les stations en eau libre sont situées à l'est. Le transect le plus au nord de cette étude (T500), se situe majoritairement dans la zone d'eau libre et ne possède qu'une station en zone de glace/marge dans la partie la plus à l'ouest. Les différents paramètres physico-chimiques sont fortement influencés par la couverture de glace : la température, la salinité et les concentrations de carbone et azote organique dissous et particulaires sont plus élevées en eau libre, alors que les concentrations en nutriments inorganiques sont plus élevées sous la glace (Fig. S1). Concernant les paramètres biologiques, on observe les valeurs maximales de Chl α et de production primaire (PP) pour les stations situées à la marge de la banquise (stations G107 et G204) et dans une zone d'eau ouverte la plus au nord (G617). En revanche, les plus fortes valeurs de biomasse (BA) et de production bactérienne (BP) se concentrent dans une zone d'eau ouverte plus au sud (G300). La structuration verticale des paramètres étudiés est relativement homogène sous la glace (Fig. 2, S2, S3 et S4). Au niveau de la marge (G107 pour le transect T100), on observe un début de gradient avec des valeurs plus élevées de carbone organique particulaire (POC) et de PP en surface. Le gradient vertical se fait ensuite de plus en plus marqué en direction de la zone d'eau ouverte pour les paramètres tels que les nitrates (NO $_3$), le carbone organique dissous (DOC), la Chl α , la BA et la BP.

Dynamique spatiale de l'activité et de la diversité bactérienne en mer de Baffin (Océan Arctique) lors du bloom phytoplanctonique printanier

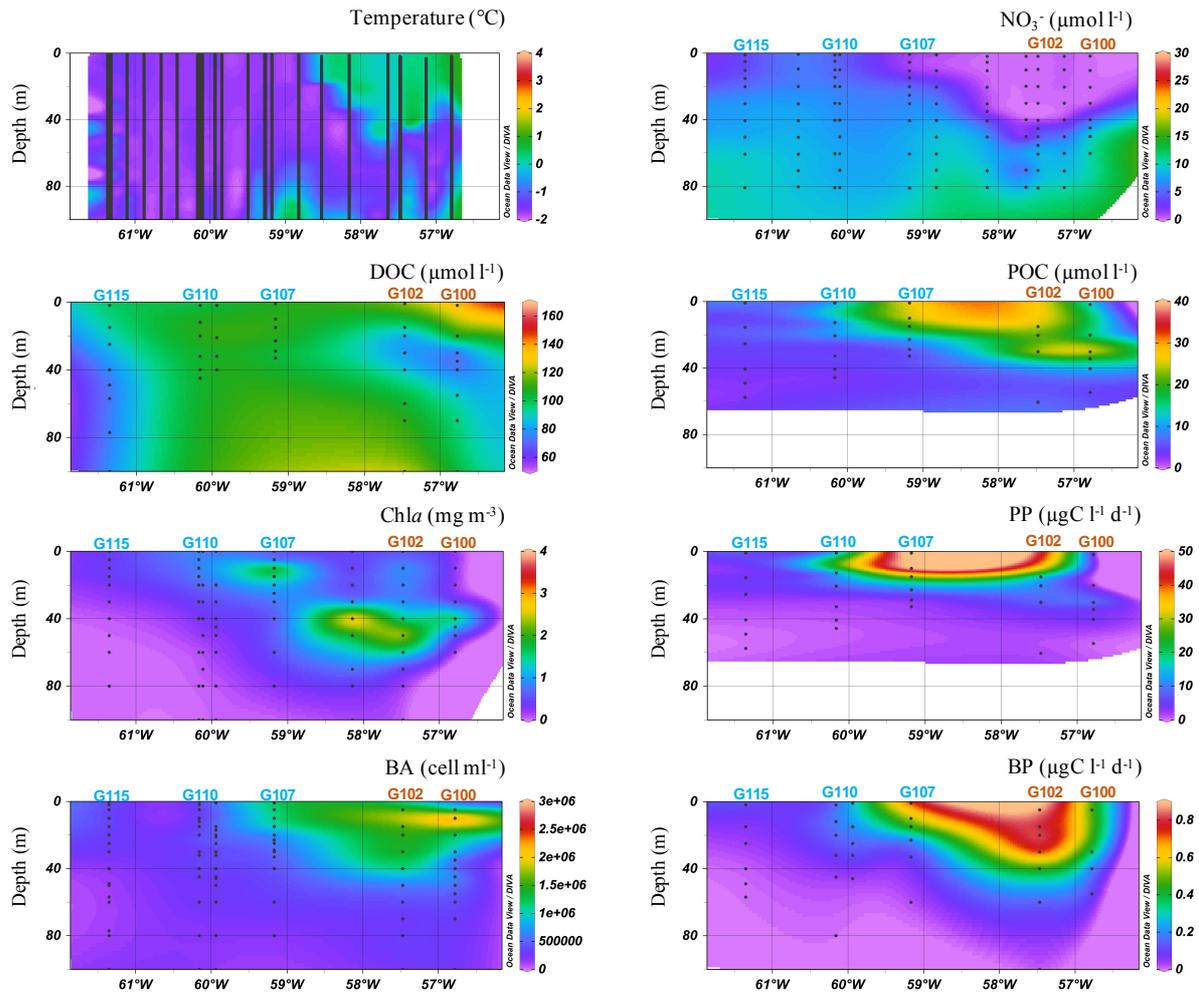


Figure 2 : Cartes transversales des différents paramètres en fonction de la profondeur pour le transect T100. Les stations en bleue représentent les stations avec un dow50 négatif et les stations en rouges les stations ayant un dow50 positif. DOC : carbone organique dissous ; POC : carbone organique particulaire ; PP : production primaire ; BA : abondance bactérienne ; BP : production bactérienne.

L'analyse en composante principale des différents paramètres physiques, chimiques et biologiques mesurés, montre que la température et la dow50 sont corrélées avec la longitude, avec des valeurs plus importantes à l'est (Fig. 3a). La Chla et la PP co-varient avec le POC et l'azote organique particulaire (PON). Ces deux groupes de variables sont anti-corrélés avec les nutriments inorganiques (SiOH_4 , PO_4 , NO_3 et NO_2). En ce qui concerne les paramètres bactériens, la BA est étroitement liée au POC et au PON, alors que la BP semble plus influencée par la température.

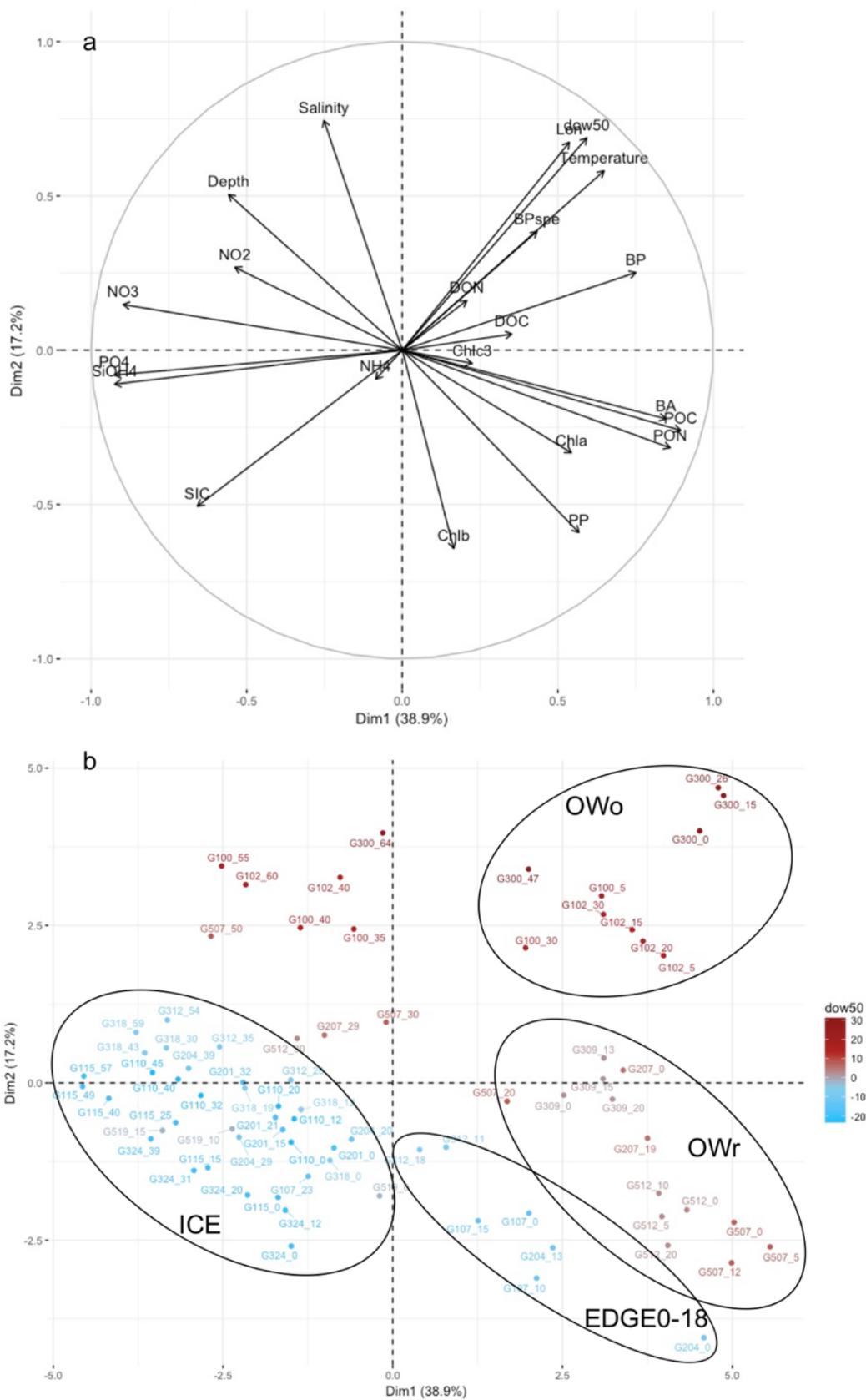


Figure 3 : Analyse en composante principale (ACP) des paramètres environnementaux. a : représentation des variables, b : répartition des échantillons. ICE : échantillons de stations de glace + ceux supérieurs à 20 m de profondeur des stations de marge ; EDGE0-18 : échantillons à moins de 20 m de profondeur pour les stations de marge ; OWr : échantillons de stations d'eau ouverte dont la glace s'est retirée entre 2 et 8 jours ; OWo : échantillons de station d'eau ouverte dont la glace s'est retirée entre 15 et 31 jours.

Cette analyse permet également de mettre en évidence cinq groupes d'échantillons (Fig. 3b). Le premier groupe correspond aux échantillons des stations de glace ainsi qu'aux échantillons en zone de marge (G107, G204, G312) prélevés à plus de 20 m de profondeur. Ce groupe dénommé « ICE » est caractérisé par de fortes concentrations en nutriments, de faibles concentrations en POC et de faibles valeurs de PP et BP (Fig. 3a & 3b, Tab. 1 & 2). Le second groupe dénommé « EDGE0-18 », correspond aux échantillons des stations se trouvant en zone de marge d'une profondeur inférieure à 20 m. Ce groupe est caractérisé par des valeurs plus importantes de *Chla*, de *Chlb* et de PP. Le troisième groupe est composé des échantillons des stations situées en eau ouverte d'une profondeur inférieure à 30 m et dont la glace s'est retirée récemment (depuis 2 à 8 jours). Ce groupe dénommé « OWr » (Open Water recent) est principalement caractérisé par de fortes valeurs de matière organique particulaire (POM), de PP et de BA. Le quatrième groupe est également composé d'échantillons de stations situées en eau ouverte d'une profondeur inférieure à 30 m, mais cette fois ci dont la glace s'est retirée depuis plus de 15 jours. Ce groupe, dénommé « OWo » (Open Water old), possède des températures plus importantes que les autres et de fortes valeurs de BP. Les caractéristiques de chaque groupe d'échantillons discriminées au moyen de l'ACP sont indiquées dans les tableaux 1 & 2.

Un gradient de PP et de BP est observable avec les plus faibles valeurs au niveau des stations de glace et les plus fortes en eau ouverte. En revanche, pour la PP, une chute est observable entre les eaux ouvertes récentes et les eaux ouvertes anciennes. Les groupes « ICE » et « EDGE0-18 » présentent des valeurs similaires de BR ($\sim 11 \mu\text{g C l}^{-1} \text{d}^{-1}$), alors que le groupe OWr présente une valeur plus faible ($3,11 \mu\text{g C l}^{-1} \text{d}^{-1}$) (Tableau 2). En ce qui concerne la BGE, la tendance inverse est observée. La BCD des stations « ICE » excède la PP, alors que le rapport inverse est observé pour les stations « EDGE0-18 » et « OWr ». Le test de corrélation de Spearman montre que la *Chla* est significativement corrélée à la BA et que la PP est significativement corrélée à la BP et à la BA (Fig. 4).

Chapitre II

Tableau 1 : Valeurs moyennes de différents paramètres environnementaux pour chacun des groupes d'échantillons déterminées au moyen de l'ACP. Les valeurs ont été calculées pour les échantillons prélevés dans les 30 premiers mètres, avec l'indication de l'écart-type (\pm), du nombre d'échantillons (n) et des valeurs minimales et maximales (entre parenthèses). DOC : carbone organique dissous ; DON : azote organique dissous ; POC : carbone organique particulaire ; PON : azote organique particulaire ; BA : abondance bactérienne.

Variables environnementales	ICE	EDGE0-18	OWr	OWo
	Ice + Edge > 20m (n = 23)	Edge 0-18m (n = 7)	Open Water recent (n = 14)	Open Water old (n = 9)
dow50 (jours)	-23 – -2	-15 – -8	2 – 8	15 – 31
SIC	0.95 \pm 0.06 (0.84 – 0.99)	0.96 \pm 0.02 (0.93 – 0.97)	0.09 \pm 0.17 (0 – 0.41)	0 \pm 0 (0 – 0)
Temperature (°C)	-1.60 \pm 0.09 (-1.69 – -1.33)	-1.61 \pm 0.06 (-1.69 – -1.54)	-1.04 \pm 0.51 (-1.69 – -0.12)	0.50 \pm 0.63 (-0.72 – -1.30)
Salinité	33.02 \pm 0.44 (32.06 – 33.51)	32.69 \pm 0.24 (32.38 – 33.03)	32.92 \pm 0.55 (31.62 – 33.55)	33.56 \pm 0.08 (33.48 – 33.66)
NO ₃ + NO ₂ ($\mu\text{mol l}^{-1}$)	5.49 \pm 1.03 (3.99 – 8.6)	2.03 \pm 1.02 (0.1 – 3.57)	1.73 \pm 2.5 (0.01 – 7.634)	0.31 \pm 0.52 (0 – 1.16)
NH ₄ ($\mu\text{mol l}^{-1}$)	0.75 \pm 1.84 (0.03 – 7.69)	0.82 \pm 1.04 (0.08 – 3.14)	0.22 \pm 0.20 (0.01 – 0.65)	0.13 \pm 0.13 (0.02 – 0.31)
PO ₄ ($\mu\text{mol l}^{-1}$)	0.79 \pm 0.13 (0.57 – 1.02)	0.40 \pm 0.14 (0.17 – 0.62)	0.33 \pm 0.22 (0.08 – 0.79)	0.17 \pm 0.05 (0.10 – 0.25)
SiOH ₄ ($\mu\text{mol l}^{-1}$)	7.6 \pm 1.59 (5.24 – 11.38)	3.91 \pm 1.34 (1.38 – 5.99)	2.58 \pm 1.52 (0.56 – 5.99)	1.65 \pm 0.39 (0.97 – 2.35)
DOC ($\mu\text{mol l}^{-1}$)	114 \pm 21 (85 – 151)	123 \pm 31 (82 – 180)	139 \pm 55 (10 – 242)	112 \pm 43 (53 – 174)
DON ($\mu\text{mol l}^{-1}$)	14.26 \pm 7.62 (5.46 – 30.58)	10.13 \pm 4.06 (4.95 – 17.69)	13.85 \pm 7.53 (5.97 – 37.12)	18.65 \pm 12.69 (5.72 – 39.02)
POC ($\mu\text{mol l}^{-1}$)	8.42 \pm 2.67 (2.40 – 12.99)	23.91 \pm 10.26 (13.16 – 44.38)	36.72 \pm 13.70 (10.73 – 61.63)	21.16 \pm 4.65 (13.24 – 26.28)
PON ($\mu\text{mol l}^{-1}$)	1.39 \pm 0.46 (0.60 – 2.17)	3.21 \pm 0.83 (2.09 – 4.21)	4.13 \pm 1.47 (1.54 – 6.52)	2.51 \pm 0.66 (1.63 – 3.30)
Chla (mg m^{-3})	0.68 \pm 0.27 (0.19 – 1.19)	1.46 \pm 0.66 (0.71 – 2.49)	2.83 \pm 2.25 (0.66 – 9.58)	0.55 \pm 0.34 (0.21 – 0.92)
Chlb (mg m^{-3})	0.13 \pm 0.1 (0.02 – 0.40)	0.17 \pm 0.1 (0.1 – 0.34)	0.13 \pm 0.07 (0.04 – 0.31)	0.01 \pm 0.004 (0.01 – 0.02)
Chlc (mg m^{-3})	0.04 \pm 0.02 (0.01 – 0.1)	0.07 \pm 0.03 (0.03 – 0.11)	0.23 \pm 0.44 (0.02 – 1.77)	0.06 \pm 0.04 (0.01 – 0.11)
BA ($10^5 \text{ cell ml}^{-1}$)	6.03 \pm 2.1 (2.2 – 11.6)	13.7 \pm 4.1 (10.3 – 22.6)	15.3 \pm 6.5 (6.6 – 28.9)	12.4 \pm 2.6 (9.3 – 15.8)

Dynamique spatiale de l'activité et de la diversité bactérienne en mer de Baffin (Océan Arctique) lors du bloom phytoplanctonique printanier

Tableau 2 : Valeurs moyennes des 30 premiers mètres et écarts-types des différents paramètres biologiques. *n* : nombre d'échantillons pris en compte dans chaque groupe. PP : Production primaire ; BPtrot : Production bactérienne de la communauté totale ; BP<1µm : Production bactérienne de la communauté inférieure à 1µm ; BGE : Efficacité de croissance bactérienne ; BCD : Demande bactérienne en carbone.

	ICE (n = 5)	EDGE0-18 (n = 2)	OWr (n = 5)	OWo (n = 9)
PP (µgC l ⁻¹ d ⁻¹)	7.6 ± 2.7	20.4 ± 14.7	29.2 ± 14.1	5.93 ± 3.65
BPtrot (µgC l ⁻¹ d ⁻¹)	0.26 ± 0.31	0.32 ± 0.27	0.57 ± 0.08	0.76 ± 0.44
BP < 1 µm (µgC l ⁻¹ d ⁻¹)	0.04 ± 0.05	0.04 ± 0.01	0.03 ± 0.01	NA
BR < 1 µm (µgC l ⁻¹ d ⁻¹)	11.9 ± 6.7	11.1 ± 2.3	3.3 ± 2.3	NA
BGE < 1µm (%)	0.6 ± 1	0.3 ± 0.1	1.3 ± 1.1	NA
BCD < 1µm (µgC l ⁻¹ d ⁻¹)	12 ± 7	11 ± 2	3 ± 2	NA
BCD : PP	1.65 ± 0.8	0.68 ± 0.38	0.13 ± 0.11	NA

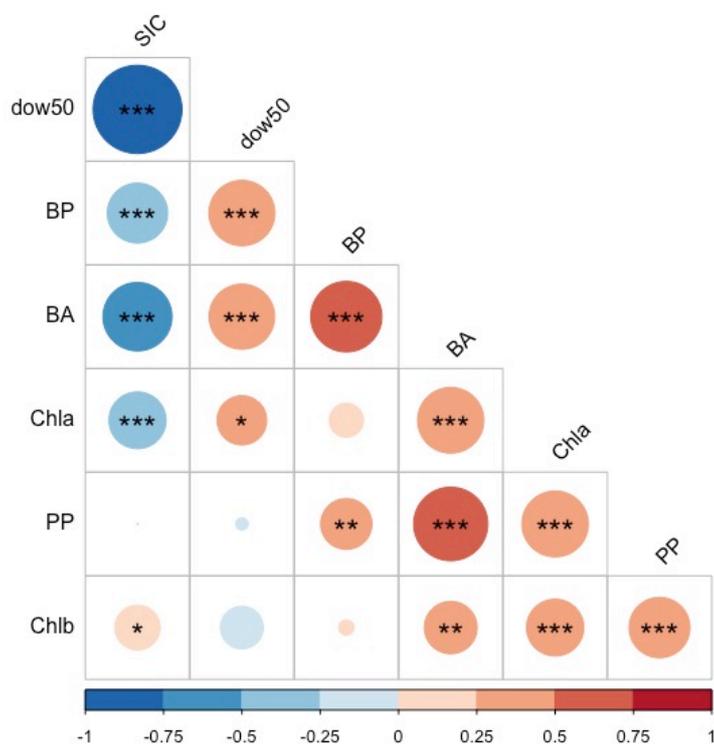


Figure 4 : Corrélations de Spearman entre les paramètres de glace et les paramètres biologiques ainsi qu'entre les paramètres biologiques. SIC : Concentration de la glace ; dow50 : nombre de jours avant ou depuis le retrait de la glace ; BP : Production bactérienne ; BA : Abondance bactérienne ; PP : Production primaire. * : $p < 0,05$; ** : $p < 0,01$; *** : $p < 0,001$

3.2. Diversité et composition de la communauté bactérienne

Après le nettoyage des séquences et la suppression des singletons, le jeu de données pour le ARNr 16S contenait 8 445 OTUs pour un total de 281 échantillons et 50 440 séquences. Les courbes de raréfaction montrent que la profondeur de séquençage permet d'avoir une bonne idée de la diversité présente pour le compartiment bactérien (dans cette étude, nous regroupons sous ce terme les bactéries et les Archées) (Fig. S5). A la suite de cette analyse, les échantillons possédant moins de 1 500 séquences, et donc de qualité non satisfaisante, ont été retirés de nos analyses, donnant un total de 277 échantillons. Les fractions 0,2-3 μm , 3-20 μm et $> 20 \mu\text{m}$ comprenaient 102, 87 et 88 échantillons respectivement.

3.2.1. Etude de la fraction des bactéries libres (0,2-3 μm)

Parmi les 102 échantillons présents dans la fraction 0,2-3 μm , la majorité d'entre eux (i.e., 92) représentait des échantillons prélevés dans les 100 premiers mètres de la colonne d'eau. C'est sur ces derniers échantillons que nous avons concentré notre analyse.

Dans le but de déterminer le lien entre chacune des variables environnementales et la composition de la communauté bactérienne, les données de séquençage ont fait l'objet d'une analyse discriminante de redondance (RDA). Les deux premiers axes de la RDA expliquent respectivement 33 et 8 % de la variation de la composition de la communauté bactérienne. La significativité globale de ce modèle a été testée par le test de Monte Carlo ($p < 0,05$). Ce test a aussi été réalisé afin de tester la variance expliquée par chaque variable indépendamment des autres variables et indépendamment de leur ordre dans le modèle. La *p-value* a été corrigée par la correction de Holm pour les modèles multiples (Tab. S2). Les variables influençant le plus les changements de la communauté bactérienne ont été déterminées par « forward selection ». Brièvement, des variables explicatives ont été ajoutées jusqu'à ce que l'ajout d'autres paramètres n'améliore plus la significativité du modèle ($p < 0,05$). D'après cette analyse, 11 paramètres expliquent de façon significative la variation de la composition de la communauté bactérienne : SIC, dow50, température, salinité, NO_3 , NO_2 , PO_4 , SiOH_4 , DON, BA et BP. Le détail des R^2 et *p-value* de chacun de ces paramètres peut être trouvé dans le tableau S3.

La RDA montre une séparation nette entre deux types de communautés bactériennes du groupe ICE précédemment défini (Fig. 5). Les transects T100 et T200 semblent présenter une composition de la communauté bactérienne similaire, alors que celle du transect T300 serait similaire à celle du transect T500. Ces deux groupes de glace seront par la suite appelés ICE1-2 et ICE3-5 respectivement. La composition de la communauté bactérienne du groupe ICE1-2 est significativement différente de celle du groupe ICE3-5 ($p < 0,05$, Tab. S4). Une séparation apparaît également entre les échantillons de surface (EDGE0-18) et ceux plus en profondeur (EDGE>20) dans les stations de marge. Cette séparation est appuyée par une différence significative de la composition de la communauté bactérienne ($p < 0,05$). Elle rejoint également celle qui avait été faite par rapport aux paramètres environnementaux. Enfin, les échantillons des groupes OWr et OWo semblent séparés mais en raison de la forte variabilité de distribution des échantillons, cette différence est non significative ($p > 0,05$). Dans le cas du groupe OWr, une des raisons de la dispersion des échantillons est expliquée par la profondeur : les échantillons prélevés à plus de 30 m de profondeur sont disjoints des autres. Dans l'ensemble, au niveau de la composition de la communauté bactérienne, des différences significatives sont trouvées entre les groupes de glace, de marge et d'eau ouverte (Tab. S4). Ainsi, un gradient au niveau de la composition des communautés bactériennes semble s'opérer suivant la couverture de glace (Fig. 5).

Dans les trente premiers mètres de profondeur, la richesse spécifique (indice Chao1) des échantillons au sein des différents groupes définis grâce à la RDA, semble assez homogène (Fig. 6). Il n'y a d'ailleurs aucune différence significative entre ces groupes ($p > 0,05$). La diversité (indice de Shannon) est beaucoup plus variable d'un groupe à l'autre (Fig. 6). Le groupe ICE3-5 possède une grande variabilité en ce qui concerne sa diversité. Il n'est donc pas significativement différent des autres groupes ($p > 0,05$) excepté pour le groupe OWo ($p < 0,05$). Les groupes ICE1-2 et EDGE>20 possèdent une diversité similaire ($p > 0,05$) et significativement supérieure aux autres groupes ($p < 0,05$). La diversité décroît ensuite de 12 % pour les groupes EDGE0-18 et OWr qui ne sont pas significativement différents l'un de l'autre ($p > 0,05$). Cette diversité décroît encore de 12 % pour OWo qui possède une diversité significativement plus faible que les autres groupes ($p < 0,05$).

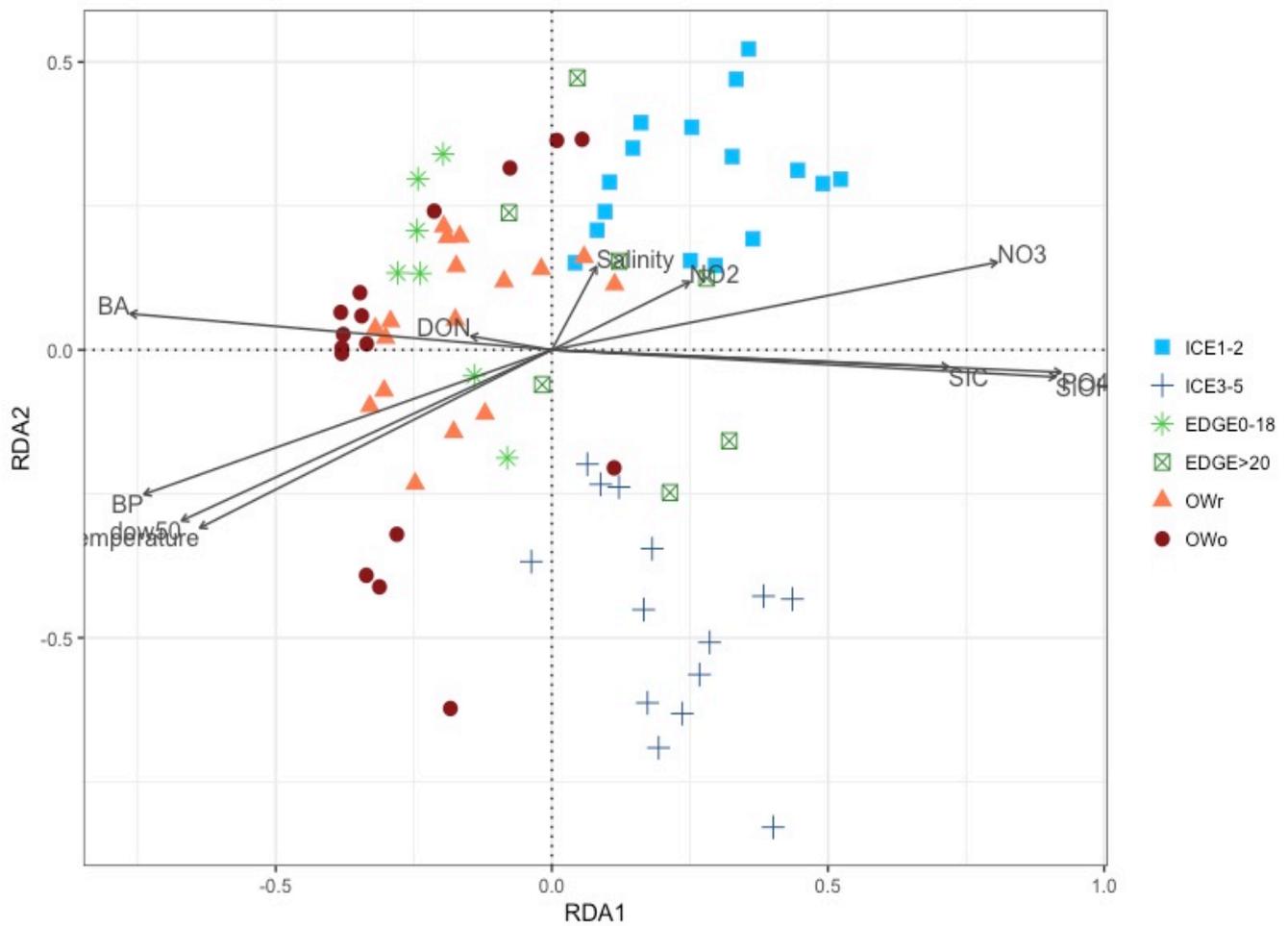


Figure 5 : Analyse discriminante de redondance (RDA) entre les paramètres environnementaux centrés et réduits et la composition de la communauté bactérienne basée sur la distance de Bray-Curtis. ICE1-2 : Stations de glace des transects T100 et T200 ; ICE3-5 : Stations de glace des stations T300 et T500 ; EDGE0-18 : Echantillons entre 0 et 18 m de profondeur des stations de marges ; EDGE>20 : Echantillons supérieurs à 20 m de profondeur des stations de marges ; OWr : Stations en eau ouverte dont la glace s'est retirée entre 2 et 8 jours ; OWo : Stations en eau ouverte dont la glace s'est retirée depuis plus de 15 jours.

Dynamique spatiale de l'activité et de la diversité bactérienne en mer de Baffin (Océan Arctique) lors du bloom phytoplanctonique printanier

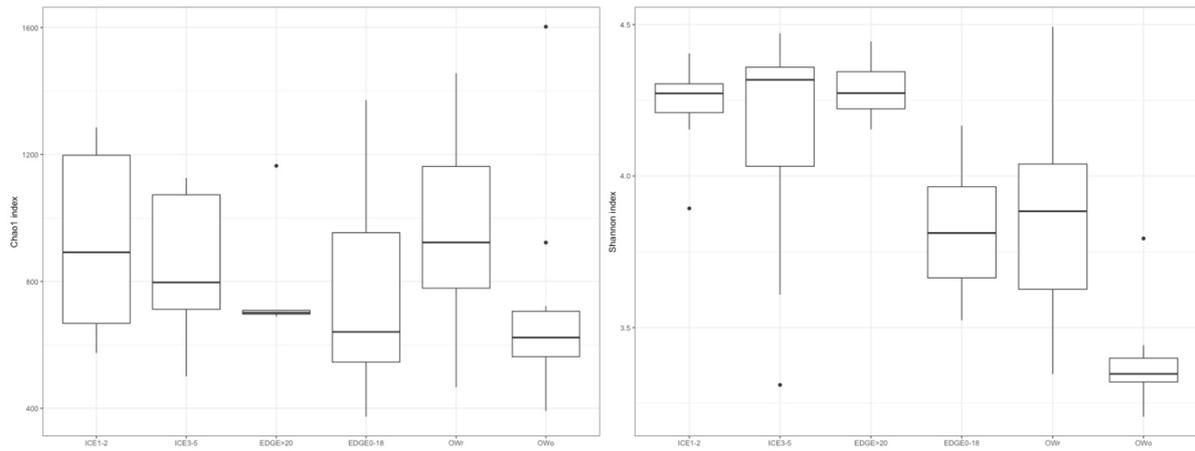


Figure 6 : Richesse spécifique (Chao1, panel de gauche) et diversité de Shannon (panel de droite) en fonction des différents groupes d'échantillons pour les 30 premiers mètres de profondeur.

Un dendrogramme de similarité basée sur la distance de Bray-Curtis a été réalisé à partir de l'ensemble des échantillons exceptés ceux prélevés à plus de 100 m (Fig. 7). La logique de groupement mise en évidence par la RDA est retrouvée.

En se focalisant sur les 50 OTUs les plus abondantes de l'ensemble du jeu de données, on observe que le groupe ICE1-2 est caractérisé par une très forte proportion de l'OTU13 associée au genre *Acinetobacter* (Gammaproteobacteria, Pseudomonadale) alors que le groupe ICE3-5 présente une proportion très élevée de l'OTU5 qui est également associée au genre *Acinetobacter*. Les échantillons du groupe OWs et les échantillons les plus en surface du groupe OWr sont quant à eux caractérisés par une forte proportion relative de l'OTU1 correspondant au genre *Polaribacter* (Flavobacteria) et de l'OTU3 correspondant au genre *Balneatrix* (Gammaproteobacteria, Oceanospirale). Ces deux OTUs sont également abondantes mais en proportions moindres dans les échantillons les plus en profondeur du groupe OWr et les échantillons du groupe EDGE0-18. Pour le groupe EDGE>20, l'OTU1 (*Polaribacter*) est retrouvée dans les mêmes proportions que dans le groupe précédent alors que la proportion de l'OTU3 (*Balneatrix*) est nettement plus faible. Il semble donc y avoir un gradient dans l'apparition de ces deux OTUs le long du gradient de glace. On observe également le long de ce gradient, l'apparition d'une grande partie des 50 OTUs les plus abondantes.

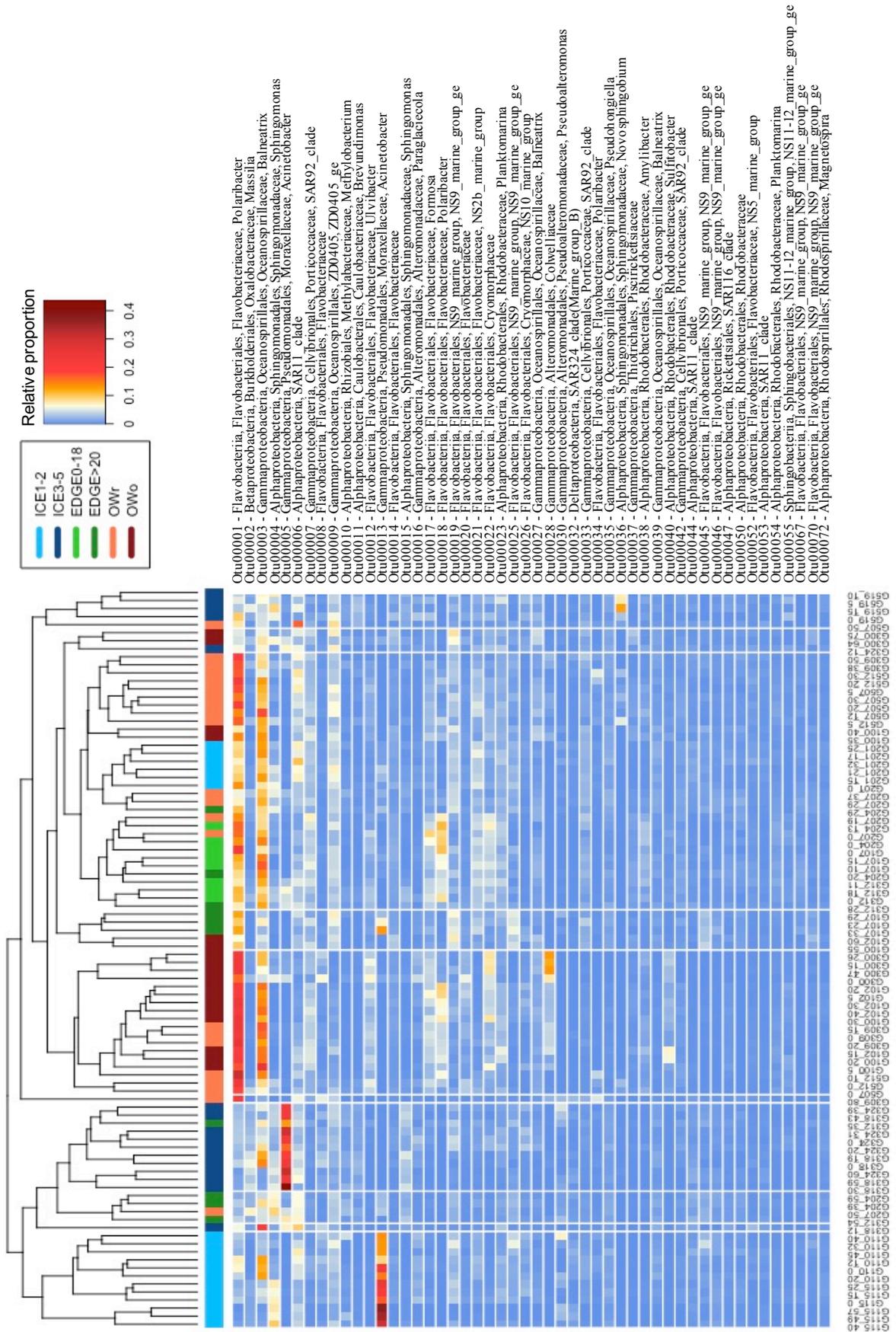


Figure 7 : Heatmap représentant les 50 OTUs les plus abondantes. Le dendrogramme a été réalisé à partir de la distance de Bray-Curtis. L'échelle de couleurs représente la proportion relative de chaque OTU au sein de l'échantillon.

3.2.2. Comparaison avec les fractions de bactéries attachées à des particules (3-20 μm et $> 20 \mu\text{m}$)

Une comparaison de la diversité entre les différents groupes d'échantillons puis des différentes fractions de taille a été faite à un niveau taxonomique relativement large (Fig. 8). Les échantillons des différents groupes sont principalement dominés par les Bacteroidetes et les Proteobacteria. De façon générale, la proportion de Proteobacteria diminue des stations de glace vers les stations d'eaux ouvertes plus anciennes, laissant la place aux Bacteroidetes et plus spécifiquement aux Flavobacteraceae.

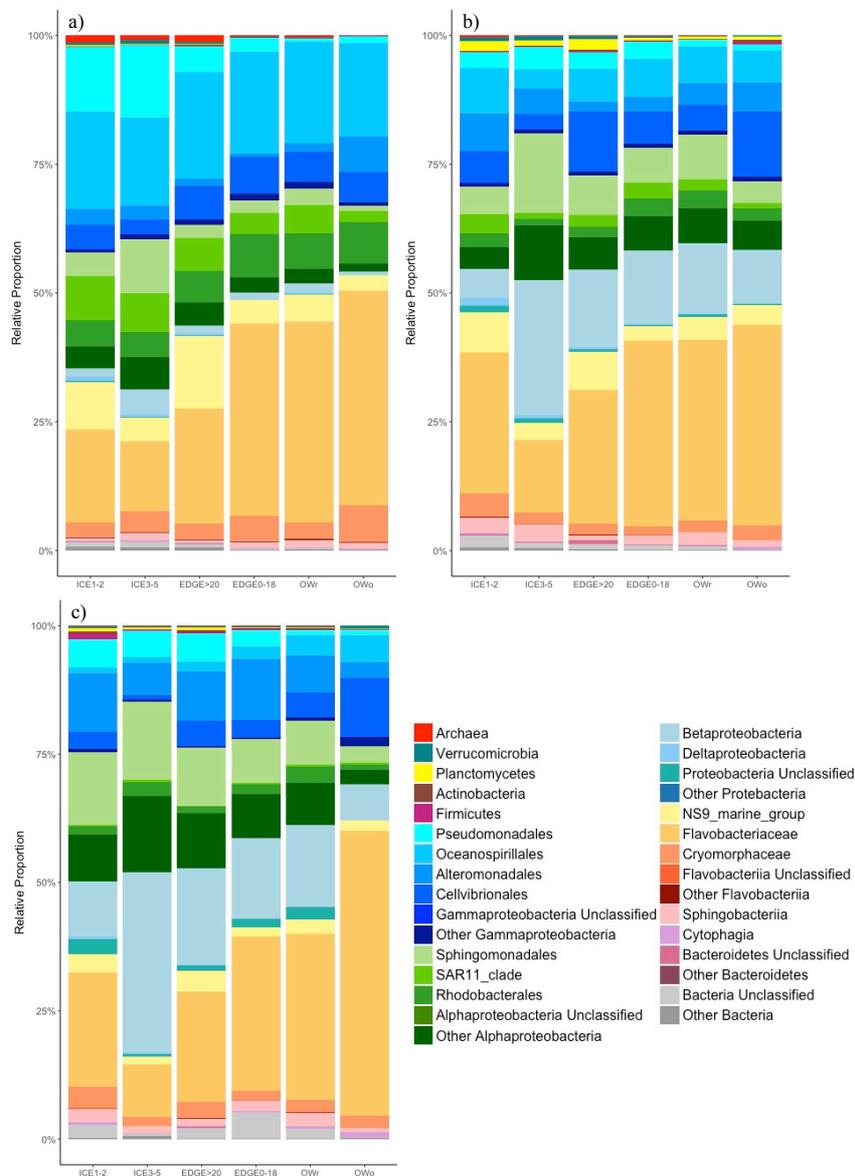


Figure 8 : Proportions relatives des différents taxa au sein des différents groupes d'échantillons, a) pour la fraction 0,2-3 μm , b) pour la fraction 3-20 μm et c) pour la fraction $>20 \mu\text{m}$.

Pour la fraction des bactéries libres (fraction de taille entre 0,2 et 3 μm , appelée ensuite F0.2), les Proteobacteria sont principalement représentés par les Alpha- et les Gamma-proteobacteria. Les fractions de taille 3-20 μm (appelée par la suite F3) et de taille >20 μm (appelée par la suite F20) se caractérisent également par une grande proportion d'Alpha- et Gamma-proteobacteria mais également de Beta-proteobacteria. Dans le groupe OWo de la fraction F20, une diminution des Alpha- et Beta-proteobacteria est visible.

Pour F0.2, les Gamma-proteobacteria sont principalement dominés par les Oceanospirillales alors que leur proportion relative est réduite pour les fractions F3 et F20. Côté glace, on retrouve également une proportion importante de Pseudomonadales qui disparaissent pratiquement dans les échantillons prélevés en eau ouverte.

Dans la fraction F0.2, les Alpha-proteobacteria sont principalement représentés par le clade de SAR11 et les Rhodobacterales, alors que pour les fractions F3 et F20, on observe une plus grande proportion de Sphingomonadales et autres Alpha-proteobacteria.

Des Archaea, principalement des Thaumarchaeota, sont présentes en faibles proportions dans les groupes ICE1-2, ICE3-5 et EDGE>20 de la fraction F0.2 mais absentes des autres fractions. On retrouve une petite proportion de Planctomycetes dans les fractions F3 et F20, essentiellement dans les groupes ICE1-2, ICE3-5 et EDGE>20, alors qu'ils sont absents de la fraction F0.2.

4. Discussion

Notre échantillonnage s'est concentré sur la période de retrait de la banquise dans le but de capturer le développement du bloom phytoplanctonique d'un point de vue spatial de son commencement sous la glace jusqu'à son déclin en eau ouverte. Nos résultats à travers l'étude de l'activité et la composition de la communauté bactérienne, montrent une dynamique spatiale et temporelle du compartiment bactérien, en lien en partie avec la couverture de glace, le bloom phytoplanctonique et les masses d'eau de la mer de Baffin.

4.1. Développement du bloom phytoplanctonique le long du gradient de glace

Le développement de la biomasse phytoplanctonique (mesurée au travers de la Chla qui nous sert de proxy) est observé généralement au niveau des stations de marges. Ceci peut s'expliquer par une diminution de l'épaisseur de la banquise laissant ainsi pénétrer la lumière et permettant le développement du phytoplancton, ainsi que par l'augmentation de la température (Arrigo & van Dijken 2011) comme observé dans nos résultats. Les fortes concentrations de biomasse phytoplanctonique sont ensuite retrouvées dans des eaux plus profondes dans la colonne d'eau au niveau des stations en eau ouverte, rejoignant ainsi les résultats des précédentes études (Arrigo et al. 2012, 2014, Lowry et al. 2014). Ceci peut être dû à une intensité lumineuse trop forte pour le phytoplancton (Grima et al. 1996, McMinin & Hegseth 2004) ou à un épuisement en nutriments en surface pour ces stations. En effet, dans les stations en eau ouverte, de faibles concentrations en nutriments ont été mesurées. L'augmentation de la PP le long du gradient glace-eau ouverte confirme que la biomasse phytoplanctonique est active. La couche de surface à l'est, en plus de présenter une forte déplétion en nutriments, présente des températures plus chaudes et une salinité plus importante. Cette forte distinction peut être due soit au fait que l'eau se réchauffe en raison de l'absence de banquise, soit par la présence d'un courant plus chaud remontant du sud. En effet, en mer de Baffin, une circulation cyclonique particulière est présente (Rudels 2011). Les eaux froides arctiques entrent en mer de Baffin par trois passages au nord et descendent vers le sud le long des côtes canadiennes. Une autre partie des eaux arctiques passent dans un premier temps par le détroit de Fram, entrent ensuite en mer de Baffin par le sud *via* le détroit de Davis, et remontent vers le nord en longeant les côtes groenlandaises. Ces eaux arctiques passant par le détroit de Davis se situent dans les premiers 200 m de profondeur alors que les eaux atlantiques, plus chaudes, se situent à une profondeur supérieure à 200 m (Rudels 2011).

4.2. Dynamique de l'activité bactérienne au cours du bloom phytoplanctonique

Le développement du bloom phytoplanctonique est associé à une augmentation de la matière organique particulaire (POC, PON) et dissoute (DOC, DON). Celles-ci pourraient provenir en partie du processus d'excrétion par le phytoplancton. Les composés dissous excrétés par le compartiment phytoplanctonique, formés notamment de polysaccharides,

sont connus pour être bio-disponibles pour le compartiment bactérien (Thornton 2014). Comme attendu, la BA et la BP_{tot} suivent cette augmentation de matière organique montrant ainsi l'importance de la production phytoplanctonique pour le développement du compartiment bactérien.

Les valeurs de BP_{tot} obtenues lors de cette étude, des stations de glaces à celles en eau ouverte, sont dans les mêmes gammes de grandeurs que celles mesurées dans de précédentes études conduites en été (juin-septembre) en Arctique au niveau du plateau de Mackenzie, en mer de Béring, de Tchoukches et de Beaufort, et au niveau du Golfe Amundsen (Steward et al. 1996, Garneau et al. 2009, Nguyen et al. 2012, Ortega-Retuerta et al. 2012). La BP de la fraction inférieure à $1 \mu\text{m}$ est nettement inférieure à celle de la BP_{tot} . En effet, elle représente seulement 5 % et 15 % de la BP_{tot} dans les stations glace et eau ouverte, respectivement. Une partie importante de la BP peut donc être attribuée aux bactéries supérieures à $1 \mu\text{m}$ et celles attachées aux particules et ce particulièrement lors du bloom phytoplanctonique (Garneau et al. 2009). Les valeurs de BR, uniquement mesurées pour la fraction inférieure à $1 \mu\text{m}$, sont assez faibles mais correspondent à des valeurs retrouvées dans de précédentes études réalisées dans l'océan Arctique à différents moments de l'année (Sherr & Sherr 2003, Kritzberg et al. 2010, Nguyen et al. 2012). Il est vraisemblable que les valeurs de BR soient sous estimées en raison de l'élimination des bactéries plus larges et de celles attachées aux particules, comme cela a été constaté pour la BP. Des écarts importants ont été observés entre la respiration communautaire et la $BR < 1 \mu\text{m}$ ($53,2$ vs. $21 \text{ mg O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ d}^{-1}$) par Kirchman et al. (2009) dans l'océan Arctique contrairement aux mesures réalisées par Ortega-Retuerta et al. (2012) dans la Mer de Beaufort en août ($20,1 \text{ mg O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ en moyenne dans les deux fractions). Les valeurs calculées de BGE à partir des données de $BP < 1 \mu\text{m}$ et $BR < 1 \mu\text{m}$ sont faibles (0,3-1,3 %) comparativement à celles mesurées dans l'océan Arctique qui peuvent atteindre plus de 20 % (Meon & Amon 2004, Kirchman et al. 2009, Ortega-Retuerta et al. 2012).

Sachant que la BCD a été calculée elle aussi à partir des mesures de $BP < 1 \mu\text{m}$ et $BR < 1 \mu\text{m}$, elle peut être également sous-estimée. Cependant, on peut noter que les valeurs de BCD calculées pour les stations de glace sont très nettement supérieures aux valeurs de PP, suggérant la possibilité d'un apport extérieur de DOC afin de soutenir l'activité hétérotrophe des bactéries. Cet apport pourrait provenir de la matière organique présente dans la glace. Cette matière organique étant riche en carbohydrates, est considérée comme

bio-disponible pour les bactéries (Amon et al. 2001, Elifantz et al. 2005, Underwood et al. 2010). Inversement, les stations de marge et d'eau ouverte, présentent un rapport BCD:PP inférieur à 1, suggérant un système beaucoup plus autotrophe avec une possibilité d'exportation de la matière produite par le phytoplancton.

Une corrélation positive significative existe entre la Chl a et la BA ainsi qu'entre la PP et la BP. Ceci est très étonnant car généralement il existe un décalage dans le temps entre le développement du phytoplancton et celui des bactéries (Luria et al. 2016). En effet, les bactéries ont souvent besoin d'une phase de latence expliquée par l'acclimatation nécessaire des bactéries à dégrader un nouveau type de matière organique qui implique la synthèse de nouvelles enzymes spécifiques (Buchan et al. 2014). De plus, l'Arctique étant un environnement froid, on s'attendrait à ce que le métabolisme des bactéries soit lent.

L'activité bactérienne et l'utilisation du carbone par les bactéries étant influencées par la fonte de la glace et le bloom phytoplanctonique, le réchauffement climatique pourrait donc influencer de façon significative le recyclage de la matière organique par les bactéries ainsi que le cycle du carbone.

4.3. Dynamique de la diversité et de la composition de la communauté bactérienne au cours du bloom phytoplanctonique

Nos résultats indiquent que le retrait de la banquise et le bloom phytoplanctonique structure spatialement non seulement l'activité bactérienne mais aussi la diversité de la communauté bactérienne libre. En effet, le long du gradient glace-eau ouverte, une diminution significative de la diversité (index de Shannon) est observée lors du développement du bloom phytoplanctonique et lors de l'augmentation de la BP, rejoignant ainsi les résultats des précédentes études (Grzyski et al. 2012, Luria et al. 2014, 2016, Wilson et al. 2017). En plus d'impacter la diversité bactérienne, la composition de la communauté est elle aussi fortement influencée par les paramètres liés au retrait de la banquise ainsi que par les paramètres indiquant le développement du bloom tels que les nutriments ou la matière organique particulaire. De manière surprenante, il n'existe pas de lien significatif entre la concentration de DOM et la composition de la communauté bactérienne libre. Il sera intéressant d'effectuer ce type de relation avec des composés plus spécifiques de la DOM comme les sucres lorsque ces données seront disponibles. En revanche, un lien significatif est

retrouvé avec la matière organique particulaire montrant ainsi son importance dans la structuration des communautés bactériennes libres. La PP, la Chla et la Chlb en plus d'être corrélées à la BA et la BP, ont un impact significatif sur la composition de la communauté bactérienne, même s'ils ne font pas partie des facteurs les plus influents, montrant ainsi l'importance du bloom dans la structuration de la communauté bactérienne.

Une différence significative est observée entre les échantillons de glace en fonction des transects en ce qui concerne la composition de la communauté bactérienne alors que ce n'est pas le cas pour les paramètres environnementaux. Cela peut s'expliquer par le fait que dans le premier groupe (ICE1-2), la glace s'est retirée entre 18 et 23 jours après notre échantillonnage, alors que pour le second groupe (ICE3-5), l'échantillonnage a été effectué plus tard et la glace s'est retirée entre 2 et 20 jours après l'échantillonnage indiquant ainsi que ces stations sont à un stade différent vis-à-vis du retrait de la glace. Un changement de communauté a donc déjà pu avoir lieu lors de l'échantillonnage du second groupe en lien avec la dynamique de la couverture de glace de mer et ce malgré les faibles concentrations de Chla. Ce changement pourrait peut-être être dû à un impact direct de facteurs abiotiques tels que l'augmentation de la lumière dans la colonne d'eau avec la diminution de l'épaisseur de la banquise, ou l'apport de matière organique provenant de la fonte de la glace. Une modification dans la composition de la communauté bactérienne en période de pré-bloom dans l'océan Antarctique a déjà été observée par Luria et al. (2016). Ces auteurs suggèrent que ces changements pourraient être dus à l'augmentation de la luminosité ainsi qu'à une augmentation éphémère du phytoplancton.

La communauté des bactéries libres est largement dominée par les Proteobacteria, principalement les Alpha- et Gamma-proteobacteria, et les Flavobacteria (Bacteroidetes) comme cela a été observé dans différentes études réalisées en milieu polaire et océanique en général (Zeng et al. 2013, Wilson et al. 2017, Rapp et al. 2018). Le long du gradient glace-eau ouverte, une diminution des Gamma- et des Alpha-proteobacteria en faveur des Flavobacteria et plus particulièrement des Flavobacteraceae est visible. Cela peut s'expliquer par le fait que les Gamma-proteobacteria sont opportunistes et apparaissent en général en début de bloom alors que les Flavobacteria sont capables de dégrader des composés organiques polymériques plus complexes qui subsistent après la disparition des composés les plus labiles (Teeling et al. 2012).

Au sein des Alpha-proteobacteria, une forte diminution des Sphingomonadales et du clade SAR11 est observée. Williams et al. (2012), *via* une approche métagénomique, ont trouvé les SAR11 beaucoup plus abondants en hiver qu'en été en Antarctique. Il est possible que leur abondance relative décroît au cours du bloom en raison d'interactions complexes ou bien en raison de compétitions interspécifiques (Hibbing et al. 2010). Une augmentation du groupe des Rhodobacterales est également observable rejoignant ainsi les résultats de précédentes études les ayant trouvés comme positivement corrélés avec les dernières phases du bloom (Zeng et al. 2013, Luria et al. 2014, 2017, Wilson et al. 2017).

Parmi les Gamma-proteobacteria, le groupe des Pseudomonadales diminue fortement le long du gradient glace-eau ouverte. De plus, deux OTUs correspondant au genre *Acinetobacter* (Pseudomonadales) sont retrouvées comme dominantes et fortement abondantes dans les stations de glace. L'une dans le groupe ICE1-2, la seconde dans le groupe ICE3-5. Les *Acinetobacter* ont été décrits comme très compétitifs en présence d'acétate comme unique source de carbone organique (Gómez-Consarnau et al. 2012), mais il se peut qu'ils le soient beaucoup moins en présence d'autres sources de carbone comme dans le cas des stations en eau ouverte marquées par une forte biomasse phytoplanctonique. Toujours parmi les Gamma-proteobacteria, dans les stations de marge et d'eau ouverte, une des OTU les plus abondantes correspond au genre *Balneatrix* (Oceanospirillales). Malgré sa plus faible importance dans les groupes de stations de glace, il reste tout de même assez présent. Ce genre est couramment trouvé lors d'étude en milieu polaire (Luria et al. 2014, Richert et al. 2015, Jain & Krishnan 2017) et comme répondant à une fonte massive de la glace dans l'étude de Rapp et al. (2018). Ceci pourrait expliquer sa forte abondance relative dans les stations de marge où la fonte de la banquise est importante. *Balneatrix* a également été retrouvé lors du développement d'un bloom de diatomées en mer du Nord (Hahnke et al. 2014) ce qui rejoint la forte abondance relative de l'OTU appartenant à *Balneatrix* dans notre étude lors des fortes concentrations en Chla et des fortes valeurs de PP en eau ouverte. Dans l'étude de Jain et Krishnan (2017), il semblerait que ce genre soit majoritairement trouvé dans la fraction des bactéries attachées aux particules plutôt que dans la fraction des bactéries libres comme dans cette étude. Néanmoins il a été principalement trouvé dans les stations de marge et d'eau ouverte où les concentrations en POC et PON sont les plus fortes et où le bloom de diatomées est présent.

Au cours du développement du bloom phytoplanctonique, nous avons pu observer une forte croissance des Flavobacteriaceae (Flavobacteria) communément trouvés en milieu polaire parmi les premiers groupes bactériens à répondre au bloom (Abell & Bowman 2005, Grzymiski et al. 2012, Williams et al. 2012, 2013). Dans cette étude, l'augmentation des Flavobacteriaceae suit l'augmentation des concentrations en Chl a , PP, BA et BP ce qui est en accord avec l'étude de Wilson et al. (2017) qui les ont retrouvés corrélés avec le pic de Chl a et de BP. La croissance des Flavobacteriaceae le long du gradient glace-eau ouverte pourrait également s'expliquer par le fait qu'ils sont également capables de croître grâce à la matière organique apportée par la fonte de la glace (Piquet et al. 2011). Parmi ce groupe, une des OTUs majoritaires dont l'abondance relative est particulièrement élevée en eau ouverte appartient au genre *Polaribacter* (Flavobacteraceae). Les bactéries appartenant à ce genre possèdent de la protéorhodopsine, une protéine stimulée par la lumière fonctionnant comme une pompe à proton qui fournit une source d'énergie complémentaire à celle liée à l'utilisation de la matière organique dans des conditions oligotrophes (González et al. 2008). Cela peut expliquer leur forte compétitivité avec l'augmentation de la disponibilité en lumière due à la fonte de la banquise et avec l'appauvrissement en nutriment. Lors d'expériences de biodégradation de matière organique phytoplanctonique en milieu polaire, *Polaribacter* a été stimulé par l'ajout de DOM phytoplanctonique (Luria et al. 2017) comme nous avons pu également l'observer lors de l'ajout de DOM provenant de la diatomée arctique *C. neogracilis* (Dadaglio et al. 2018, Chapitre 3). Cela pourrait également expliquer leur prolifération lors du développement du bloom phytoplanctonique.

Les Archaea, et plus particulièrement les Thaumarchaeota, sont présents en proportions non négligeables dans les stations de glace et diminuent ensuite fortement vers les stations en eau ouverte. En tant que chimiolithoautotrophes, ils ont un rôle important dans le cycle de l'azote (Nicol & Schleper 2006). Ils sont présents en hiver et leur proportion relative diminue fortement en été en milieu polaire (Church et al. 2003, Alonso-Sáez et al. 2008, Grzymiski et al. 2012, Williams et al. 2012, Wilson et al. 2017). Leur disparition pratiquement totale dans les eaux de surface en eau ouverte peut être due à un phénomène de photo-inhibition des Archaea conduisant à une réduction des processus de nitrification en surface (Merbt et al. 2012). Une diminution de l'étendue de la banquise et le retrait plus précoce de celle-ci en raison du réchauffement climatique, pourraient donc impacter le cycle de l'azote

via la diminution des Thaumarchaeota et donc le bloom phytoplanctonique en jouant sur la disponibilité en nitrates.

Pour les fractions bactériennes attachées aux particules (0,2-3 μm et 3-20 μm), le même pattern global est observable que pour la fraction libre, mais les Proteobacteria sont également dominés par les Beta-proteobacteria. Leur abondance relative décroît selon le gradient glace-eau ouverte comme observé dans l'étude de Wilson et al. (2017). Ils sont également retrouvés en tant que colonisateurs de particules et jouent un rôle clef dans la décomposition d'agrégats (Knoll et al. 2001, Rapp et al. 2018). Pour la fraction 0,2-3 μm , une présence non négligeable des Planctomycetes est observable dans les stations glace et diminue ensuite vers les stations en eau ouverte. Le groupe des Planctomycetes a été retrouvé comme proliférant avec l'ajout de DOM (Traving et al. 2017). Il a également été montré que sa présence était reliée à la qualité de la matière organique et qu'il serait impliqué dans la dégradation de celle-ci (Tadonlélé 2007). On s'attendrait donc à ce que ce groupe augmente avec le développement du bloom, mais dans cette étude l'inverse a été observé. Ceci pourrait être expliqué par la présence d'autres groupes certainement plus compétitifs. La capacité des Planctomycetes à fixer l'azote a récemment été démontrée (Delmont et al. 2018). Ayant la même répartition que les Thaumarchaeota dans la fraction libre, on pourrait donc penser que la fixation de l'azote est importante sous la glace.

5. Conclusion

L'augmentation de la température en Arctique diminue de façon importante l'étendue de la banquise ce qui influe fortement sur la durée et l'intensité du bloom phytoplanctonique (Arrigo et al. 2008, Palmer et al. 2014). Nos résultats démontrent que le retrait de la banquise accompagné du développement du bloom impacte fortement la communauté bactérienne, aussi bien au niveau de son activité qu'au niveau de sa composition. Les changements dans la composition de la communauté bactérienne semblent suivre la transition entre un milieu hétérotrophe sous la glace vers un milieu autotrophe avec le développement du bloom phytoplanctonique. Les changements importants attendus en Arctique avec le réchauffement

Chapitre II

climatique pourraient avoir de fortes conséquences sur le cycle du carbone mais aussi de l'azote.

Dynamique spatiale de l'activité et de la diversité bactérienne en mer de Baffin (Océan Arctique) lors du bloom phytoplanctonique printanier

Annexes

Tableau S1 : Détails des paramètres environnementaux analysés au cours de la campagne océanographique.

Parameter	Units	Technic measure	Supervisor	References
Temperature	°C	CTD	Guillot P. / Gombault C.	
Salinity	psu	CTD	Guillot P. / Gombault C.	
Sea Ice Coverage (SIC)	%	Satellite	Massicotte P.	Kaleschke & Tian-Kunze 2016
Days of open waters (dow50) *	days	AMSR / Satellite	Massicotte P. / Ferland J.	Kaleschke & Tian-Kunze 2016
NO ₂	μmol l ⁻¹	Colorimetry / Autoanalyzer	Garcia N.	Aminot & Kerouel 2007
NO ₃	μmol l ⁻¹	Colorimetry / Autoanalyzer	Garcia N.	Aminot & Kerouel 2007
NH ₄	μmol l ⁻¹	Fluorescence	Garcia N.	Holmes et al. 1999
PO ₄	μmol l ⁻¹	Colorimetry / Autoanalyzer	Garcia N.	Aminot & Kerouel 2007
SiOH ₄	μmol l ⁻¹	Colorimetry / Autoanalyzer	Garcia N.	Aminot & Kerouel 2007
DOC	μmol l ⁻¹	Wet oxidation	Raimbault P.	
DON	μmol l ⁻¹	Wet oxidation	Raimbault P.	
POC	μmol l ⁻¹	CHN	Raimbault P.	Raimbault et al. 1999
PON	μmol l ⁻¹	CHN	Raimbault P.	Raimbault et al. 1999
Chla	mg m ⁻³	HPLC	Ras J. / Claustre H.	Ras et al. 2008
Chlb	mg m ⁻³	HPLC	Ras J. / Claustre H.	Ras et al. 2008
Chlc	mg m ⁻³	HPLC	Ras J. / Claustre H.	Ras et al. 2008
PP	μgC l ⁻¹ d ⁻¹	¹³ C labelling	Raimbault P.	Salwyk & Raimbault 1995, Raimbault et al. 1999, Raimbault & Garcia 2008
BA	cell ml ⁻¹	Flow cytometry	Vaulot D.	Marie et al. 1999

* dow50 = Nombre de jours entre le jour d'échantillonnage et le jour pour lequel la couverture de glace (SIC) était à 50% ou moins

Tableau S2 : Résultats du test de Monte Carlo sur la RDA. La p-value a été corrigée par la correction de Holm. Les paramètres ont été rangés par ordre croissant de la variance expliquée.

Variable	Variance	P-value
PO ₄	0.0796	0.019
SiOH ₄	0.0775	0.019
NO ₃	0.0636	0.019
BA	0.0567	0.019
BP	0.0541	0.019
POC	0.0538	0.019
PON	0.0524	0.019
SIC	0.0515	0.019
Temperature	0.0478	0.019
dow50	0.0477	0.019
PP	0.0247	0.019
Chla	0.0214	0.019
NO ₂	0.0143	0.021
Chlb	0.0120	0.050
Salinity	0.0113	0.048
DOC	0.0086	0.108
DON	0.0069	0.231
Chlc3	0.0058	0.231
NH ₄	0.0033	0.444

Dynamique spatiale de l'activité et de la diversité bactérienne en mer de Baffin (Océan Arctique) lors du bloom phytoplanctonique printanier

Tableau S3 : Résultats de la sélection par la méthode « forward selection » des variables expliquant le mieux la variabilité de la composition de la communauté bactérienne. Les paramètres ont été rangés par ordre décroissant de la valeur du R2.

Variable	R2	R2 Cum	Adjusted R2 Cum	P-value
PO4	0.2818	0.2818	0.2722	0.001
Temperature	0.0562	0.3380	0.3202	0.001
dow50	0.0502	0.3883	0.3631	0.001
Salinity	0.0431	0.4314	0.3999	0.001
SIC	0.0417	0.4732	0.4361	0.001
NO ₂	0.0236	0.4969	0.4538	0.001
SiOH ₄	0.0228	0.5198	0.4710	0.002
NO ₃	0.0218	0.5416	0.4877	0.001
BP	0.0194	0.5610	0.5021	0.002
BA	0.0141	0.5752	0.5109	0.012
DON	0.0115	0.5867	0.5168	0.043

Tableau S4 : Résultats de l'analyse « pairwise adonis » entre les différents groupes d'échantillons. Les valeurs significatives du P-adjusted (<0,05) sont indiquées par une étoile (*).

Pair	R2	P-value	P-adjusted
OWo vs. EDGE0-18	0.15	0.007	0.105
OWo vs. EDGE>20	0.28	0.002	0.030 *
OWo vs. ICE1-2	0.40	0.001	0.015 *
OWo vs. OWr	0.12	0.006	0.090
OWo vs. ICE3-5	0.40	0.001	0.015 *
EDGE0-18 vs. EDGE>20	0.42	0.001	0.015 *
EDGE0-18 vs. ICE1-2	0.41	0.001	0.015 *
EDGE0-18 vs. OWr	0.13	0.003	0.045 *
EDGE0-18 vs. ICE3-5	0.43	0.001	0.015 *
EDGE>20 vs. ICE1-2	0.16	0.009	0.135
EDGE>20 vs. ICE1-2	0.26	0.001	0.015 *
EDGE>20 vs. ICE1-2	0.19	0.002	0.030 *
ICE1-2 vs. OWr	0.39	0.001	0.015 *
ICE1-2 vs. ICE3-4	0.26	0.001	0.015 *
OWr vs. ICE3-5	0.39	0.001	0.015 *

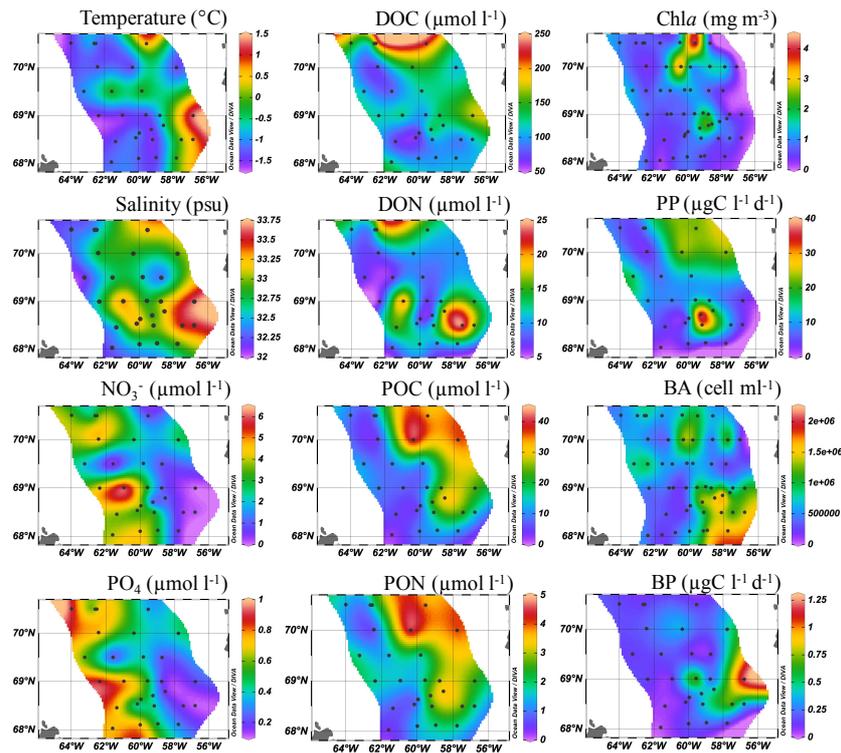


Figure S1 : Cartes des différents paramètres environnementaux intégrés et moyennés sur les 30 premiers mètres. DOC : carbone organique dissous ; DON : azote organique dissous ; POC : carbone organique particulaire ; PON : azote organique particulaire ; PP : production primaire ; BA : abondance bactérienne ; BP : production bactérienne.

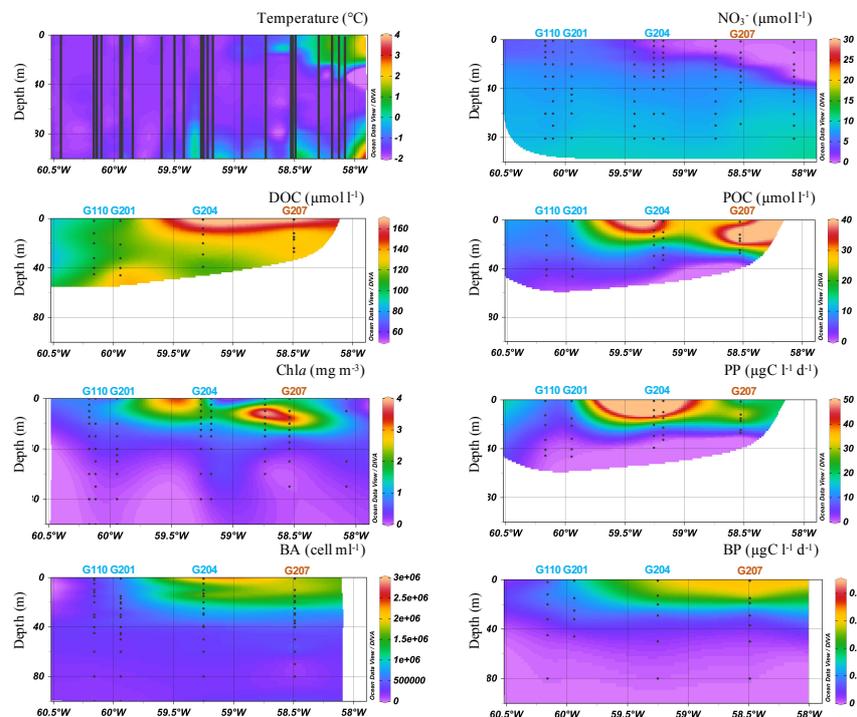


Figure S2 : Cartes transversales des différents paramètres en fonction de la profondeur pour le transect T200. Les stations écrites en bleu représentent les stations avec un dow50 négatif et les stations en rouge les stations ayant un dow50 positif. (Voir les abréviations données dans la légende de la Figure S1).

Dynamique spatiale de l'activité et de la diversité bactérienne en mer de Baffin (Océan Arctique) lors du bloom phytoplanctonique printanier

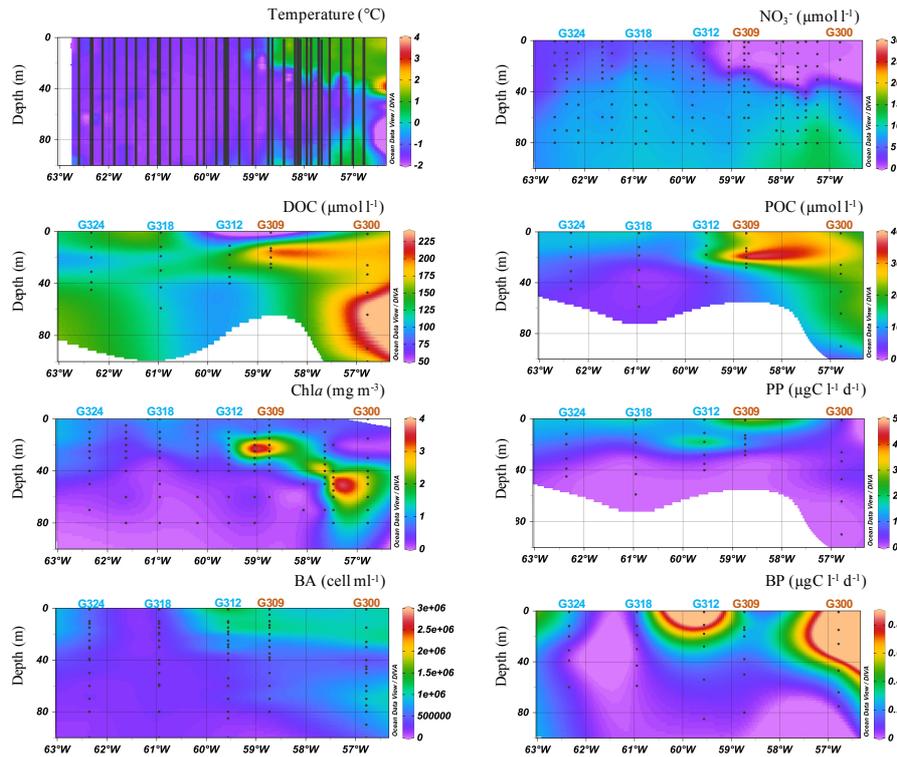


Figure S3 : Cartes transversales des différents paramètres en fonction de la profondeur pour le transect T300. Les stations écrites en bleu représentent les stations avec un dow50 négatif et les stations en rouge les stations ayant un dow50 positif. (Voir les abréviations données dans la légende de la Figure S1).

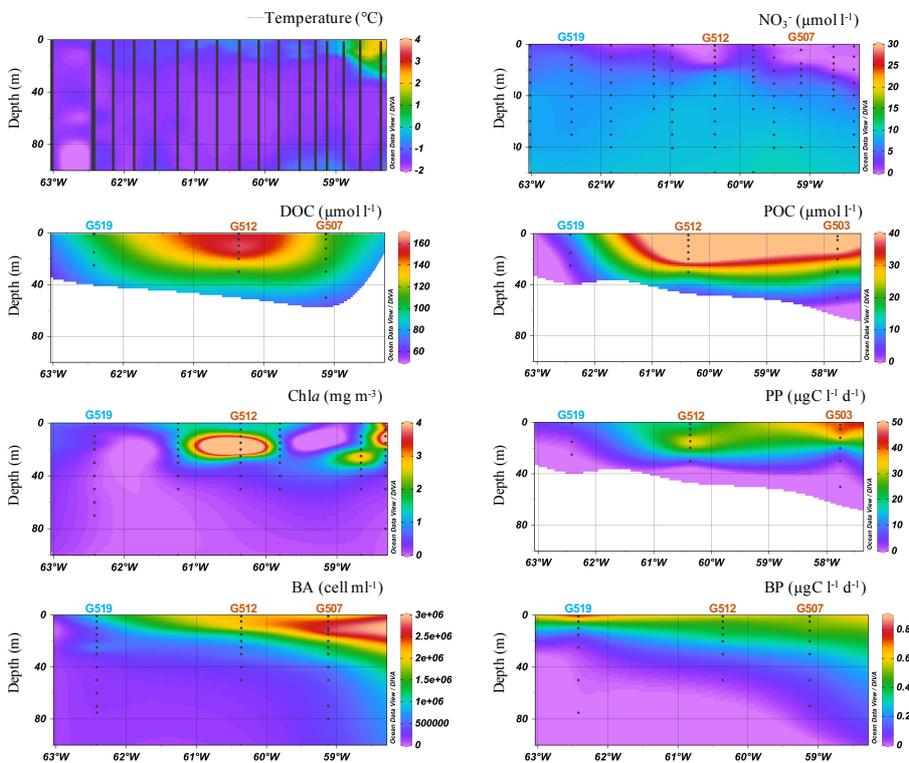


Figure S4 : Cartes transversales des différents paramètres en fonction de la profondeur pour le transect T500. Les stations écrites en bleu représentent les stations avec un dow50 négatif et les stations en rouge les stations ayant un dow50 positif. (Voir les abréviations données dans la légende de la Figure S1).

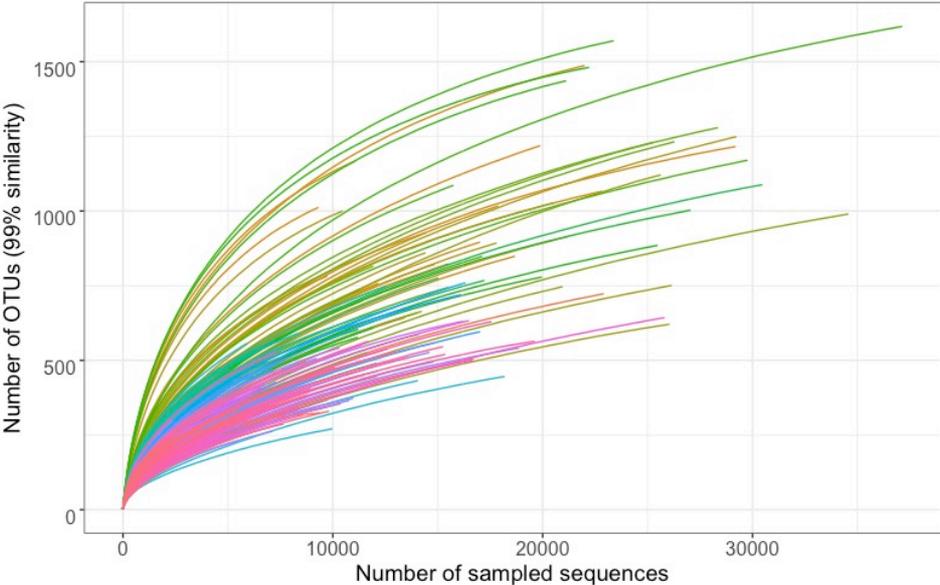


Figure S5 : Courbes de raréfaction obtenues à partir des résultats de séquençage du gène 16S rRNA des 281 échantillons.

Chapitre III : Réponse des communautés bactériennes à l'ajout de matière organique dissoute produite par des diatomées dans l'océan Arctique



Crédits : Laëtizia Dadaglio

Prologue

Dans les chapitres précédents, nous avons suivis la dynamique temporelle et spatiale de la communauté bactérienne au cours du développement du bloom phytoplanctonique. Les changements observés dans la communauté bactérienne peuvent être dus à des modifications de composition de la communauté phytoplanctonique. Des espèces de microalgues différentes pouvant excréter de la matière organique de différentes qualités, nous avons voulu savoir si les changements observés dans la communauté bactérienne pouvaient être dus à la présence de différentes matières organiques. De plus, dans un contexte de changements environnementaux, une augmentation de matière organique phytoplanctonique est attendu. Nous avons donc étudié la réponse des communautés bactériennes à l'ajout de matière organique dissoute produite par différentes espèces de diatomées. Afin de voir si les communautés prélevées à différentes stations répondaient de la même façon, 3 stations différentes ont été étudiées.

Pour cela, j'ai réalisé avant la campagne en mer en Arctique (mer de Baffin) des cultures de différentes microalgues arctiques. J'ai ensuite utilisé la matière organique dissoute issue de ces cultures pour réaliser des expériences de biodégradation à bord de l'Amundsen avec l'aide de Julie Dinasquet. Le travail d'extraction de l'ADN a été réalisé avec Julie Dinasquet, puis elle m'a conseillé lors du traitement et de l'analyse des données de séquençage.

Ce chapitre est écrit en anglais et correspond à un article publié dans « Aquatic Microbial Ecology » (doi :10.3354/ame01883, sous press) : « Differential responses of bacteria to diatom-derived dissolved organic matter in the Arctic Ocean » - Laëtizia Dadaglio, Julie Dinasquet, Ingrid Obernosterer, Fabien Joux.

Ce chapitre a également fait l'objet d'un poster que j'ai présenté à SAME15 en septembre 2017 (Annexe 1): « Bacterioplankton responses to dissolved organic matter produced by different phytoplankton species in the Arctic Ocean » - Laëtizia Dadaglio, Julie Dinasquet, Ingrid Obernoster, Fabien Joux.

Abstract

The Arctic sea ice cover is undergoing an unprecedented decline due to climate change. This loss may result in the earlier start of ice algae blooms and more intense phytoplankton blooms, leading to higher concentrations of dissolved organic matter (DOM) derived from primary production. We investigated the response of early summer Arctic bacterial communities to the addition of Arctic diatom-derived DOM through biodegradation experiments in the Baffin Bay. DOM produced by the planktonic diatom *Chaetoceros neogracilis* and the sea ice diatom *Fragilariopsis cylindrus* was added to seawater from 3 stations with different ice cover (2 ice zones and 1 open water zone) for 12 d. At the 3 stations, the addition of inorganic nutrients (PO_4 and NO_3) was not sufficient to stimulate bacterial growth compared to the controls, suggesting that bacteria were mainly limited by organic carbon. The addition of DOM from *C. neogracilis* stimulated bacterial abundance and production, with a more pronounced response in the ice zone as compared to the open water zone. The enhanced bacterial metabolism was accompanied by changes in the bacterial community composition determined by 16S rRNA sequencing, driven by operational taxonomic units (OTUs) related to *Pseudoalteromonas* and *Polaribacter* that increased in relative abundance with DOM addition. Moreover, in the ice zone, DOM from *C. neogracilis* induced a priming effect on the bacterial utilization of ambient DOM. Our findings suggest that phytoplankton blooms, through the production of labile organic matter, will strongly affect bacterial heterotrophic activity, composition and dissolved organic carbon cycling in the Arctic Ocean.

Keywords: Arctic Ocean; Sea ice; Diatom-derived organic matter; Biodegradation; Bacterial growth; Bacterial diversity; 16S rRNA sequencing

1. Introduction

The Arctic Ocean is subject to unprecedented modifications triggered by environmental changes. For instance, the annual mean temperature has increased faster than in other parts of the world (Tingley & Huybers 2013). As a consequence, sea ice coverage decreases and retreats earlier (Lindsay & Zhang 2005, Rothrock & Zhang 2005, Overland & Wang 2013, Arrigo et al. 2014, Peng & Meier 2017), leading to an increase in the amount of solar radiation, which in turn drives earlier, more intense and longer phytoplankton blooms (Arrigo et al. 2008, Palmer et al. 2014, Arrigo & van Dijken 2015). Indeed, a 30 % increase in the Arctic Ocean annual net primary production was observed between 1998 and 2012 (Arrigo & van Dijken 2015). Moreover, current and future environmental changes may also affect the Arctic spring bloom through a shift of the dominant diatom groups toward smaller species (Quillfeldt 2000, Li et al. 2009, Poulin et al. 2011, Arrigo et al. 2012, Laney & Sosik 2014). These changes in the dynamics, extent and communities of the phytoplankton blooms may have dramatic consequences on the highly productive Arctic food web and biogeochemical cycles.

As primary production by-products contribute to the major part of the dissolved organic matter (DOM) pool (Thornton 2014), more intense phytoplankton blooms will lead to higher production of DOM. The composition and bioavailability of the DOM pool will also depend on the dominant phytoplankton, as chemical characteristics are specific to species and growth phase (Sarmiento et al. 2013, Landa et al. 2014, Tada et al. 2017). Phytoplankton DOM is generally rich in carbohydrates, nitrogenous compounds, lipids and organic acids (Thornton 2014).

Therefore, as the Arctic spring phytoplankton blooms move and dominant species shift from under the sea ice to open water deeper blooms (Arrigo et al. 2014), the phytoplankton DOM concentration and bioavailability is expected to change over time and space. In sea ice, 40 % of the DOM is composed of extracellular polymeric substance (EPS) produced by diatoms, providing a rich carbohydrate source such as monosaccharides for bacteria (Underwood et al. 2013, Aslam et al. 2018). During the ice melt, this DOM is released into the water column, thus contributing to the carbon cycle (Vancoppenolle et al. 2013). In the Arctic Ocean, about 30 % of the Arctic phytoplankton DOM, calculated between July and October 2014 during the ice-free period, is available for bacterial uptake (Paulsen et al. 2017). Thus, Arctic bacterial

production is partly driven by this seasonal pulse of phytoplankton DOM. Variations in concentration, composition and bioavailability of the DOM can also affect bacterial community composition and diversity (Pinhassi et al. 2004, Niemi et al. 2014, Piontek et al. 2014, Landa et al. 2016, Tada et al. 2017). Consequently, not only bacterial productivity but also bacterial community structure may be affected by the changes in productivity occurring in the Arctic Ocean. Hence, as temperature rises, sea ice melts and bloom dynamics change, possible variations in bacterial utilization of available organic matter may affect ecosystem functioning.

In the present study, we sought to better understand the relationship between Arctic bacteria and available organic matter in a changing Arctic Ocean. The response of Arctic bacterial communities to the addition of phytoplankton DOM from 2 Arctic diatom species and sea ice DOM was investigated through biodegradation experiments. The aims of this study were to (1) investigate the bacterial response to different sources of DOM and (2) compare the responses between communities from stations with different sea ice coverage.

2. Materials and methods

2.1. Study area

Sampling was conducted on board the Canadian icebreaker CCGS 'Amundsen' between 9 June and 10 July 2016 during the Green Edge cruise in Baffin Bay (Fig. 1). Three stations were sampled for this study. Stations G110 and G201 were located in the ice zone (IZ), and are referred to as IZ-1 and IZ-2. IZ-1 and IZ-2 had a sea ice coverage (SIC) (Kaleshke & Tian-Kunze 2016), of 0.999 and 0.976, respectively, and the ice retreat was observed 23 d (IZ-1) and 18 d (IZ-2) after sampling. Station G512 was located in the open water zone (OWZ) with no sea ice (SIC = 0) (Fig. 1, Table 1). Seawater samples were collected at the surface (1 m depth) with 12 l Niskin bottles mounted on a CTD-rosette. The main characteristics of the stations sampled are presented in Table 1. The DOM bioavailability index at each station was calculated by normalizing bacterial production (see below) to DOC concentration.

Réponse des communautés bactériennes à l'ajout de matière organique dissoute produite par des diatomées dans l'océan Arctique

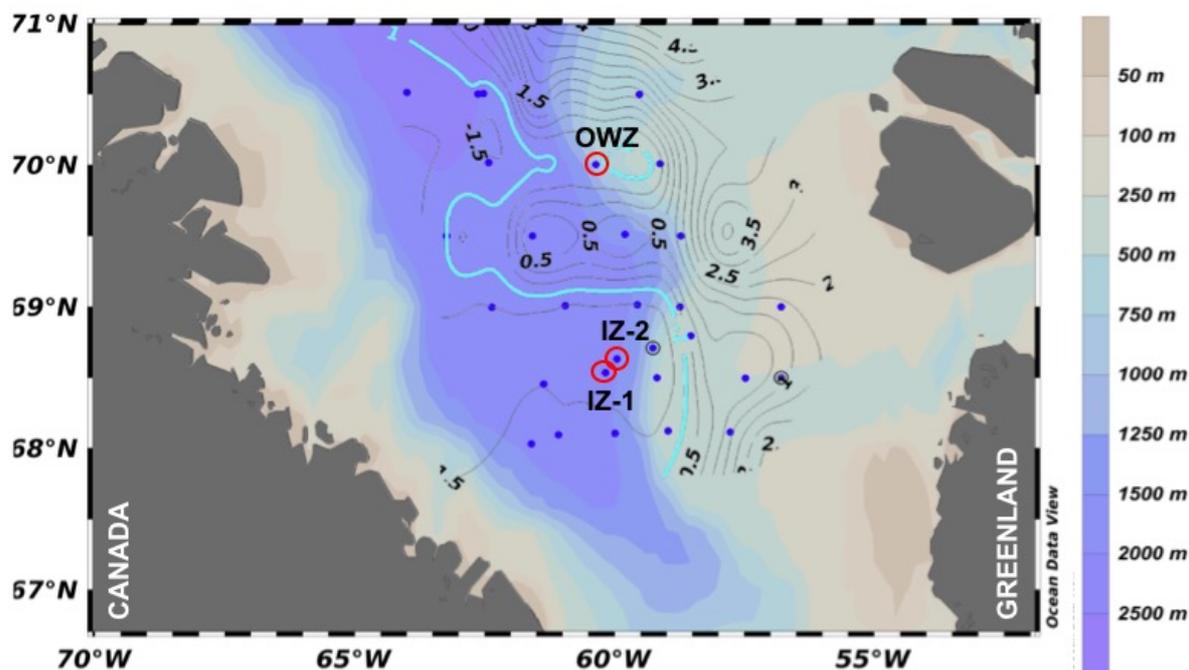


Figure 1 : Sampling stations (blue dots) during the Green Edge cruise in Baffin Bay. Stations sampled for this study are circled in red. Black isolines represent temperature (in °C). -1°C isoline indicates the limit for ice coverage (blue). Ice Zone 1 (IZ-1), Ice Zone 2 (IZ-2) and Open Water Zone (OWZ), correspond to stations G110, G201 and G515, respectively.

Table 1 : In situ parameters of the stations sampled for the different experiments. SIC: Sea Ice Coverage (Kaleshke & Tian-Kunze 2016); IZ-1: Ice Zone 1; IZ-2: Ice Zone 2; OWZ: Open Water Zone. BA= Bacterial Abundance, BP= Bacterial Production

Station	G110	G201	G512
Experiment	IZ-1	IZ-2	OWZ
Sampling date	12 th June 2016	14 th June 2016	1 th July 2016
Latitude (°N)	68.53	68.63	70.00
Longitude (°W)	60.17	59.95	60.36
SIC	0.999	0.976	0
Days of open water *	-23	-18	+3
Temperature (°C)	-1.65	-1.48	-0.78
Salinity	33.26	33.14	31.62
Nitrite + Nitrate (µM)	5.12	5.20	0.01
Phosphate (µM)	0.60	0.68	0.18
Chla (µg l ⁻¹)	0.85	0.74	1.21
DOC (µM)	188	115	94
BA (cells ml ⁻¹)	3.9 10 ⁵	6.1 10 ⁵	2.2 10 ⁶
BP (µgC l ⁻¹ d ⁻¹)	0.14	0.27	0.65
BP/DOC ((µg C l ⁻¹ d ⁻¹)/µM DOC)	7.4 10 ⁴	23 10 ⁴	69 10 ⁴

*: Timing of ice retreat. Negative (positive) values indicate that the ice retreated after (before) the date of sampling.

2.2. Preparation of the dissolved organic matter from the diatom cultures

Two species of Arctic marine diatoms were selected to investigate the bioavailability of organic matter released (Table S1). One planktonic diatom (*Chaetoceros neogracilis*) and one sea-ice diatom (*Fragilariopsis cylindrus*) were chosen because they are part of the dominant classes usually found in Arctic waters (Harvey et al. 1997, Tremblay et al. 2009, Balzano et al. 2012, Kiliyas et al. 2014). Both strains were provided by the Roscoff Culture Collection (www.roscoff-culture-collection.org). The non-axenic cultures were grown and maintained at 3°C, 10 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (continuous light) in L1 medium (Guillard & Hargraves 1993) and K/2 + Si medium (two times dilute K medium (Keller et al. 1987) with silica addition (1.06 10^{-4} M final concentration)) for *F. cylindrus* and *C. neogracilis*, respectively (stock cultures).

Aliquots (15 ml) from each stock culture were diluted in fresh, modified K medium to a final volume of 1 l in 2 l polycarbonate carboys (Nalgene; previously rinsed with 10 % HCl and washed thoroughly with Milli-Q water). Modified K medium consisted of K medium without Tris and EDTA to minimize the concentration of organic carbon, without ammonium and with silica. The cultures were incubated for 18 d in a temperature-controlled environment at the same conditions specified above for stock cultures. Cell growth was followed by flow cytometry every 3-4 d (data not shown).

At the onset of the stationary growth phase, each 1 l culture was centrifuged in 4 x 500 ml centrifuge tubes at 4,000 rpm, for 15 min at 4°C. The supernatant (1 l) was then filtered through a combusted GF/F filter (450°C, 6 h; Whatman) and through a 0.2 μm polycarbonate filter (Nuclepore) previously rinsed with 10 % HCl and washed thoroughly with Milli-Q water. The filtrate was recovered in a combusted glass bottle (450°C, 6 h). Four replicate aliquots were sampled to determine dissolved organic carbon (DOC), nitrate and phosphate concentrations (Table S2), and three replicate aliquots were stored at -20°C until further use in the Arctic microcosm enrichment experiments.

2.3. Microcosm experiments with dissolved organic matter from diatom exudates

At each station, surface seawater (1 m depth) was transferred to polycarbonate containers and filtered through a 0.2 μm capsule filter (Polycap TC 75 0.8/0.2 μm , Whatman) previously washed with 10 % HCl and rinsed with Milli-Q water. The filtrate was collected in 10 l

polycarbonate carboys. At each station, the inoculum of free-living bacteria was obtained after filtration of raw seawater through 0.65 μm polycarbonate membranes (Isopore, Millipore). The 0-0.65 μm size fraction was added to the 0.2 μm matrix of seawater (20 % vol/vol of bacterial inoculum). After gentle mixing, aliquots (700 ml) were then distributed in 2 l polycarbonate carboys and divided into treatments in triplicate. Microcosms were incubated for 12 d on board at a temperature (1.5°C) close to that *in situ*, in the dark without agitation. All materials used were acid washed with 10 % HCl and triple rinsed with MQ water prior to use.

At each station, three control microcosms received no carbon addition (hereafter Control), and three microcosms received 11-12 μM carbon of DOC (Table 2) from the same batch of *C. neogracilis* DOM (neoDOM). In order to test the effect of inorganic nutrients added by the enrichment of *C. neogracilis* DOM (Table S2), three other microcosms received nitrate (NaNO_3) and phosphate (Na_2HPO_4) at a final concentration of 56 μM and 3 μM , respectively, similar to the nitrate and phosphate concentration added with *C. neogracilis* DOM (hereafter, Nutrients). These Nutrient microcosms did not receive additional carbon as Control microcosms.

In addition, for the OWZ experiment, three microcosms received 16 μM DOC from *F. cylindrus* (cyIDOM) (Table 2). These microcosms were enriched with nitrate and phosphate at the same final concentrations as for neoDOM and Nutrient treatments considering the residual concentrations of nutrients present in the *F. cylindrus* culture (Table S2).

2.4. Microcosm experiments with dissolved organic matter from the bottom sea ice

In order to investigate the response of the bacterial community to DOM addition from sea ice, sea ice cores were collected using a manual ice corer at station G201. The bottom sea ice from the ice cores was subsampled using a metal cutter shape (diameter 1 cm, depth 3 cm). At the sampled station, the bottom of the sea ice was colonized by the centric diatom *Melosira* spp. (data not shown). One subsample was used immediately (IZ-2 experiment) and one was kept at -80°C until the OWZ experiment. In both cases, the ice was melted at ambient temperature. The volume (4-5 ml) was brought to 160 ml with 0.2 μm filtered surface water coming from G201 for the IZ-2 experiment and from G512 for the OWZ experiment. These mixes were subsampled for DOC analysis (see below). For both IZ-2 and OWZ experiments,

triplicate microcosms (iceDOM) were prepared as described above and each received 50 ml of diluted sea ice. The nutrient concentrations in the ice were unknown at the experiment time, so no nutrients were added to those microcosms.

2.5. Nutrients and dissolved organic carbon analysis

Nitrate (NO_3^-) and phosphate (PO_4^{3-}) concentrations were determined in the exudates collected from the diatom cultures after filtration. Samples (10 ml in duplicate) were stored at -20°C before analysis on a nutrient autoanalyzer (SEAL Analytical AA3HR). Samples for DOC concentration were taken at the beginning and at the onset of stationary growth phase to evaluate DOC production by each diatom strain. DOC samples were also taken at the beginning and at the end of the biodegradation experiments from each microcosm. All DOC samples were processed using combusted glassware. DOC samples (20 ml in duplicate) were filtered through two overlaid combusted (450°C , 6 h) 25 mm GF/F filters. The filtrate was transferred into combusted glass tubes, poisoned with 85 % H_3PO_4 , closed with Teflon-lined screw caps and stored in the dark at room temperature until analysis for diatom cultures. For biodegradation experiments, filtrate was transferred in high-density polyethylene bottles and stored at -80°C , and 85 % H_3PO_4 was added before analysis. DOC concentrations were then measured by the high temperature catalytic oxidation technique (Cauwet 1994) using a Shimadzu TOC-V analyzer (Benner & Strom 1993).

2.6. Bacterial abundance and bacterial production

Samples for bacterial abundance (BA) were taken every 3 d from each microcosm. Samples (1.5 ml) were preserved with glutaraldehyde (1 % final concentration) and stored at -80°C . Samples were stained with SYBR[®] Green I (ThermoFisher Scientific) and analyzed on a flow cytometer (FACSCanto, BD Biosciences) as previously described (Gasol & Giorgio 2000). Specific growth rates were estimated from $(\ln N_t - \ln N_0)/t$, where N_t and N_0 are the final and initial BA during the exponential phase, respectively, and t is the period of exponential phase considered in days. The growth rate can be measured because grazers were removed by size fractionation during the preparation of the microcosms.

Bacterial production (BP) was measured every 3 d in each microcosm by [H^3]-leucine incorporation (Kirchman et al. 1985) modified for microcentrifugation (Smith & Azam 1992). Triplicate 1.7 ml aliquots were incubated with a mixture of 50/50 (v/v) [H^3]-leucine (Perkin Elmer) and nonradioactive leucine for 4 h at a temperature (1.5°C) close to that *in situ*. Samples with 5 % trichloroacetic acid added prior to the isotope served as blank. Saturation and time course were performed beforehand to determine the concentration of leucine and minimum incubation time. Leucine incorporation was converted to carbon production using a conservative conversion factor of 1.5 kg C mol leucine⁻¹ (Simon & Azam 1989).

Bacterial growth efficiency (BGE) was calculated for the different conditions in each experiment, using:

$$\text{BGE} = \text{BP integrated (0-12d)} / (\text{DOC consumption})$$

Where DOC consumption is $\text{DOC}_{T0} - \text{DOC}_{T12}$. BGE was also calculated from integrated BA (Table S3) using a conversion factor of 12.4 fgC (Fukuda et al. 1998).

Percentages of consumed DOC were calculated from the DOC measurements. For the total DOC, the following was used:

$$(\text{DOC}_{T0} - \text{DOC}_{T12}) / (\text{DOC}_{T0})$$

For the added DOC, we compared the consumption of DOC in the control microcosms and the consumption of DOC in microcosms amended with DOM (diatom exudates or sea-ice bottom) following the equation:

$$(\Delta\text{DOC}_{\text{neoDOM}} - \Delta\text{DOC}_{\text{Control}}) / \text{DOC}_{\text{added}}$$

2.7. DNA extraction and 16S rRNA amplicon sequencing

Samples (700 ml) at the start and end of the experiment were filtered by gentle vacuum filtration onto 0.2 μm pore size, 47 mm diameter polyethersulfone membrane filters (Supor, Pall) and stored at -80°C. DNA was extracted using a ZR Fungal/Bacterial DNA MiniPrep™ Kit (ZYMO research) following the manufacturer's guidelines but with an initial 45 min lysozyme digestion at 37°C and a 1-hour proteinase K digestion (20 mg ml⁻¹ final concentration) at 55°C.

Bacterial 16S rRNA genes (V4-V5 region) were PCR amplified in separate triplicate PCR runs, using the KAPA2G Fast HotStart ReadyMix (Sigma) and primers 515F-Y (5'-GTGYCAGCMGCCGCGGTAA) and 926R (5'-CCGYCAATTYMTTTRAGTTT) (Parada et al. 2016)

complemented with Illumina-nextera index. Triplicate samples were pooled before amplification with sample specific barcodes. After ExoSap clean-up (alkaline phosphatase and exonuclease I, Thermo-scientific) samples were quantified with PicoGreen (Invitrogen) and mixed in equimolar amounts before further purification with the Wizard® SV Gel and PCR Clean-Up System kit (Promega). Amplicons were sequenced with MiSeq Illumina 2 x 300 bp chemistry by Fasteris SA sequencing service (Switzerland).

2.8. Sequence data analysis

Sequences were analyzed and processed with Mothur version 1.39.5 (Schloss et al. 2009) using default setting, excluding sequences <300 and >500 bp. Sequences were denoised following the MiSeq SOP pipeline (Kozich et al. 2013) updated on 10 May 2017. Chimeras were removed using the VSEARCH algorithm (Rognes et al. 2016). All singletons were removed. Every sequence was then classified using the Wang algorithm (Wang et al. 2007) by comparison with the SILVA (version 119) taxonomy. Those affiliated to chloroplasts and cyanobacteria were removed. Sequences were then classified into operational taxonomic units (OTUs) at 97 % threshold using the OptiClust algorithm (Westcott & Schloss 2017). A representative sequence for each OTU was classified in order to get a consensus taxonomy for each OTU. For diversity analysis, samples were randomly resampled to the size of the sample containing the lowest number of sequences ($n = 8673$). All further analyses were performed on the randomly re-sampled OTU table in order to allow a comparison of bacterial communities without bias associated with varying sampling size. Raw sequence data were deposited in the NCBI Sequence Read Archive (www.ncbi.nlm.nih.gov/sra) under accession number SRP126160 and Bioproject PRJNA42109.

2.9. Statistical analysis

ANOVA following by a dune post hoc test was performed on the integrated BP and growth rate in order to define significant differences between treatments. Due to the loss of DOC replicates in nutrient treatment for IZ-1 and OWZ, DOC consumption and BGE variations were compared per experiment using Student's *t*-test after checking the normality of the data with the Shapiro-Wilcoxon test. To compare BGE between the 3 stations, an ANOVA was

performed. Those tests were performed in R software (www.R-project.org/). A similarity profile test (SIMPROF) was performed using the *clustsig* package (Clarke et al. 2008) in R, with the null hypothesis that there was no *a priori* group structure. In order to define groups of samples that did not differ significantly in terms of bacterial community structure, an alpha of 0.05 was assigned for the SIMPROF test. To define bacterial clusters, branches with *p-values* > 0.05 were used as a prerequisite. To identify which OTUs contributed most to the dissimilarity between the different treatments, a similarity percentage (SIMPER) analysis was performed using the *vegan* v2.4-2 package in R (Clarke 1993, Warton et al. 2012). The inverse Simpson index and the Chao1 index for diversity and richness, respectively, were calculated with *Mothur*, and values were compared with an ANOVA followed by a dune post hoc test. Relative abundance of genus was tested between treatments using an ANOVA then a post hoc test after log transformation to approximate normal distributions.

3. Results

3.1. Environmental context

The three stations were located in regions with varying sea ice cover resulting in a gradient in an increasing temperature gradient from the IZ towards the OWZ (Table 1). Concentrations of nitrate and phosphate were substantially higher at the IZ-1 and IZ-2 sites compared to the OWZ, while chlorophyll a (*Chla*) concentration showed the opposite pattern (Fig. S1). A pronounced gradient from the IZ-1 to the OWZ was observed in bacterial parameters and for the DOM characteristics. BA and BP increased from the IZ-1 to OWZ, while the concentration of DOC followed the opposite trend. BP normalized to DOC indicated an increase in bioavailable DOM from the IZ-1 to the OWZ.

3.2. Bacterial abundance and production in the enrichment experiments

Bacterial growth in the microcosms showed different patterns for the three stations (Fig. 2). In IZ-1, bacterial growth and production increased after a long lag phase (about 6 d), while growth in IZ-2 and OWZ started earlier (after 3 d). Inorganic nutrient additions did not

show any effect on the integrated BP and the bacterial growth rates in any of the treatments ($p > 0.05$) (Fig. 2). The addition of neoDOM stimulated bacterial growth in IZ-2 and OWZ, and BP in IZ-1 and IZ-2. Integrated BP in the neoDOM treatment of IZ-1 and IZ-2 were significantly higher compared to the respective controls ($p < 0.05$, 19- and 1.7- fold, respectively). However, no significant differences were observed in OWZ ($p > 0.05$). Growth rates ranged between 0.22 and 0.37 d^{-1} at all sites for the control and the nutrient-amended microcosms, with lower growth rates in IZ-1 and IZ-2 (0.22 – 0.27 d^{-1}) than in OWZ (0.36 – 0.37 d^{-1} , $p < 0.05$). In the neoDOM treatments growth rates increased up to 0.48, 0.41 and 0.47 d^{-1} in IZ-1, IZ-2 and OWZ, respectively. This increase was significant for IZ-2 and OWZ (ANOVA, $p < 0.05$). In OWZ, the addition of cylDOM led to a small (1.3- fold), but significant increase in integrated BP ($p < 0.05$) and a higher growth rate ($p < 0.05$, 0.42 d^{-1}).

In IZ-2 and OWZ, where ice-DOM was added, no significant effects ($p > 0.05$) were observed on BA and integrated BP compared to the controls (Fig. 2). Overall, 3 and 1.2 μM DOC were added to IZ-2 and OWZ experiments, respectively (Table 2) through sea ice enrichment (which correspond to $\sim 1500 \mu M$ of DOC in the sampled non-diluted sea ice).

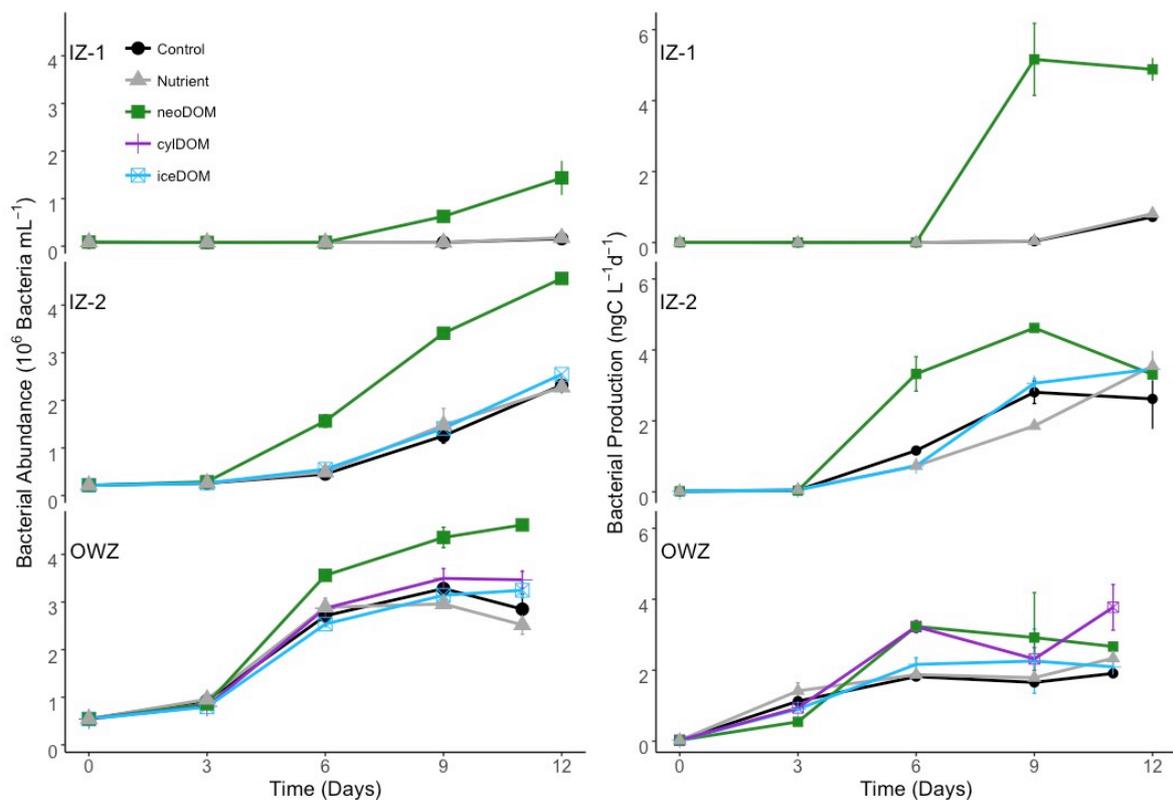


Figure 2 : Bacterial abundance (left panel) and production (right panel) in the Ice Zone stations (IZ-1 and IZ-2) and the Open Water Zone (OWZ). Error bars represent standard deviations ($n = 3$). Treatments are as defined in Table 2.

3.3. Biodegradation of the dissolved organic matter

The amount of DOC consumed over the course of the biodegradation experiments varied between 10 μM (IZ-2) and 20 μM (IZ-2) in the control microcosms (Table 2). The amount of consumed DOC was smaller when inorganic nutrients were added as compared to the controls, but no statistical test could be done due to the loss of replicate DOC samples for the nutrients-amended microcosm. In IZ-1, added neoDOM represented 5.5 % of the total DOC. This contribution increased in IZ-2 and OWZ (8.6 and 11.3 % of DOC, respectively). The consumption of DOC in the diatom DOM treatments was significantly higher compared to the controls at all sites (Table 2, $p < 0.05$). In IZ-1, DOC consumption in the presence of neoDOM exceeded the sum of the DOC added in the form of neoDOM and the DOC consumption determined in the control. This suggests that the addition of neoDOM stimulated the consumption of DOC from IZ-1. In contrast, the addition of iceDOM had no effect on DOC consumption compared to the control ($p > 0.05$).

Table 2 : Dissolved organic carbon (DOC) addition and consumption. Bacterial growth efficiency (BGE) was calculated from DOC consumption and bacterial production integrated over 12 d. \pm represents SD ($n=3$). IZ-1 (IZ-2): Ice Zone 1 (2); OWZ: Open Water Zone; Nutrients: microcosms were enriched with nitrate and phosphate, DOM: dissolved organic matter, neoDOM: DOM produced by the planktonic diatom *Chaetoceros neogracilis*, iceDOM: DOM from diluted sea ice, cylDOM: DOM produced by the sea ice diatom *Fragilariopsis cylindrus*. Asterisks indicate significant differences from Controls (* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$)

Experiment	Treatment	Added DOC (μM)	Consumed DOC		BGE (%)
			(μM)	(% of total DOC)	
IZ-1	Control	0	10 \pm 2	6 \pm 1	1 \pm 0.2
	Nutrients	0	8	4	1.5
	neoDOM	11	53 \pm 3***	27 \pm 1***	3.8 \pm 0.5**
IZ-2	Control	0	20 \pm 1	17 \pm 1	6.9 \pm 0.9
	Nutrients	0	15 \pm 2	13 \pm 2	8.6 \pm 2
	neoDOM	11	26 \pm 1**	20 \pm 1**	9.2 \pm 1.2
	iceDOM	3	18 \pm 4	15 \pm 4	8.5 \pm 2.2
OWZ	Control	0	13 \pm 2	14 \pm 3	11.1 \pm 2
	Nutrients	0	11	12	12.2
	neoDOM	12	19 \pm 6*	18 \pm 6*	9.6 \pm 3.8
	cylDOM	16	29 \pm 2*	18 \pm 2*	9.2 \pm 1
	iceDOM	1	15 \pm 3	15 \pm 4	12 \pm 4.4

BGE estimated in the controls were significantly different between stations ($p < 0.05$), with the lowest values determined for IZ-1 and the highest BGE for OWZ (Table 2). The neoDOM treatments had no effect on BGE ($p > 0.05$) compared to the controls in IZ-2 and OWZ experiments, but neoDOM induced a significantly higher BGE ($p > 0.05$) in IZ-1 experiment (Table 2).

3.4. Change in bacterial diversity and community composition

Overall, 667,489 reads were obtained between the 46 samples after quality filtering of the sequences, shared among 281 OTUs determined at 97 % identity. Rarefaction curves can be found in Fig. S2. The taxonomic richness and diversity of the bacterial communities used as inoculum were highest in IZ-1 (12.7 for the inverse Simpson index and 174 for the Chao1 index) and decreased towards OWZ (7.7 and 103, respectively). Clustering of the samples based on the Bray-Curtis dissimilarity (Fig. 3), revealed that the initial bacterial communities from IZ-1 and IZ-2 were not significantly different from each other (73 % similarity, $p > 0.05$) while the initial bacterial community from OWZ was significantly different from those of the other stations (with only 40 % similarity, $p < 0.05$). A gradient of similarity between initial time and control microcosms is visible from IZ-1 to OWZ, with the lowest similarity for IZ-1 (13 %), followed by IZ-2 (38 %) and OWZ (65 %). In IZ-1, the final bacterial community from the neoDOM treatment was significantly different from the communities in the controls and the nutrient-amended treatments (56 % dissimilarity, $p < 0.05$). The same pattern was observed in IZ-2 experiment, but with more similarity between the communities from the neoDOM treatment and the controls and nutrient-amended treatments (78 %). No major difference was observed between DOM addition and control (with or without nutrients) in OWZ experiment. The community composition was not affected by the addition of sea-ice in IZ-2 and OWZ.

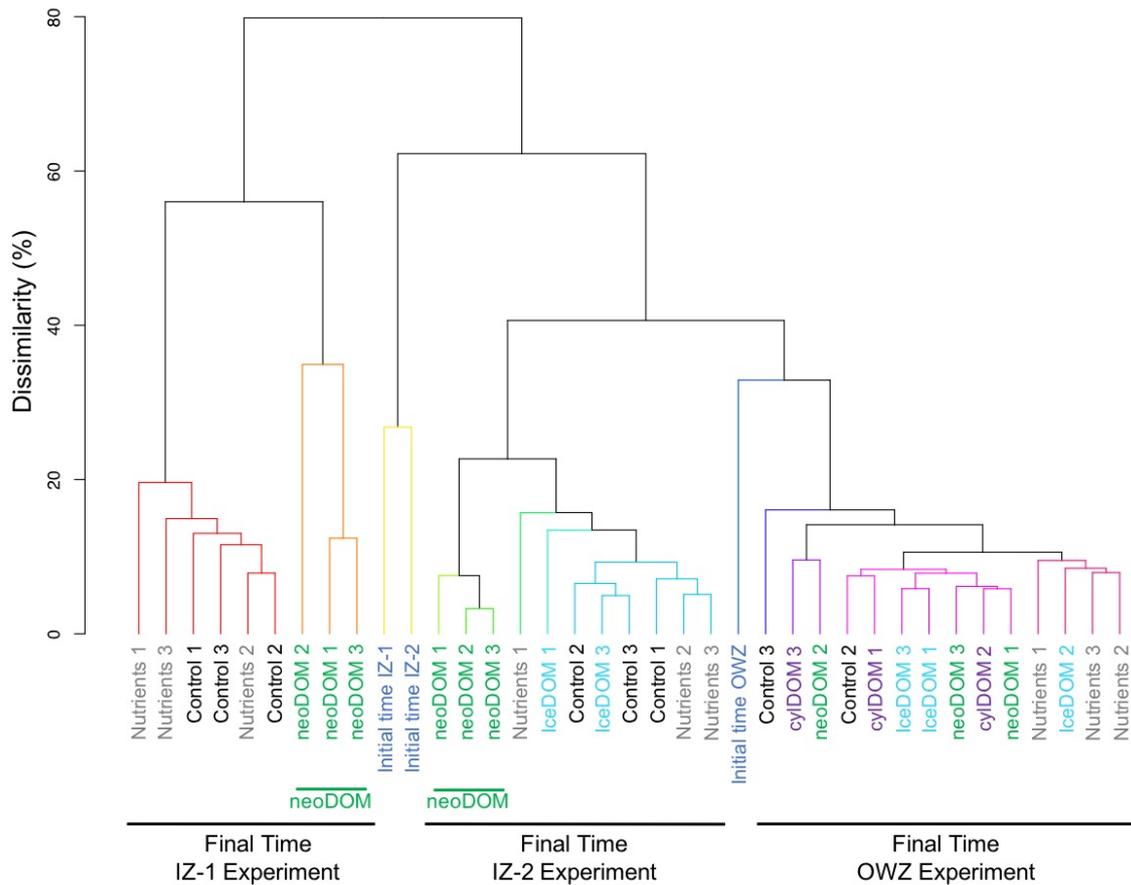


Figure 3 : Bacterial community similarity based on 16S rDNA sequencing. Sample clustering is based on Bray-Curtis dissimilarity distance matrix on subsampled sequences and the dendrogram was inferred with the weighted pair group average algorithm (UPGMA). Different branch colors correspond to statistically different groups (SIMPROF test, $p > 0.05$). Treatments are as defined in Table 2.

Only minor differences in the relative abundance of Proteobacteria and Bacteroidetes were observed between the initial IZ-1 and IZ-2 communities, with a higher relative abundance of Proteobacteria in IZ-1 and more unclassified bacteria in IZ-2 (Fig. 4a, b, c). At the end of the experiment, major differences were observed between the incubations performed in IZ-1 and IZ-2. The dominant classes were Gammaproteobacteria and Flavobacteria in IZ-1 and IZ-2, respectively. In both experiments, the addition of neoDOM led to a significant decrease ($p < 0.05$) in the relative abundances of *Colwellia* and an significant increase ($p < 0.5$) of *Polaribacter* (Fig. 4d, e). Additionally, in IZ-1, the relative contribution of *Pseudoalteromonas* significantly increased ($p < 0.5$) and *Oleispira* significantly decreased ($p < 0.5$), while in IZ-2, the relative contribution of *Moritella* significantly increased ($p < 0.5$) and *Tenacibaculum* significantly decreased ($p < 0.5$).

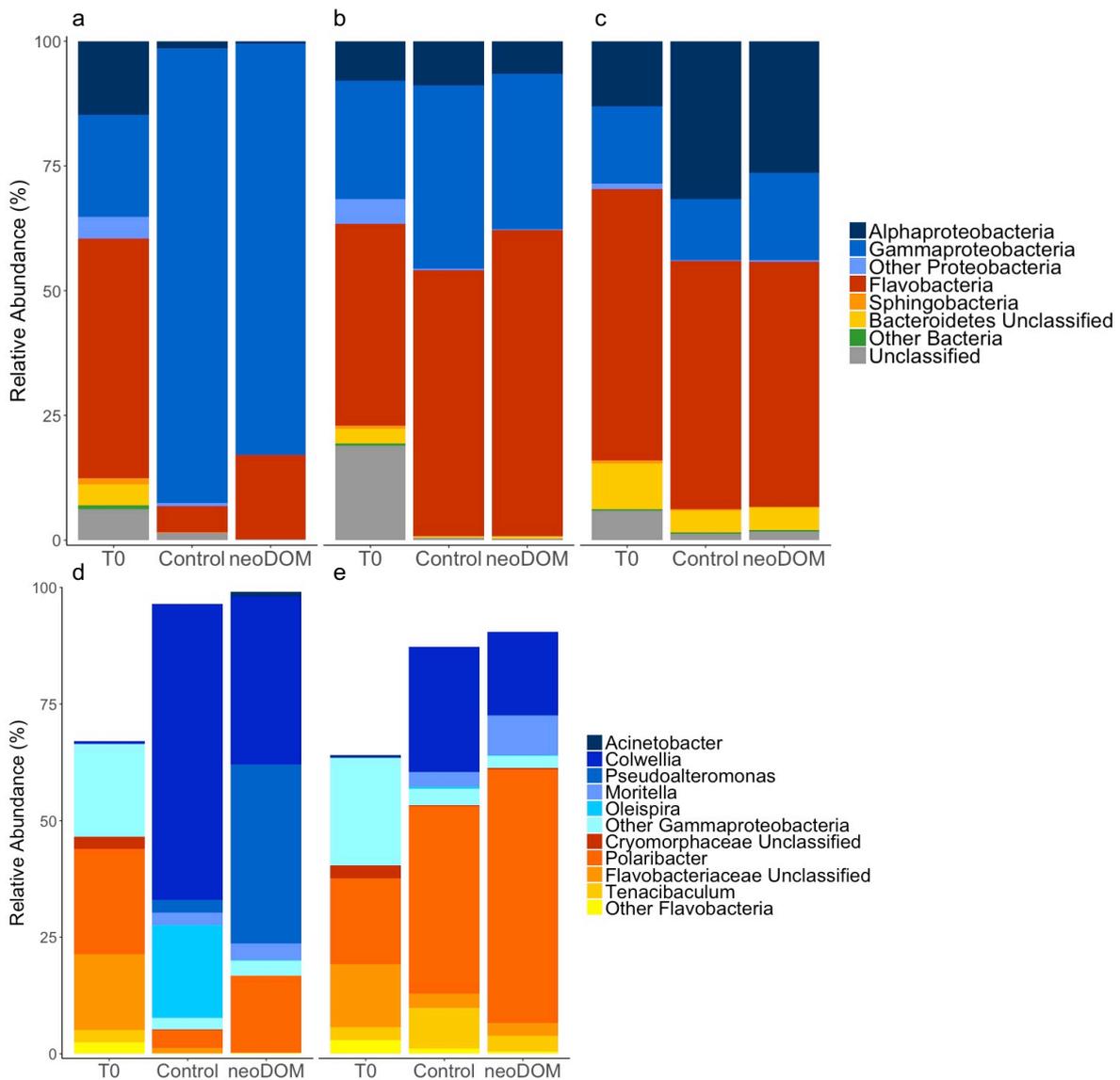


Figure 4 : Relative abundance of major bacterial groups expressed as the percentage of total sequences obtained in the sample for IZ-1 (a, d), IZ-2 (b, e) and OWZ (c) experiments. d and e magnify the Gammaproteobacteria and Flavobacteria subclasses. Treatments are as defined in Table 2.

Some OTUs were common and abundant for all experiments (e.g., OTU001 related to *Polaribacter spp.*) while others appeared more specific to one location (e.g., OTU13 closely related to *Oleispira spp.* in IZ-1) (Fig. 5). The relative contribution of some OTUs seemed to increase along the ice to open water gradient (e.g., OTU002 related to Rhodobacteraceae), when others seemed to decrease along this gradient (e.g., OTU007 related to *Colwellia*).

Réponse des communautés bactériennes à l'ajout de matière organique dissoute produite par des diatomées dans l'océan Arctique

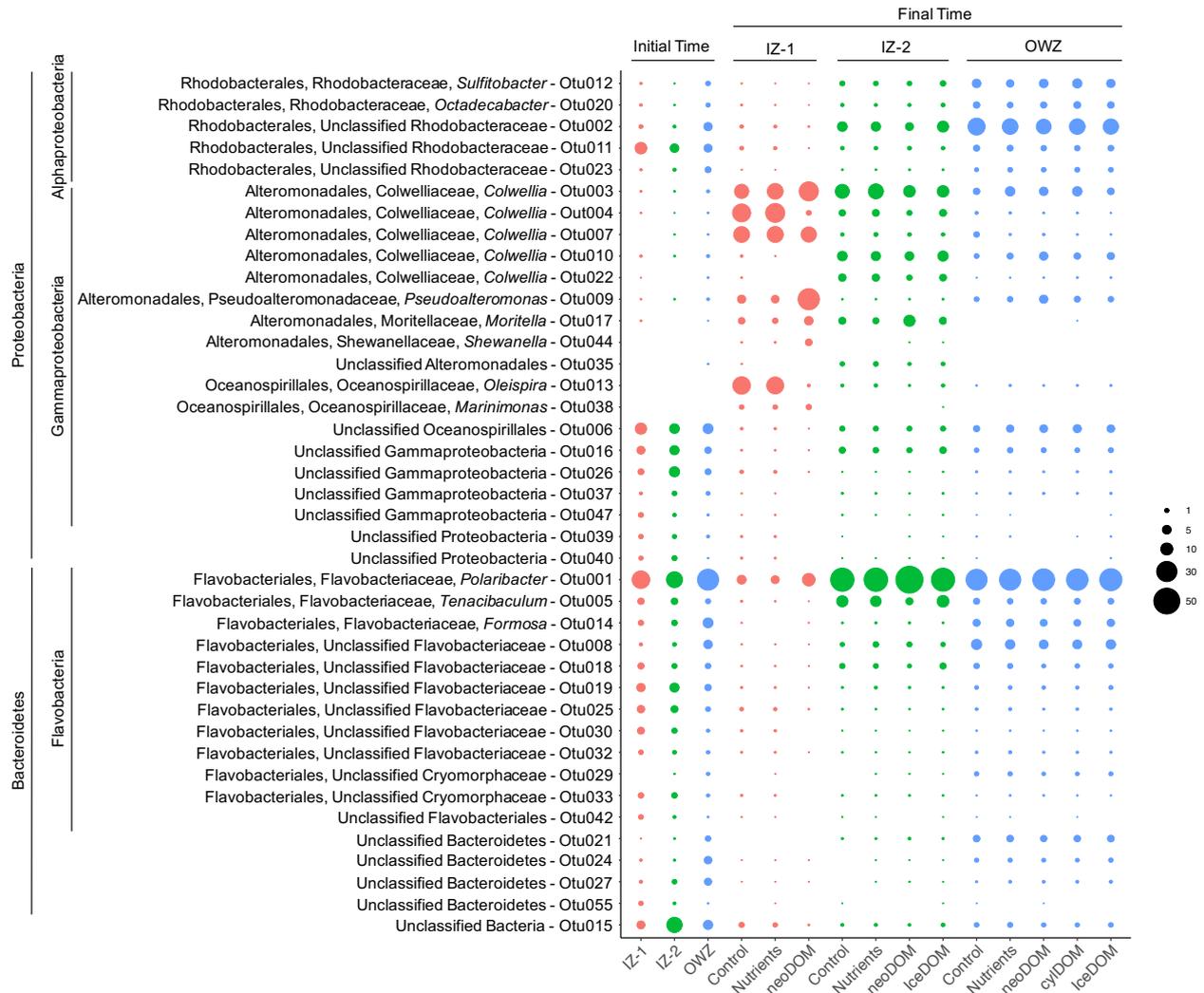


Figure 5 : Relative abundance of operational taxonomic units (OTUs) with a contribution higher than 1 % in at least one sample (Final time is an average of triplicate microcosms). Circle size represent relative abundance (%). Treatments are as defined in Table 2.

Based on a SIMPER analysis, we determined that only 5 and 9 OTUs explained up to 85 % of the dissimilarity observed in the bacterial composition between the controls and the neoDOM addition in IZ-1 and IZ-2, respectively (Table 3). Four of these OTUs were positively affected by DOM addition and six negatively affected. Among these OTUs, two were closely related to *Colwellia* spp. Surprisingly, one *Colwellia* related OTU (OTU003) was common to both experiments but shifted either positively (IZ-1) or negatively (IZ-2) with neoDOM addition.

Table 3 : SIMPER analysis showing the contribution of operational taxonomic units (OTUs) explaining 85% of the dissimilarity between control and neoDOM microcosms after 12 d in the IZ-1 and IZ-2 experiments (abbreviations are defined in Table 2). Relative abundance is expressed as the percentage (mean \pm SD, n=3) of total sequences obtained in the sample.

Taxa	Relative abundance (%)				Contribution to the dissimilarity (%)
	Control	neoDOM	$\frac{\text{neoDOM}}{\text{Control}}$		
Gammaproteobacteria, Alteromonadales, Pseudoalteromonadaceae, <i>Pseudoalteromonas</i> – OTU009	4.4 \pm 1.8	33.1 \pm 1.1	7.52	26.2	
Gammaproteobacteria, Alteromonadales, Colwelliaceae, <i>Colwellia</i> – OTU004	23.5 \pm 5.5	1.3 \pm 0.2	0.06	20.2	
IZ-1 Gammaproteobacteria, Oceanospirillales, Oceanospirillaceae, <i>Oleispira</i> – OTU013	22.3 \pm 2.2	0.4 \pm 0.3	0.02	20.0	
Gammaproteobacteria, Alteromonadales, Colwelliaceae, <i>Colwellia</i> – OTU003	14.3 \pm 1.5	26.7 \pm 4.7	1.87	11.8	
Bacteroidetes, Flavobacteria, Flavobacteriales, Flavobacteriaceae, <i>Polaribacter</i> – OTU001	5.2 \pm 1.3	11.1 \pm 2.7	2.13	6.1	
Bacteroidetes, Flavobacteria, Flavobacteriales, Flavobacteriaceae, <i>Polaribacter</i> – OTU001	40.2 \pm 2.6	54.5 \pm 2.3	1.36	32.7	
Bacteroidetes, Flavobacteria, Flavobacteriales, Flavobacteriaceae, <i>Tenacibaculum</i> – OTU005	8.5 \pm 0.2	3.1 \pm 0.3	0.36	12.4	
Gammaproteobacteria, Alteromonadales, Moritellaceae, <i>Moritella</i> – OTU017	3.1 \pm 1.3	8.5 \pm 0.4	2.74	12.3	
Gammaproteobacteria, Alteromonadales, Colwelliaceae, <i>Colwellia</i> – OTU003	13.9 \pm 1.3	9.1 \pm 1.5	0.65	11.0	
IZ-2 Alphaproteobacteria, Rhodobacterales, Rhodobacteraceae – OTU002	6.2 \pm 0.3	4.0 \pm 0.5	0.65	5.2	
Gammaproteobacteria, Alteromonadales, Colwelliaceae, <i>Colwellia</i> – OTU022	3.6 \pm 0.2	1.7 \pm 0.3	0.47	4.2	
Gammaproteobacteria, Alteromonadales, Colwelliaceae, <i>Colwellia</i> – OTU010	6.2 \pm 1.1	5.0 \pm 0.4	0.81	3.2	
Gammaproteobacteria, Alteromonadales, Colwelliaceae, <i>Colwellia</i> – OTU004	2.5 \pm 0.6	1.5 \pm 0.2	0.60	2.3	
Gammaproteobacteria Unclassified – OTU016	2.4 \pm 0.8	1.6 \pm 0.4	0.67	2.0	

4. Discussion

4.1. Nutrient and substrate limitation of Arctic bacteria

Studies conducted in the Arctic Ocean show that nutrient and carbon limitation of bacterial activity vary in space and time. For instance, in the Western Arctic, bacteria were limited by carbon availability in spring, while a co-limitation by carbon and inorganic nutrients (ammonium and phosphate) was observed in late summer (Kirchman et al. 2005). A similar carbon-inorganic nutrient co-limitation was observed in the subarctic Norwegian Sea in spring (Cuevas et al. 2011). In the Beaufort Sea, nitrogen sources appeared to be the limiting nutrient in offshore surface water in late summer (Ortega-Retuerta et al. 2012). In the present study, the addition of inorganic nitrate and phosphate had no effect on bacterial growth and production, suggesting that bacteria were not nutrient limited in early summer in Baffin Bay. Nevertheless, all of our incubations received nutrients, and the sole addition of carbon was not tested. Thus, we cannot overlook the possibility that the observed stimulation of bacterial activity with diatom-derived DOM may be a result of a carbon and nutrient co-limitation, as has been observed in other regions of the Arctic Ocean (Kirchman et al. 2005, Cuevas et al. 2011).

4.2. Spatial gradient of bacterial responses, from ice-influenced to open waters

The measured ambient DOC concentration and bacterial activities suggest a spatial gradient of carbon availability from IZ-1 to OWZ. The dynamic nature of bioavailable DOM variability (as measured with amino acid yields) is associated with the extent of ecosystem productivity in the Arctic Ocean (Shen et al. 2018). A distinct bacterial response to the neoDOM addition was observed at the three studied sites. In IZ-1, characterized by the highest DOC concentration and lowest bioavailable DOM, the bacterial response to diatom-DOM input was most important. IZ-1 was probably sampled during a pre-bloom phase, as indicated by high nitrate concentrations and low Chl*a* concentrations, while OWZ may correspond to a later bloom phase as indicated by the peak of Chl*a* at 20 m depth (Fig. S1). The decrease in the fraction of diatom DOC consumed, and the increase in BP, growth rates and BGE from IZ-1 to OWZ further support this idea. In OWZ, the low bacterial stimulation induced by DOM addition

compared to the controls and the high bacterial activity even in the controls could indicate that bacteria were less carbon-limited. During this later phase of the phytoplankton bloom, higher amount of bioavailable DOC were probably released by *in situ* phytoplankton, sustaining the observed bacterial growth.

The high DOC concentrations observed in IZ-1 and IZ-2 waters could suggest that most of the DOC in these pre-bloom waters was derived from sea-ice melt. Sea-ice can contain high concentrations of DOC (669-2000 μM) (Underwood et al. 2010, Garneau et al. 2016), as was measured in our sea-ice samples (~ 1500 μM DOC). DOM in sea-ice is mainly composed of algal-derived EPS rich in glucose and galactose (Krembs & Deming 2008, Underwood et al. 2010, Ewert & Deming 2013). Indeed, in melted sea ice cores, dissolved carbohydrates represented 40 % of the total DOC and up to 83 % of these carbohydrates were derived from EPS (Underwood et al. 2010). Carbohydrates are a good source of carbon for marine bacteria (Elifantz et al. 2005). Nevertheless, the low bacterial activity observed in the control treatments and the IZ stations and the marked response of bacteria to the added diatom-DOM suggest a low bioavailability of the ambient DOM in the ice influenced water. This could be due to the rapid utilization of the labile DOM fraction by sea-ice bacteria. Despite the bioavailability of sea-ice DOM to bacteria (Amon et al. 2001), the addition this DOM source in our experiment did not result in higher bacterial growth or production. The low concentration of added sea-ice DOM may explain the lack of bacterial response, as it is highly correlated to the amount of DOM as suggested by Niemi et al. (2014).

4.3. Priming effect of diatom exudates in ice covered waters

In IZ-1, the DOC consumed in the neoDOM treatment exceeded the sum of diatom-DOC added and the DOC consumed in the control treatment, suggesting that more ambient DOM was consumed compared to the control treatment. The increase in microbial degradation of ambient DOM by addition of labile organic matter to the system (coined priming effect, PE) has been previously observed (Blagodatskaya & Kuzyakov 2008). In the present study, the PE is based on the assumption that the diatom-derived organic carbon is biologically more labile than the *in situ* organic carbon and is therefore consumed more rapidly. Even if only part of the added diatom-DOM was consumed, this would still support our conclusion on the PE. In this latter scenario, our calculations would only underestimate the extent of the PE. Whereas

the PE has been repeatedly observed in soil ecosystems, reports in aquatic ecosystems occurred later. A first hypothesis for the importance of PE in aquatic ecosystems was made by Guenet et al. (2010), who suggested that the release of labile DOM (e.g. mono- and polysaccharides, amino acids) by phytoplankton increased the remineralization rate of more recalcitrant DOM in aquatic ecosystems (Blanchet et al. 2017). The present results suggest that the release of diatom-derived DOM in sea-ice covered water increases the recycling of less available ambient DOM, highlighting the importance of the sea ice bloom dynamics on carbon cycling in the Arctic.

4.4. Response of bacterial community composition to diatom DOM exudates in ice influenced stations

While a number of studies have investigated the bioavailability of terrestrial-DOM (Paulsen et al. 2017) and sea ice DOM (Niemi et al. 2014) to bacteria in the Arctic Ocean, the question of how DOM originating from Arctic phytoplankton and sea-ice diatoms affects bacterial community composition has not been investigated thus far. We observed a pronounced effect of diatom DOM on the bacterial community composition, similar to observations made in experimental studies conducted in Antarctic waters (Landa et al. 2016, Luria et al. 2017) and in temperate seas (Pinhassi et al. 2004, Landa et al. 2013, Tada et al. 2017).

Polaribacter (Flavobacteria) related OTUs appeared to be stimulated by the DOM-addition in IZ-1 and IZ-2. This genus is abundant in sea ice and polar waters (Teeling et al. 2012, Boetius et al. 2015, Torstensson et al. 2015, Landa et al. 2016) especially in the Arctic (Galand et al. 2008, Yergeau et al. 2017). *Polaribacter* was frequently observed during experimental and *in situ* phytoplankton blooms (Williams et al. 2013, Luria et al. 2016), and this group is reported to respond to phytoplankton DOM additions (Luria et al. 2017, Tada et al. 2017). This could be due to their high ability to degrade polymeric DOM such as algal polysaccharides (Klindworth et al. 2014). During a spring phytoplankton bloom in coastal Antarctic waters, *Polaribacter* dominated during the later bloom stage, while *Colwellia* (Gammaproteobacteria) was dominant at the beginning of the bloom (Luria et al. 2016).

In the present study, the relative abundance decrease of taxa related to *Colwellia* in the DOM treatment was lower compared to the control at both ice influenced stations, suggesting

that *Colwellia* were not the most competitive taxa in the presence of diatom DOM. *Colwellia* were outcompeted by *Pseudoalteromonas* (Gammaproteobacteria) in IZ-1 and by *Moritella* (Gammaproteobacteria) in IZ-2. *Pseudoalteromonas* produce extracellular compounds and have bacteriolytic activity that could increase their competitiveness (Holmström & Kjelleberg 1999). Interestingly, at the OTU level, a specific OTU related to *Colwellia* increased in IZ-1 and decreased in the IZ microcosms amended with diatom DOM. These two opposite responses for the same OTU could be explained by complex interaction or competition occurring between the species present in each bacterial community (Hibbing et al. 2010).

In IZ-1, one *Oleispira* (Gammaproteobacteria) related OTU was negatively affected by the addition of neoDOM. This OTU was not detected in the initial water, but was well represented at the end of the experiment in the control treatment (Table 4). Interestingly, *Oleispira* was reported to be stimulated by the addition of methane during incubation of seawater from Utqiagvik, Alaska (Uhlir et al. 2017) and has been identified as highly active in the uptake of bicarbonate in Arctic seawater (Alonso-Sáez et al. 2010). *Oleispira* seems to be less competitive when DOM released by diatoms is present in the environment.

5. Conclusion

Increased temperatures in the Arctic have a dramatic impact on the sea ice cover (Screen & Simmonds 2010). The reduced ice cover affects the timing and the intensity of spring phytoplankton blooms (Arrigo et al. 2008, Palmer et al. 2014, Arrigo & van Dijken 2015) and potentially bacterial heterotrophic activity and community composition through quantitative and compositional changes in DOM. Our results show a clear response of heterotrophic bacteria to diatom-derived DOM in early summer in Baffin Bay (Arctic Ocean); however, the magnitude of the response varies with sea ice cover. Heterotrophic bacteria present in the sea-ice covered Arctic Ocean were stimulated by diatom DOM, and increased bacterial activity was associated with changes in the bacterial community composition. The addition of this labile DOM source further resulted in the enhanced bacterial degradation of *in situ* DOM. To our knowledge, this could be the first evidence of PE in the Arctic Ocean. This last finding needs further study to understand the importance of this process in an ocean receiving a large amount of recalcitrant terrestrial DOM from rivers (Peterson et al. 2002) and becoming more productive due to a decrease in sea ice coverage.

Acknowledgements

We thank P. Catala and J. Caparros for the flow cytometry, DOC analyses and P. Schatt for help with the phytoplankton cultures. We also thank D. Vaultot, D. Marie and M. Tragin for sharing the *in situ* bacterial abundance; J. Ras and C. Dimier for sharing the Chl a ; and N. Garcia and P. Rimbault for sharing the nutrient concentrations. The GreenEdge project is funded by the following French and Canadian programs and agencies: ANR (Contract #111112), ArcticNet, CERC on Remote sensing of Canada's new Arctic frontier, CNES (project #131425), French Arctic Initiative, Fondation Total, CSA, LEFE and IPEV (project #1164). This project was conducted using the Canadian research icebreaker CCGS 'Amundsen' with the support of the Amundsen Science program funded by the Canada Foundation for Innovation (CFI) Major Science Initiatives (MSI) Fund. We thank officers and crew of CCGS 'Amundsen'. The project was conducted under the scientific coordination of the Canada Excellence Research Chair on Remote sensing of Canada's new Arctic frontier and the CNRS & Université Laval Takuvik Joint International Laboratory (UMI3376). The field campaign was successful thanks to the contribution of G. Bécu, J. Lagunas, D. Christiansen-Stowe, J. Sansoulet, E. Rehm, M. Benoît-Gagné, M.-H. Forget and F. Bruyant from Takuvik laboratory and Julie Bourdon from ULISSE (CNRS). We also thank Québec-Océan and the Polar Continental Shelf Program for their in-kind contribution in terms of polar logistics and the Polar Continental Shelf Program for their in-kind contribution in terms of polar logistics and scientific equipment. JD was supported by a Marie Curie Actions-International Outgoing Fellowship (PIOF-GA-2013-629378). LD was supported by a PhD grant from Sorbonne Université.

Supplementary information

Table S1 : Arctic diatom strains characteristics.

	RCC 2278 <i>Chaetoceros neogracilis</i>	RCC 4289 <i>Fragilariopsis cylindrus</i>
Division	Heterokonphyta	Heterokonphyta
Family	Chaetocerotaceae	Bacillariaceae
Ecotype	Clade I	-
Strain name	MALINA FT42.3 PG2	MicroPolar 02_P212_E5
Ocean origin	Arctic Ocean	Arctic Ocean
Region origin	Beaufort Sea	Greenland Sea
Isolation date	August 10, 2009	March 08, 2014
Size	7.0 μm	3-20 μm
Cell shape	cylindrical	pennate

Table S2 : Dissolved Organic Carbon (DOC), nitrate and phosphate concentration measured at the end of the phytoplankton culture for each diatom strain.

	DOC (μM)	NaNO_3^- (μM)	PO_4 (μM)
<i>Chaetoceros neogracilis</i>	859	344	13
<i>Fragilariopsis cylindrus</i>	321	467	29

Table S3 : Bacterial Growth efficiency (BGE) calculated from Bacterial Production (BP) and from Bacterial Abundance (BA).

Experiment	Treatment	BGE calculated with BP (%)	BGE calculated with BA (%)
IZ-1	Control	1 ± 0.2	0.7 ± 0.2
	Nutrient	1.5	1.4
	neoDOM	3.8 ± 0.5	3.2 ± 1
IZ-2	Control	6.9 ± 0.9	11 ± 1
	Nutrient	8.6 ± 2	18 ± 4.5
	neoDOM	9.2 ± 1.2	19 ± 1.5
	iceDOM	8.5 ± 2.2	9.4 ± 1.5
OWZ	Control	11.1 ± 2	19 ± 4.3
	Nutrient	12.2	23.3
	neoDOM	9.6 ± 3.8	28.9 ± 14.4
	cylDOM	9.2 ± 1	22.9 ± 4.8
	iceDOM	12 ± 4.4	15 ± 2.6

Réponse des communautés bactériennes à l'ajout de matière organique dissoute produite par des diatomées dans l'océan Arctique

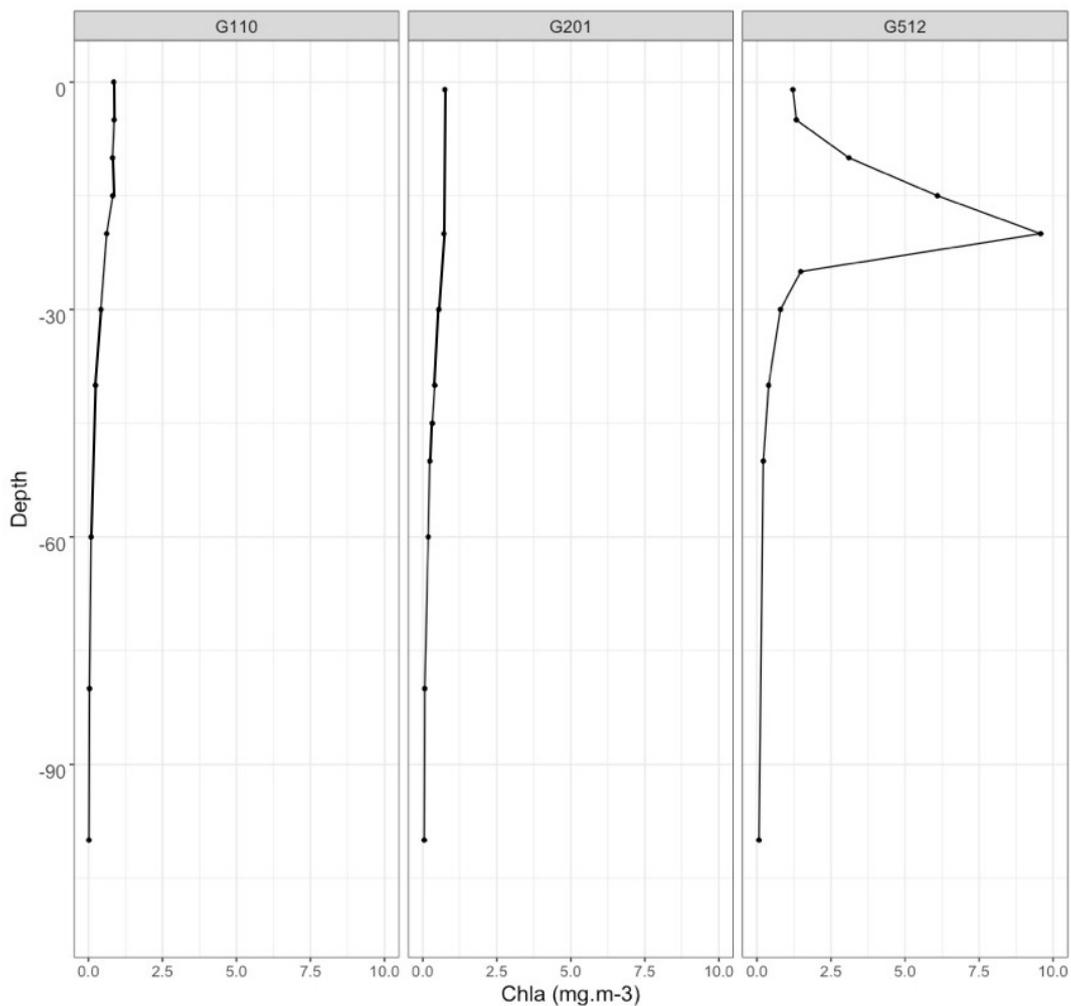


Figure S1 : Cha profile for the ice zone station (G110 & G201) and the open water zone station (G512).

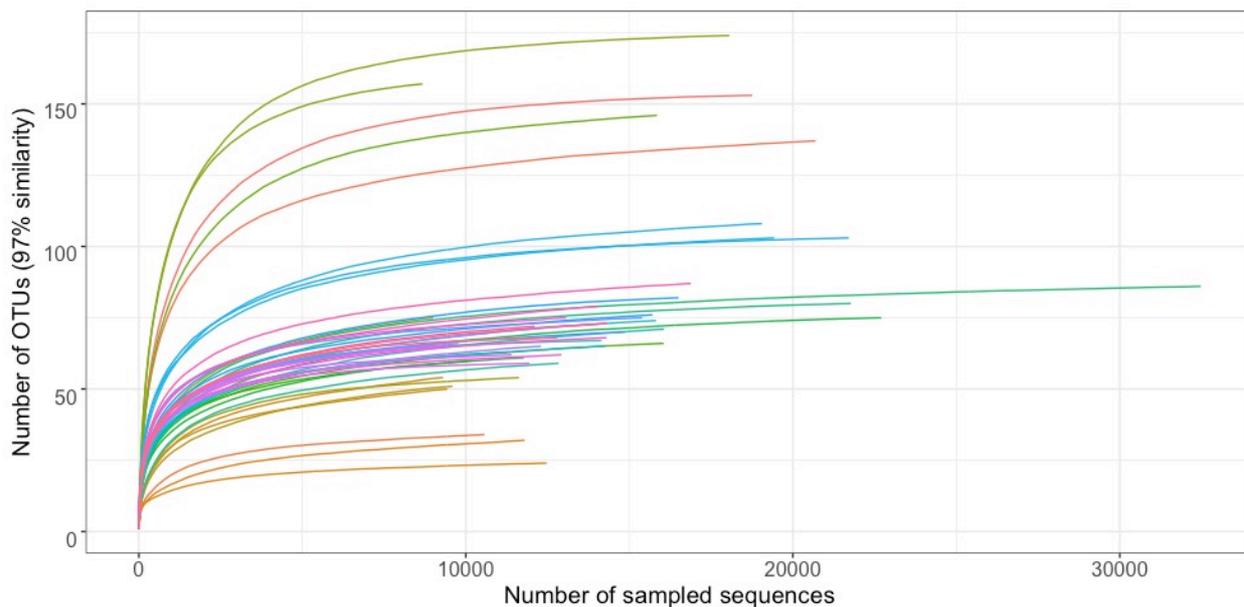


Figure S2 : Rarefaction curves within samples. Each color represents one sample.

Chapitre IV : Etude expérimentale du potentiel de dégradation d'excrétas de microalgues arctiques par différentes souches bactériennes arctiques



Crédits : Laëtitia Dadaglio

Prologue

Nous avons observé dans les chapitres précédents, une forte réactivité de la communauté bactérienne face au développement du bloom. Nous avons également observé lors de l'expérience de biodégradation une réactivité différentes en fonction de la composition de la communauté initiale ainsi qu'en fonction de la provenance de la communauté bactérienne. De manière à étudier plus en détail la réaction des différents taxa bactériens face à l'ajout de matière organique dissoute, nous avons effectué des expériences de biodégradation sur des souches isolées.

Pour cela, Lucas Tisserand, lors de son stage de Master 1, a mis en culture différentes espèces de microalgues et a récupéré la matière organique dissoute excrétée par celles-ci. J'ai donc formé Lucas Tisserand afin qu'il réalise ces expériences. Avec l'aide de Philippe Catala, il a isolé des souches bactériennes provenant d'échantillons du camp de glace. Il a ensuite participé au séquençage de ces souches sur la plateforme BIO2MAR avec Laurent Intertaglia. Lors de son stage de Master 2 encadré par Fabien Joux et moi, il a effectué des expériences de biodégradation de la matière organique dissoute provenant des cultures de microalgues par différentes souches bactériennes. Il a également traité et analysé les résultats. Je l'ai ensuite aidé avec Fabien Joux lors de l'écriture de ses rapports de Master 1 et de Master 2.

Résumé

La diversité des bactéries hétérotrophes cultivables présente à la base de la banquise et dans la colonne d'eau en mer de Baffin (Nanuvut, Canada) a été étudiée lors de la formation du bloom phytoplanctonique printanier. A partir des séquences du gène ARNr 16S, 98 souches bactériennes ont été identifiées après isolement sur Marine Agar à 4°C. Ces souches étaient composées des phyla suivants : Proteobacteria (70 %), Bacteroidetes (16 %), Actinobacteria (11 %) et Firmicutes (1 %). Au total, 40 espèces bactériennes différentes ont été identifiées avec des degrés d'homologie de 93,5 à 100 % par rapport à des espèces déjà décrites. Un représentant de chacune de ces espèces a été utilisé pour tester sa capacité à dégrader la matière organique dissoute (DOM) excrétée par trois espèces différentes de microalgues, i.e. *Chaetoceros neogracilis* (diatomée planctonique), *Fragilariopsis cylindrus* (diatomée de glace) et *Micromonas pusilla* (picoaucaryote planctonique). La DOM excrétée par *C. neogracilis* est celle qui a permis à un plus grand nombre de souches (78 %) de croître. Ensuite, vient celle de *M. pusilla* (53 %) puis de *F. cylindrus* (33 %). Les souches appartenant aux genres *Pseudomonas* (Gamma-proteobacteria) ainsi que les Flavobacteria ont montré une très forte réponse lorsqu'elles étaient en présence d'excréta de *C. neogracilis*. En conclusion, la biodisponibilité de la DOM excrétée diffère suivant les espèces de microalgues et la qualité de la DOM excrétée pourrait influencer sur la composition des communautés bactériennes en sélectionnant les espèces les plus aptes à dégrader ce type de composés.

Mots clefs : Océan Arctique ; Souches bactériennes ; Matière organique dissoute ; Microalgues ; Biodégradation

1. Introduction

Seule une fraction mineure des communautés bactériennes marines est cultivable (Bernard et al. 2000, Bhadrathi et al. 2006). Pourtant, bien que de nombreux biais méthodologiques soient attribués aux approches fondées sur la culture de souches bactériennes, elles représentent néanmoins des méthodes utiles en écologie bactérienne car elles fournissent des informations supplémentaires aux approches moléculaires. De plus, les études d'isolats bactériens en culture donnent accès à la diversité fonctionnelle des souches bactériennes. L'isolement de souches bactériennes est donc très important afin de mieux comprendre la physiologie de ces organismes en milieux naturels et leur rôle au sein de la communauté bactérienne. C'est pour cela que dans cette étude, nous avons isolé des souches bactériennes provenant de l'océan Arctique en mer de Baffin.

L'Arctique subit depuis plusieurs décennies des changements sans précédents dus aux variations climatiques et aux activités anthropiques. Le réchauffement climatique en Arctique a entraîné une augmentation de la production primaire phytoplanctonique dans l'ensemble de l'océan Arctique d'environ 20 % entre 1998 et 2009 (Arrigo & van Dijken 2011, Wassmann & Reigstad, 2011). Les changements environnementaux conduiraient à un changement dans la composition du phytoplancton actuellement dominée par des diatomées vers des espèces plus petites telles que des picoeucaryotes (Arrigo et al. 2012, Laney & Sosik 2014). Le décalage temporel dans le déclenchement du bloom phytoplanctonique printanier et son intensification pourraient modifier la structure des réseaux trophiques supérieurs. Cela conduirait à des changements dans les flux de carbone exportés dans les eaux profondes et affecterait le couplage benthos-pelagos.

La production primaire phytoplanctonique contribue fortement au stock de matière organique dissoute (DOM) présent dans les océans (Thornton 2014). Un bloom phytoplanctonique plus intense engendré par les changements climatiques, pourrait donc conduire à une production de matière organique plus importante. Cette DOM produite par le phytoplancton est généralement considérée comme bio-disponible pour le compartiment bactérien (Thornton et al. 2014, Paulsen et al. 2017). Elle est principalement composée de sucres, de composés azotés (acides aminés, protéines), de lipides et d'acides organiques

(Thornton 2014). Cependant, sa qualité et sa quantité varient d'une espèce de microalgue à une autre ainsi qu'en fonction de la phase de croissance de celle-ci (Biddanda & Benner 1997, Meon & Kirchman 2001, Tada et al. 2017).

Avec les changements environnementaux, il est donc attendu que la concentration et la qualité de la DOM phytoplanctonique changent dans les années futures. Ceci pourrait donc induire des changements dans l'activité et la composition des communautés bactériennes. En effet, des variations dans la concentration, la composition et la biodisponibilité de la DOM sont susceptibles d'entraîner des modifications au sein du compartiment bactérien (Niemi et al. 2014, Landa et al. 2016, Tada et al. 2017). Il a déjà été démontré que l'apport de DOM produite par différentes espèces phytoplanctoniques pouvait induire des changements dans la composition de la communauté bactérienne entière (Pinhassi et al. 2004, Luria et al. 2017).

Dans cette étude, nous avons testé expérimentalement la capacité de différentes souches bactériennes arctiques isolées de la glace et de la colonne d'eau à dégrader la DOM produite par trois souches de microalgues arctiques. Pour cela, nous avons sélectionné une diatomée de glace, une diatomée planctonique et un picoeucaryote planctonique.

2. Matériel et Méthodes

Une campagne d'échantillonnage a été réalisée du 20 Avril, jour Julien 111, au 27 Juillet 2016, jour Julien 209, dans le cadre du projet Green Edge. Elle a été réalisée sur un camp de glace localisé près de Qikiqtarjuaq (Nunavut), dans l'Arctique canadien (67°28,784'N, 063°47,372'W).

2.1. Isolement des souches bactériennes

Des échantillons d'eau (0,5 ml) prélevés à 5 m et 60 m de profondeur et des échantillons de carottes de glace (0,5 ml) prélevés dans les 10 premiers centimètres en contact avec la colonne d'eau ont été placés dans des cryotubes contenant 500 µl de glycérol stérile à 70 %. Ces cryotubes ont ensuite été conservés à -80°C avant l'étape de mise en culture réalisée en

laboratoire. Après analyses des résultats de chlorophylle *a*, six dates ont été sélectionnées pour les isolements bactériens afin de couvrir le bloom printanier : le 9 Mai (J130), le 23 Mai (J144), le 13 Juin (J165), le 20 Juin (J172), le 26 Juin (J179) et le 11 Juillet (J193). Après décongélation, 100 µl de chaque échantillon ont été étalés en triplicats sur un milieu gélosé nutritif Marine Agar (MA) (Zobell, 1941). Les boîtes ont ensuite été incubées à l'obscurité à 4°C. Les colonies ont été comptées à intervalle régulier (1, 2 et 3 semaines), puis une sélection a été effectuée en fonction de caractéristiques morpho-macroscopiques. Une purification a été réalisée à partir de colonies uniques lors de deux repiquages successifs sur MA.

2.2. Identification des souches bactériennes cultivables

Après isolement et purification, chaque souche a été cultivée dans un milieu liquide Marine Broth (MB) (Zobell, 1941) à 4°C sous agitation, à l'obscurité. Les différentes souches ont été conservées en duplicats à -80°C avec un cryoprotectant (glycérol ou diméthylsulfoxyde) et ont été enregistrées dans la « Banyuls Bacterial Culture Collection » (BBCC, <https://collection.obs-banyuls.fr/>).

Les souches ont été identifiées par un séquençage partiel de l'ARNr 16S. Pour cela, les cellules ont été récupérées par centrifugation (3 min, 1400 g) à partir de 2 ml de culture en MB. L'ADN a ensuite été extrait à l'aide du kit Wizard® Genomic DNA Purification (Promega) en suivant les recommandations du fabricant. L'ADN a ensuite été amplifié par PCR à l'aide du mix KAPA2G et des amorces 27f (5'-AGRGTGGATCMTGGCTCAG-3') et 142r (5'-TACGGYTACCTTGTTAYGACTT-3'). Après avoir vérifié par électrophorèse que les PCR avaient fonctionné, les produits PCR ont été purifiés à l'aide du kit AmpliClean™ Magnetic Bead-Based PCR Cleanup (Nimagen) en suivant les instructions du fabricant. L'ADN a ensuite été séquencé par la méthode Sanger (Sanger et al. 1977). Pour cela, une réaction de séquence a été réalisée à l'aide de l'amorce 907r (5'-CCGTCAATTCMTTTRAGTTT-3', Morales & Holben 2009) et du kit BigDye Terminator v3.1. Les produits de la réaction de séquence ont ensuite été nettoyés avec le kit D-pure DyeTerminator Clean-up (Nimagen) avant leur séquençage réalisé avec le séquenceur Sanger 16 capillaires AB3130XL (Biosystems).

2.3. Analyse des séquences bactériennes

Les séquences obtenues ont été nettoyées puis identifiées sur la base de données EZBiocloud (<https://www.esbiocloud.net/>). Elles ont ensuite été alignées en suivant la méthode d'alignement multiple MUSCLE (Edgar, 2004). Afin de déterminer le modèle de substitution le plus adéquat au jeu de donnée, un « hierarchical Likelihood Ratio Test (hLRTs) » a été réalisé. Le modèle possédant le plus faible critère d'information bayésien (BIC) était le Kimura-2 paramètres (K2) (Kimura, 1980) + sites invariants (I) + distribution Gamma (G) avec G=5 classes de taux de substitution. Ce modèle a donc été retenu pour la construction de l'arbre phylogénétique en prenant en compte le critère du maximum de vraisemblance (Maximum Likelihood, ML). La robustesse des nœuds de l'arbre a été testée à l'aide d'une analyse par bootstrap avec 1000 répétitions. L'ensemble du traitement des séquences a été réalisé à l'aide du logiciel MEGA X v10.0.1 (Kumar et al. 2018).

2.4. Culture des microalgues arctiques et récupération de la matière organique dissoute excrétée

Les espèces utilisées proviennent de la « Roscoff Culture Collection (RCC) ». Une microalgue verte planctonique (*Micromonas pusilla*, RCC 2250), une diatomée planctonique (*Chaetoceros neogracilis*, RCC 2278) et une diatomée de glace (*Fragilariopsis cylindrus*, RCC 4289) ont été mises en culture à 4°C à 50 µE dans du milieu K (Keller et al. 1987), du milieu K/2 + Si (milieu K dilué par 2 avec ajout de silice à $1,06 \cdot 10^{-4}$ M en concentration finale) et du milieu L1 (Guillard & Hargraves, 1993), respectivement. Ces cultures correspondent aux cultures stocks.

Afin d'avoir le même milieu pour chaque microalgue et afin de limiter la présence de carbone dans le milieu, chaque souche a été transférée dans un milieu K modifié. Les composés organiques présents dans le milieu de culture ont été éliminés afin d'éviter la confusion avec la DOM excrétées par les microalgues. L'ammonium a également été retiré afin de limiter la croissance des bactéries durant la culture et la concentration en fer a été réduite à 11,7 µM afin de limiter sa précipitation du fait de l'élimination de l'éthylène diamine tétraacétique (EDTA). Ces cultures ont été incubées dans les mêmes conditions que les cultures stocks. Lors de ces cultures, la croissance cellulaire a été suivie de façon régulière par

cytométrie en flux (BD Accuri C6 Plus, Becton Dickinson). Pour cela, des échantillons de 400 μ l de culture ont été prélevés en duplicats et fixés avec du glutaraldéhyde (0,25 % concentration finale) puis conservés à -20°C avant leur analyse.

Après 44 jours de culture, correspondant à une phase stationnaire plus ou moins prolongée suivant les souches, les triplicats de cultures ont été mélangés puis centrifugés (15 min, 7000 g, 4°C). Les surnageants ont été filtrés au moyen d'une fiole à vide en verre sur deux filtres GF/F (0,7 μ m, 47 mm, Whatman). La verrerie et les filtres ont préalablement été calcinés (450°C, 6 h). Le filtrat de chaque souche a ensuite été conservé à -20°C pour les expériences de biodégradation et l'analyse des sucres, du DOC et des nutriments.

2.5. Expérience de biodégradation

Trente-sept souches bactériennes isolées précédemment correspondant à des espèces différentes et trois souches, *Polaribacter filamentus*, *Colwellia polaris* et *Sulfitobacter marinus*, provenant de la campagne océanographique MALINA réalisée dans l'Arctique canadien, ont été cultivées dans un milieu liquide MB à 4°C durant 3 à 5 jours. Dans le but d'enlever le maximum de matière organique, les cellules ont été centrifugées (8000 g, 5 min, 4°C) et lavées à l'eau de mer artificielle stérile trois fois de suite. Pour la préparation de l'inoculum, les cellules ont été resuspendues dans de l'eau de mer artificielle et la concentration cellulaire de cet inoculum a été déterminée par cytométrie en flux (Cytotflex, Beckman & Coulter) avec un marquage ADN au SYBR Green (Invitrogen, 0,05 % concentration finale).

Cinq expériences de biodégradation ont été réalisées en testant pour chacune d'elles 8 souches bactériennes différentes. Pour chacune de ces expériences, 5 microplaques de 24 puits ont été utilisées. Trois de ces plaques sont remplies avec les différents exsudats de microalgues récoltés précédemment, ajustés à 375 μ M DOC, 16 μ M de PO_4 et 184 μ M de NO_3 . Les deux dernières plaques sont remplies respectivement avec du MB dilué à une concentration de 375 μ M de DOC (témoin positif) et avec de l'eau de mer artificielle (témoin négatif). Les puits ont ensuite étéensemencés à partir de l'inoculum des différentes souches bactériennes à une concentration initiale d'environ $2 \cdot 10^5$ cellules ml^{-1} . La croissance des souches a été suivie par cytométrie en flux tous les deux jours au cours des 6 jours d'expérience.

2.6. Indices de croissance et d'efficacité d'utilisation de la DOM

Au vu des résultats de croissance des différentes souches bactériennes vis-à-vis des différents substrats, il était impossible de calculer un taux de croissance de manière identique pour l'ensemble des souches (i.e. sur un même intervalle de temps) et de manière précise compte tenu du faible nombre de points de mesure. Un indice consistant à comparer l'augmentation de la concentration cellulaire par rapport à la concentration initiale (indice 1) a été calculé suivant cette équation :

$$([B]_{\max} - [B]_{T0}) / [B]_{T0}$$

Avec $[B]_{T0}$ la concentration cellulaire initiale et $[B]_{\max}$ la concentration cellulaire maximale. La croissance a été considérée comme positive lorsque cet indice était supérieur ou égale à 4, soit deux divisions cellulaires.

Afin de préciser l'efficacité avec laquelle les souches ont utilisé les excréta, un second indice (indice 2) a été calculé. Cet indice prend en compte la croissance intrinsèque de chaque souche. Pour cela, la croissance obtenue avec l'excréta a été rapporté à celle obtenue avec le MB dilué (témoin positif). La formule mathématique de cet indice est :

$$((([B]_{\max E} - [B]_{T0 E}) / ([B]_{T0 E})) / (([B]_{\max MB} - [B]_{T0 MB}) / ([B]_{T0 MB})))$$

Avec $[B]_{T0 E}$ et $[B]_{\max E}$ la concentration cellulaire initiale et maximale dans le milieu avec excréta, $[B]_{T0 MB}$ et $[B]_{\max MB}$ la concentration cellulaire initiale et maximale dans le milieu MB dilué. Cet indice a été calculé uniquement pour les souches qui ont montré une croissance positive avec l'indice 1.

3. Résultats

3.1. Diversité bactérienne cultivable

Au total, 98 souches bactériennes ont pu être isolées. Parmi ces souches, 44 espèces différentes ont pu être identifiées. Elles appartiennent aux Proteobacteria (70 % des souches), aux Bacteroidetes (16 %), aux Actinobacteria (11 %) et aux Firmicutes (1 %) (Fig. 1A et 2). Parmi

Etude expérimentale du potentiel de dégradation d'excrétas de microalgues arctiques par différentes souches bactériennes arctiques

les Proteobacteria, 56 % des 98 souches isolées appartiennent aux Gamma-proteobacteria et 15 % aux Alpha-proteobacteria. Les Bacteroidetes représentent une fraction de la diversité cultivable plus importante de la colonne d'eau (20 %) que de la glace (10 %) (Fig. 1B). Inversement, les Alpha-proteobacteria représentent une proportion plus importante de la diversité cultivable de la glace (21 %) que de la colonne d'eau (12 %). La proportion de souches d'Actinobacteria isolées, faible dans la glace, diminue entre 5 m et 60 m. Sur les espèces isolées, 5 sont communes aux trois profondeurs (glace, 5 m et 60 m) (Fig. 1C). Elles correspondent à *Alteromonas Stellipolaris* (Gamma-proteobacteria), *Paraglaciecola chatamensis* (Gamma-proteobacteria), *Psychrobacter aquimaris* (Gamma-proteobacteria), *Leeuwenhoekiella aequorea* (Flavobacteria) et *Rhodococcus cerastii* (Actinobacteria).

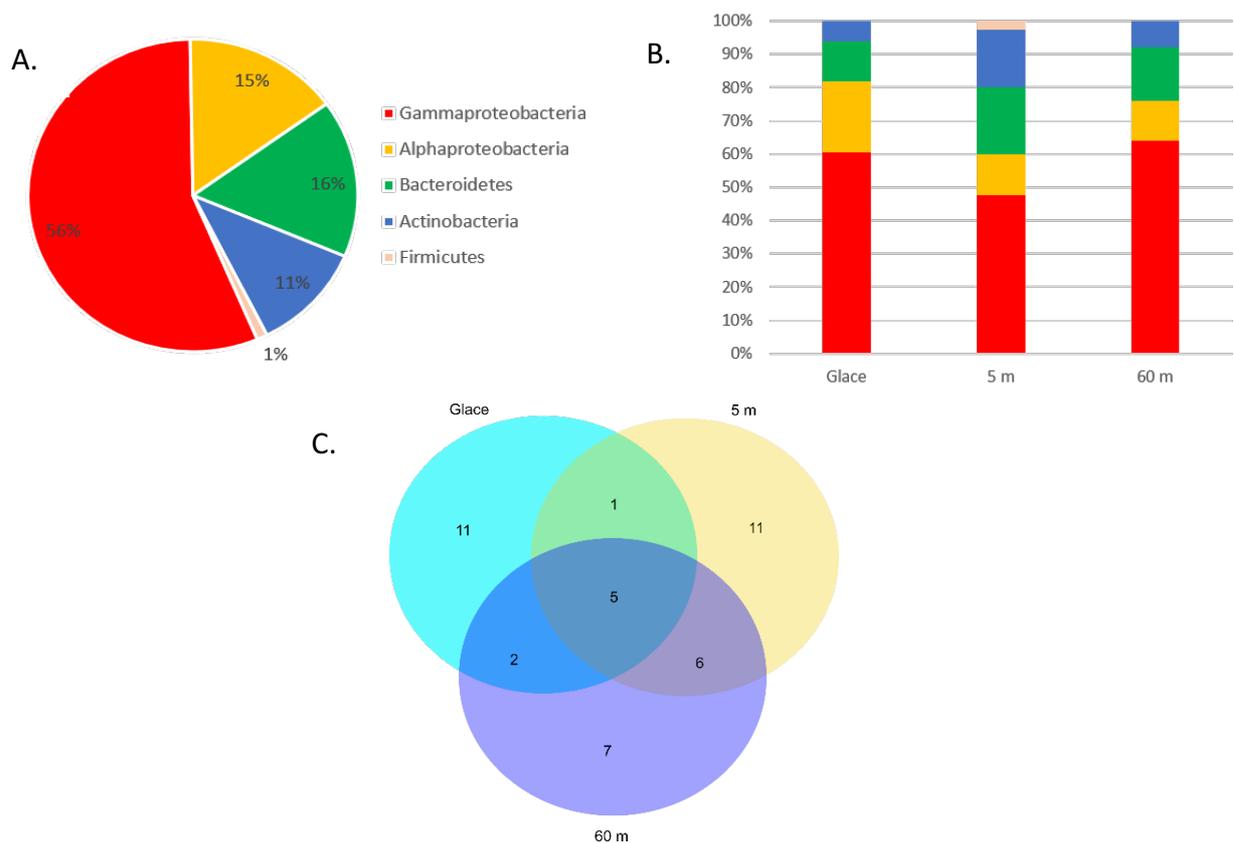


Figure 1 : Composition de la communauté bactérienne cultivable. A : Proportion des différents groupes bactériens pour les 98 souches isolées. B : Proportion des groupes bactériens en fonction de la profondeur d'échantillonnage (Glacé : 33 souches ; 5 m : 40 souches ; 60 m : 25 souches). C : Diagramme de Venn montrant la répartition du nombre d'espèces en fonction de la profondeur à laquelle elles ont été isolées.

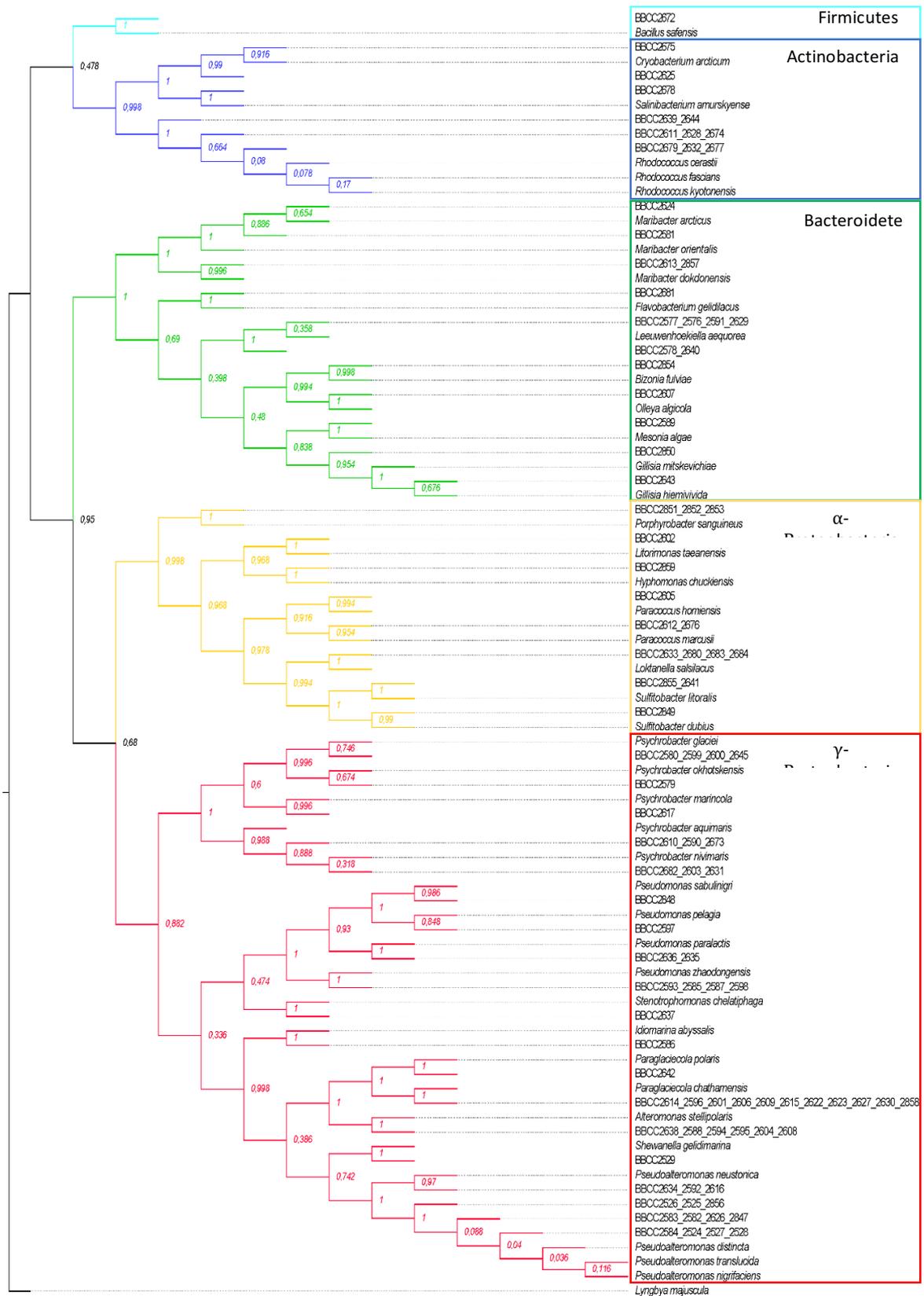


Figure 2 : Arbre phylogénétique des souches bactériennes cultivables isolées. L'arbre phylogénétique a été réalisé avec la méthode de maximum de vraisemblance. Les valeurs au niveau des nœuds représentent la valeur obtenue par bootstrap avec 1000 répétitions.

3.2. Croissance des microalgues arctiques et excrétion de matière organique dissoute

Le taux de croissance varie en fonction de l'espèce de microalgue (Fig. 3). *M. pusilla* est celle qui présente le taux de croissance le plus élevé ($0,42 \pm 0,01 \text{ j}^{-1}$), suivi de *C. neogracilis* ($0,25 \pm 0,02 \text{ j}^{-1}$) et enfin, celle qui présente la croissance la moins rapide, *F. cylindrus* ($0,30 \pm 0,002 \text{ j}^{-1}$). La phase stationnaire a été atteinte au bout de 16, 12 et 24 jours pour *M. pusilla*, *C. neogracilis* et *F. cylindrus*, respectivement.

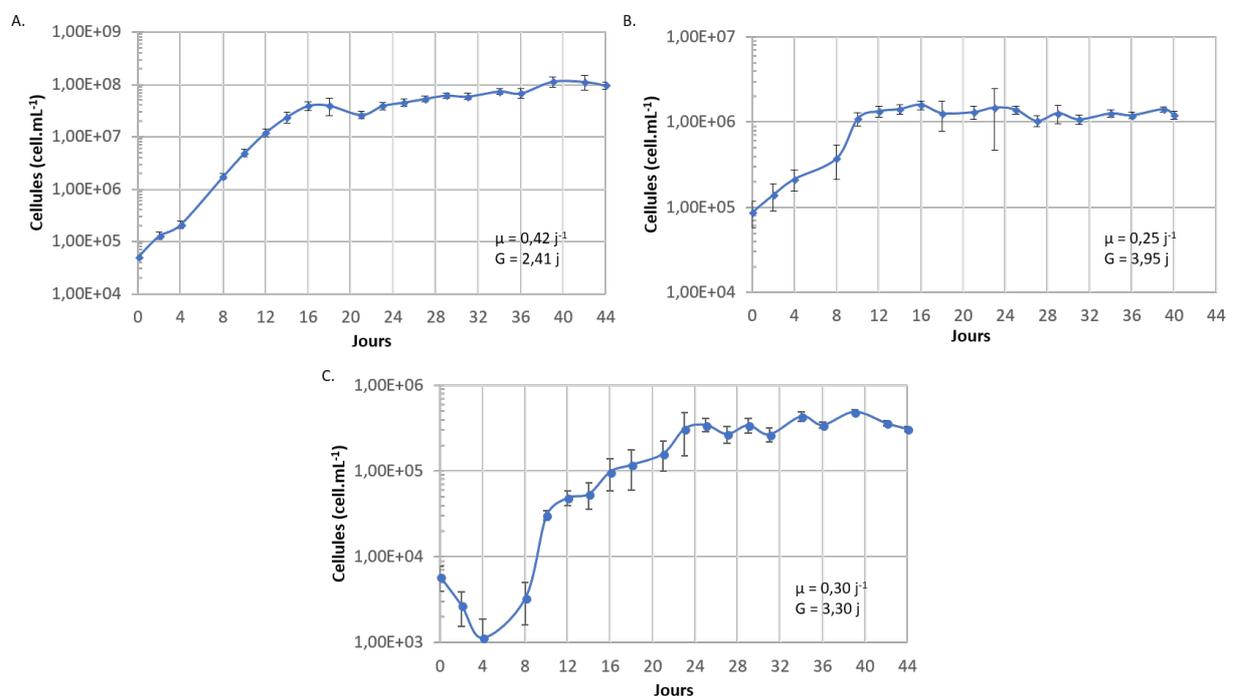


Figure 3 : Courbes de croissance de trois souches de microalgues. A : *M. pusilla* ; B : *C. neogracilis*, C : *F. cylindrus*. μ : taux de croissance. G : temps de génération. Les valeurs indiquent les moyennes et les écarts-types calculés sur trois cultures indépendantes de chaque espèce.

Tableau 1 : Concentrations en sels nutritifs, en carbone organique dissous (DOC) et en carbone organique particulaire (POC) mesurées au début de la culture (T_0) et au bout de 44 jours (T_f) de chacune des microalgues étudiées \pm SD. TOC : Carbone organique totale (DOC + POC).

Microalgue	NO_3 (μM)		PO_4 (μM)		$\text{Si}(\text{OH})_4$ (μM)		DOC (μM)		POC (μM)		DOC/TOC (%)	
	T_0	T_f	T_0	T_f	T_0	T_f	T_0	T_f	T_0	T_f	T_0	T_f
<i>M. pusilla</i>	856,4 (\pm ND)	0,3 (\pm 0,2)	76,6 (\pm ND)	4,0 (\pm 1,3)	33,6 (\pm ND)	40,3 (\pm 3,5)	316 (\pm 37)	2261 (\pm 252)	ND	4802 (\pm ND)	ND	32 (\pm 3)
<i>C. neogracilis</i>	864,9 (\pm ND)	224,3 (\pm 118,2)	81,5 (\pm ND)	20,7 (\pm 8,7)	35,2 (\pm ND)	3,6 (\pm 0,7)	234 (\pm 1)	2007 (\pm 778)	ND	2500 (\pm 423)	ND	43 (\pm 13)
<i>F. cylindrus</i>	859,5 (\pm ND)	674,5 (\pm 60,2)	79,9 (\pm ND)	62,1 (\pm 0,8)	36,0 (\pm ND)	2,7 (\pm 1,3)	109 (\pm 7)	883 (\pm 46)	ND	612 (\pm ND)	ND	59 (\pm 1)

A la fin des cultures, le NO_3 et le PO_4 ont été consommés pratiquement en totalité par *M. pusilla* et partiellement par *F. cylindrus* et *C. neogracilis* (Tab. 1). En revanche, pour les deux diatomées, le $\text{Si}(\text{OH})_4$ a été totalement consommé. Lors de la croissance des microalgues, une forte production de DOC a été excrétée dans le milieu (Tab. 1). Cette excrétion représentait environ 2 000 μM DOC pour *M. pusilla*, 1 800 μM DOC pour *C. neogracilis* et 800 μM DOC pour *F. cylindrus*.

L'analyse du carbone organique particulaire (POC) en fin d'expérience peut nous donner une indication sur la biomasse carbonée représentée par les microalgues au moment de la récupération de la DOM excrétée (Tab. 1). Le POC est maximale pour *M. pusilla* (4802 μM), intermédiaire pour *C. neogracilis* (2500 μM) et minimale pour *F. cylindrus* (612 μM). Lorsque le DOC est comparé au POC en fin d'expérience, on peut estimer que la matière organique excrétée représente 32 % de la production photosynthétique carbonée de *M. pusilla*, 43 % pour *C. neogracilis* et 59 % pour *F. cylindrus*.

3.3. Dégradation de la DOM par les souches bactériennes

Les courbes de croissance des souches bactériennes diffèrent en fonction de la souche étudiée et de l'excréta utilisé. La figure 4 illustre quelques exemples de croissance bactérienne. Certaines souches présentent une cinétique similaire suivant les excréta, d'autre vont croître plus ou moins bien et plus ou moins rapidement en fonction de l'excréta utilisé.

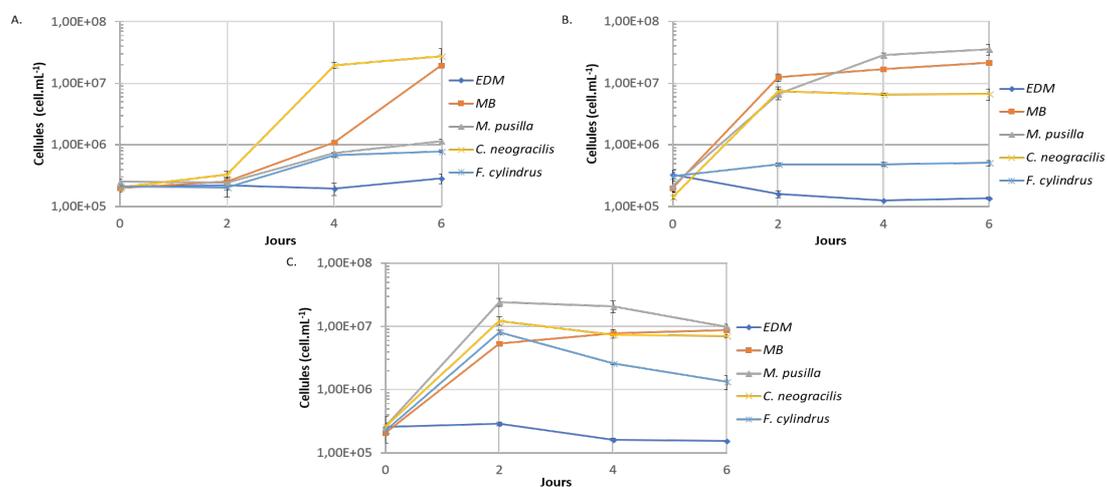


Figure 4 : Exemples de la croissance de souches bactériennes en fonction du substrat à leur disposition. A : Souche BBCC 770, *Polaribacter filamentus*. B : Souche BBCC 2586, *Idiomarina abyssalis*. C : Souche BBCC 2589, *Mesonia algae*.

L'indice 1, correspondant à l'indice de croissance, montre une absence de croissance pour les témoins négatifs, c'est-à-dire lorsque les bactéries ont été mises dans un milieu sans ajout de DOM (Tab. 2). De manière surprenante, seulement 60 % des souches ont réussi à croître dans le MB dilué utilisé comme contrôle positif, alors que l'ensemble des souches avait été cultivé avec succès dans du MB non dilué. Le MB non dilué contient environ 210 mM de DOC. Il a donc été nécessaire de diluer par 1/560 ce milieu afin d'apporter seulement 375 µM de DOC. Cette dilution a peut-être réduit trop sévèrement la concentration de certains micronutriments (vitamines et/ou métaux traces) présents dans le MB expliquant ainsi le faible pourcentage de cultures positives.

L'excréta de la microalgue qui a permis à un plus grand nombre de bactéries de croître est celui de *C. neogracilis* (31 souches sur 40, soit 78 %). Celui de *M. pusilla* a permis à 53 % des souches de croître et seulement 33 % des souches ont pu croître avec la DOM produite par *F. cylindrus*.

Le diagramme de Venn (Fig. 5) montre que seulement 8 souches, soit 20 % des 40 souches étudiées, ont été capables de croître dans toutes les conditions, y compris le MB dilué. Seul 25 % des souches étudiées sont capable d'utiliser la DOM produite par les 3 souches phytoplanctoniques, 27,5 % sont capables d'en utiliser 2 et 32,5 % sont capables d'utiliser la DOM produite que par une seule espèce de microalgue. Enfin, 15 % des souches testées n'ont pas pu croître, même dans le MB dilué.

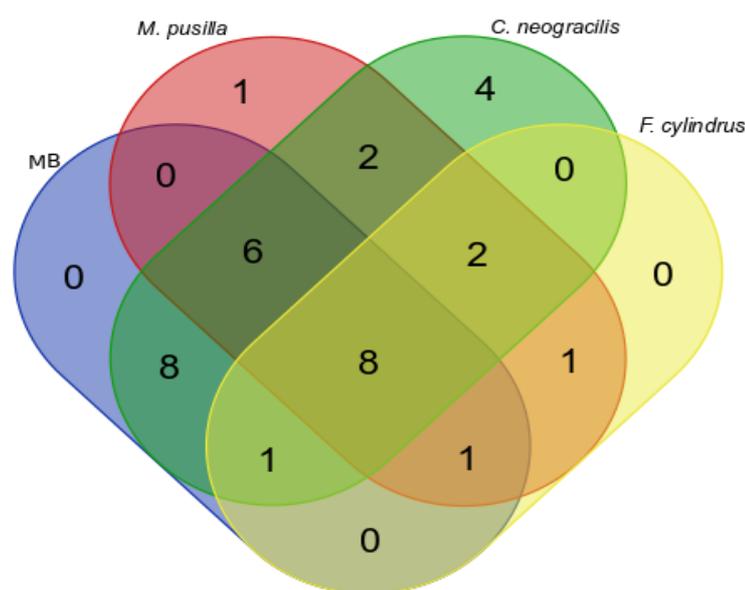


Figure 5 : Diagramme de Venn représentant le nombre de souches bactériennes ayant poussé dans les différentes conditions de matière organique dissoute : le Marine Broth dilué (MB), les excréments de *M. pusilla*, de *C. neogracilis* et de *F. cylindrus*.

En présence d'un même excréta, des souches appartenant au même genre ont eu des réponses différentes. Toutefois, les souches appartenant au genre *Pseudomonas* (Gamma-proteobacteria), ont montré une très forte croissance en présence de DOM produite par *C. neogracilis*, jusqu'à 100 fois supérieure à leur croissance en milieu MB dilué (Tab. 2). On peut également constater que les souches appartenant aux Flavobacteria arrivent majoritairement à dégrader la DOM de *C. neogracilis*. L'indice 2 souligne la forte variabilité dans l'amplitude de la croissance avec les excréta par rapport à une référence commune, le milieu MB dilué (Tab. 2). Les résultats obtenus montrent que 30 % (12 souches) et 27,5 % (11 souches) des souches bactériennes utilisées ont obtenu un indice supérieur à 2 en présence des excréta de *M. pusilla* et *C. neogracilis*, respectivement, montrant ainsi leurs fortes capacités à dégrader cette DOM. Parmi ces 12 et 11 souches, seul 6 sont communes aux deux conditions. Seulement 12,5 % (5 souches) des souches étudiées ont obtenu un indice supérieur à 2 avec l'excréta de *F. cylindrus*.

Tableau 2 : Indices caractérisant la croissance des souches bactériennes en fonction du substrat à leur disposition. A : Indice 1 : Distinction entre les souches ayant montré une croissance significative par l'utilisation des différents substrats (en rouge) et celles n'ayant pas montré de croissance visible (en bleu). B : Indice 2 : Résultats de la croissance cellulaire sur les différents excréta exprimée par rapport à celle mesurée à partir du MB dilué. Les souches annotées d'un * (colonne « Profondeur ») proviennent de la campagne MALINA réalisée en 2009 en mer de Beaufort, océan Arctique.

Souche	Classe	Famille	Espèce la plus proche	Profondeur (m)	A. MB	M. pusilla	C. neogracilis	F. cylindrus	B. M. pusilla/MB	C. neogracilis/MB	F. cylindrus/MB
BBCC 2625	Actinobacteria	Microbacteriaceae	<i>Cryobacterium arcticum</i>	5					0.10	1.19	NA
BBCC 2678	Actinobacteria	Microbacteriaceae	<i>Salinibacterium amurskense</i>	Glace					NA	0.97	NA
BBCC 2632	Actinobacteria	Nocardiaceae	<i>Rhodococcus cerastii</i>	Glace ; 5 ; 60					NA	NA	NA
BBCC 2611	Actinobacteria	Nocardiaceae	<i>Rhodococcus fascians</i>	5					3.60	4.13	13.24
BBCC 2639	Actinobacteria	Nocardiaceae	<i>Rhodococcus kyotensis</i>	5 ; 60					3.09	7.11	4.22
BBCC 2851	Alphaproteobacteria	Erythrobacteraceae	<i>Parphyrobacter sanguineus</i>	Glace					NA	0.62	NA
BBCC 2602	Alphaproteobacteria	Hyphomonadaceae	<i>Litorimonas taeanensis</i>	5					NA	11.06	NA
BBCC 2680	Alphaproteobacteria	Rhodobacteraceae	<i>Loktanella salsilacus</i>	Glace					3.21	1.58	0.57
BBCC 2605	Alphaproteobacteria	Rhodobacteraceae	<i>Paracoccus homiensis</i>	60					3.00	3.95	0.18
BBCC 2676	Alphaproteobacteria	Rhodobacteraceae	<i>Paracoccus marcusii</i>	5					NA	NA	NA
BBCC 2855	Alphaproteobacteria	Rhodobacteraceae	<i>Sulfitobacter litoralis</i>	5 ; 60					11.63	86.19	NA
BBCC 810	Alphaproteobacteria	Rhodobacteraceae	<i>Sulfitobacter marinus</i>	*					2.47	0.63	0.11
BBCC 2854	Flavobacteria	Flavobacteriaceae	<i>Bizionia fulviae</i>	5					NA	0.93	NA
BBCC 2681	Flavobacteria	Flavobacteriaceae	<i>Flavobacterium gelidilacus</i>	Glace					1.61	0.81	NA
BBCC 2643	Flavobacteria	Flavobacteriaceae	<i>Gillisia hiemivivida</i>	60					NA	0.44	NA
BBCC 2850	Flavobacteria	Flavobacteriaceae	<i>Gillisia mitskevichiae</i>	Glace					NA	0.35	NA
BBCC 2578	Flavobacteria	Flavobacteriaceae	<i>Leeuwenhoekiella aequorea</i>	Glace ; 5 ; 60					0.42	0.34	NA
BBCC 808	Flavobacteria	Flavobacteriaceae	<i>Maribacter arcticus</i>	5					0.07	0.82	NA
BBCC 2613	Flavobacteria	Flavobacteriaceae	<i>Maribacter dokdonensis</i>	5 ; 60					3.22	3.62	NA
BBCC 2624	Flavobacteria	Flavobacteriaceae	<i>Maribacter orientalis</i>	5					NA	0.61	NA
BBCC 2589	Flavobacteria	Flavobacteriaceae	<i>Mesonina algae</i>	60					2.21	1.11	0.86
BBCC 770	Flavobacteria	Flavobacteriaceae	<i>Polaribacter filamentus</i>	*					NA	1.37	NA
BBCC 2638	Gammmaproteobacteria	Alteromonadaceae	<i>Alteromonas stellipolaris</i>	Glace ; 5 ; 60					NA	2.89	9.17
BBCC 2601	Gammmaproteobacteria	Alteromonadaceae	<i>Paraglaciicola chathamensis</i>	Glace ; 5 ; 60					NA	NA	NA
BBCC 757	Gammmaproteobacteria	Colwelliaceae	<i>Colwellia polaris</i>	*					2.75	0.48	1.42
BBCC 2586	Gammmaproteobacteria	Idiomarinaceae	<i>Idiomarina abyssalis</i>	60					1.51	0.48	NA
BBCC 2603	Gammmaproteobacteria	Moraxellaceae	<i>Psychrobacter aquimaris</i>	Glace ; 5 ; 60					NA	NA	NA
BBCC 2599	Gammmaproteobacteria	Moraxellaceae	<i>Psychrobacter glaciei</i>	5 ; 60					NA	NA	NA
BBCC 2617	Gammmaproteobacteria	Moraxellaceae	<i>Psychrobacter marincola</i>	60					16.83	7.82	4.49
BBCC 2590	Gammmaproteobacteria	Moraxellaceae	<i>Psychrobacter nivimaris</i>	5 ; 60					NA	NA	NA
BBCC 2579	Gammmaproteobacteria	Moraxellaceae	<i>Psychrobacter okhotskensis</i>	5					NA	NA	NA
BBCC 2856	Gammmaproteobacteria	Pseudoalteromonadaceae	<i>Pseudoalteromonas distincta</i>	Glace ; 5					3.21	NA	1.76
BBCC 2592	Gammmaproteobacteria	Pseudoalteromonadaceae	<i>Pseudoalteromonas neustonica</i>	Glace ; 60					NA	1.81	NA
BBCC 2584	Gammmaproteobacteria	Pseudoalteromonadaceae	<i>Pseudoalteromonas nigrifasciata</i>	Glace					6.20	0.47	2.48
BBCC 2626	Gammmaproteobacteria	Pseudoalteromonadaceae	<i>Pseudoalteromonas translucida</i>	5 ; 60					NA	NA	NA
BBCC 2635	Gammmaproteobacteria	Pseudomonadaceae	<i>Pseudomonas paralactis</i>	Glace					NA	8.27	NA
BBCC 2597	Gammmaproteobacteria	Pseudomonadaceae	<i>Pseudomonas pelagia</i>	Glace					NA	45.79	NA
BBCC 2848	Gammmaproteobacteria	Pseudomonadaceae	<i>Pseudomonas sabulinigri</i>	60					NA	98.61	NA
BBCC 2585	Gammmaproteobacteria	Pseudomonadaceae	<i>Pseudomonas zhaoangensis</i>	60					NA	NA	NA
BBCC 2637	Gammmaproteobacteria	Xanthomonadaceae	<i>Stenotrophomonas chelatiphaga</i>	Glace					0.97	0.40	NA

Indice 2
0 - 0,5
0,5 - 1
1 - 2
2 - 10
10 - 20
> 20

4. Discussion

4.1. Diversité bactérienne de la fraction cultivable

Après comparaison des séquences des souches isolées avec la banque de données, la majorité présentaient un pourcentage de similarité compris entre 93,5 et 100 %. Pour celles ayant un pourcentage de similarité à 100 %, nous pouvons être confiants sur son identification jusqu'à l'espèce. En revanche, pour celles ayant un pourcentage d'identité aux alentours de 97-98 %, nous pouvons être confiants sur l'identification jusqu'au genre seulement. L'identification de l'espèce de ces souches est donc à prendre avec précaution. Un pourcentage d'identité faible (93,5 %) a été trouvé pour la souche identifiée comme *Gillisia mitskevichiae* appartenant à la classe des Flavobacteria. Ce faible pourcentage de similarité suggère l'isolement d'une espèce encore non identifiée à ce jour que seule une étude plus approfondie du génome pourra confirmer.

La mesure du rapport du DOC sur le carbone organique total (TOC), s'apparente au pourcentage d'excrétion extracellulaire (PER) (Marañón et al. 2005, Moran et al. 2006). Les valeurs de PER estimées par Baines et Pace (1991) à partir de 16 études réalisées en milieu marin et en eau douce varient entre 1 et 75 % avec des moyennes comprises entre 3 et 40 %. Dans la littérature, le PER varie généralement entre 10 et 20 % (Nagata 2000). Ces valeurs sont inférieures à celles trouvées dans notre étude. Nos valeurs de PER sont tout de même à prendre avec précaution car dans la fraction particulaire plusieurs éléments peuvent biaiser nos résultats. En effet, nous pouvons y retrouver des cellules mortes, de la matière organique particulaire excrétées par les microalgues, ou même des bactéries étant donné que les cultures n'étaient pas axéniques.

Les isolements effectués lors de cette étude n'ont permis de couvrir qu'une faible portion de l'arbre phylogénétique bactérien mais ils incluent les groupes retrouvés comme étant dominants dans l'océan Arctique tels que les Flavobacteria, les Gamma-proteobacteria et les Alpha-proteobacteria (Zeng et al. 2013, Wilson et al. 2017, Rapp et al. 2018).

Les isolements ayant été réalisés avec une incubation à 4°C, nous avons favorisé la croissance des souches psychrophiles au détriment des souches psychro-tolérantes. De plus, les bactéries ont été isolées sur un milieu particulier servant de façon courante aux isolements

bactériens, le MA. Ce milieu se caractérise par une grande richesse en matière organique comparativement au milieu naturel. Ceci peut conduire à favoriser la croissance de bactéries copiotrophes au détriment d'autres espèces plus oligotrophes. Des différences entre la diversité bactérienne cultivable et *in situ* ont été soulignées dans de nombreuses études (Bernard et al. 2000, Eilers et al. 2000). De plus, les espèces bactériennes cultivables sont souvent peu représentatives des espèces présentes *in situ* (Eilers et al. 2000). La diversité bactérienne cultivable représente donc souvent un faible pourcentage de la diversité *in situ*. Afin d'avoir une meilleure représentativité de la diversité *in situ*, il faudrait donc par la suite, utiliser différents milieux de culture et utiliser une large gamme de températures. En effet, une des raisons pour laquelle il est très difficile de cultiver la plupart des phylotypes bactériens dominants, est l'appréciation insuffisante de leurs exigences physiologiques spécifiques et de leurs adaptations (Overmann & Lepleux 2016).

Afin d'avoir une estimation de la représentativité des genres que nous avons isolés par rapport à la communauté *in situ*, nous avons calculé le pourcentage que représentaient les genres correspondant à ceux isolés par rapport à tous les genres retrouvés dans l'étude *in situ* (chapitre 1). Il s'est avéré que nous obtenions une représentativité d'environ 30 % pour le jour Julien 130 et qu'ensuite celle-ci diminue avec le développement du bloom jusqu'à 2 % (Tab. 3). Ceci peut s'expliquer par le fait que nous n'ayons pas réussi à isoler de souches appartenant aux Oceanospirillales (Gamma-proteobactérie) ni aux genre *Polaribacter* (Flavobacteria) qui dominent fortement les échantillons *in situ* dans les phases de bloom les plus avancées. Nous avons également calculé la représentativité de chaque genre isolé par rapport à la diversité globale du milieu arctique, c'est-à-dire par rapport à tous les échantillons de diversité prélevés *in situ* (Tab. 4). Les genres les mieux représentés malgré un pourcentage très faible sont les *Paraglaciecola* et les *Pseudoalteromonas*.

Tableau 3 : Pourcentages de représentativité des genres isolés par rapport à la communauté *in situ* totale du camp de glace en fonction des jours et de la profondeur.

	J130	J144	J151	J158	J165	J172	J179	J188	J200
1,5 m	32,5 %	7,1 %	10,1 %	7,2 %	8,5 %	5,4 %	3,5 %	2,4 %	3,0 %
5 m	27,3 %	4,1 %	5,2 %	2,9 %	5,6 %	4,4 %	1,9 %	NA	NA
10 m	34,7 %	7,2 %	1,8 %	2,7 %	5,2 %	3,3 %	2,4 %	2,0 %	1,9 %
20 m	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	0,7 %	7,6 %
40 m	20,6 %	6,3 %	3,4 %	3,5 %	5,9 %	2,2 %	2,4 %	NA	NA
60 m	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	0,8 %	4,4 %

Etude expérimentale du potentiel de dégradation d'excrétas de microalgues arctiques par différentes souches bactériennes arctiques

Tableau 4 : Pourcentages de représentativité des genres isolés par rapport à la communauté in situ totale pour l'ensemble des échantillons du camp de glace.

Classe	Genre	Proportion du genre
Actinobacteria	<i>Rhodococcus</i>	2,223 %
Actinobacteria	<i>Cryobacterium</i>	0,002 %
Bacilli	<i>Bacillus</i>	0,052 %
Flavobacteria	<i>Leeuwenhoekiella</i>	0,954 %
Flavobacteria	<i>Flavobacterium</i>	0,523 %
Flavobacteria	<i>Olleya</i>	0,134 %
Flavobacteria	<i>Maribacter</i>	0,088 %
Flavobacteria	<i>Mesonina</i>	0,054 %
Flavobacteria	<i>Bizionia</i>	0,029 %
Flavobacteria	<i>Gillisia</i>	0,004 %
Alpha-proteobacteria	<i>Sulfitobacter</i>	1,276 %
Alpha-proteobacteria	<i>Hyphomonas</i>	0,739 %
Alpha-proteobacteria	<i>Loktanelia</i>	0,101 %
Alpha-proteobacteria	<i>Paracoccus</i>	0,004 %
Alpha-proteobacteria	<i>Litorimonas</i>	0,001 %
Gamma-proteobacteria	<i>Paraglaciecola</i>	4,765 %
Gamma-proteobacteria	<i>Pseudoalteromonas</i>	3,270 %
Gamma-proteobacteria	<i>Pseudomonas</i>	1,848 %
Gamma-proteobacteria	<i>Psychrobacter</i>	0,951 %
Gamma-proteobacteria	<i>Alteromonas</i>	0,461 %
Gamma-proteobacteria	<i>Idiomarina</i>	0,225 %
Gamma-proteobacteria	<i>Shewanella</i>	0,010 %
Gamma-proteobacteria	<i>Stenotrophomonas</i>	0,003 %
TOTAL		18 %

4.2. Biodégradabilité de la DOM excrétée par les microalgues arctiques

Les diatomées étant les microalgues majoritaires dans les blooms phytoplanctoniques arctiques (Tremblay et al. 2009), deux ont été choisies pour la production de DOM, l'une correspondant à une diatomée de glace, *F. cylindrus*, et la seconde évoluant dans la colonne d'eau, *C. noegracilis*. En plus de ces deux diatomées, une Mamiellophyceae a été sélectionnée, *M. pusilla*. Celle-ci a été choisie car d'une part, les espèces du genre *Micromonas* représentent une partie importante du picophytoplancton en Arctique (Lovejoy et al. 2007, Balzano et al.

2012), et d'autre part, avec le réchauffement climatique, la communauté phytoplanctonique est susceptible de se modifier en faveur du picophytoplancton (Laney & Sosik 2014).

Seulement 25 % des bactéries cultivables sont capables de dégrader la DOM produite par les trois souches phytoplanctoniques. Ceci montre qu'une faible proportion des bactéries cultivable serait généraliste et donc qu'une forte proportion serait plutôt spécialiste d'un certain type de DOM. La DOM excrétée par la diatomée de glace *F. cylindrus* permet à très peu de souches de croître. Celles capables de croître en présence de cette DOM sont également capables de croître en présence d'au moins un autre type de DOM. La DOM de la diatomée de glace serait donc moins biodisponible que les autres DOM, permettant uniquement aux bactéries adaptées à ce genre de DOM de la dégrader. La DOM produite par *C. neogracilis* est celle qui permet à un plus grand nombre de souches de croître. En revanche, le potentiel de dégradation de la DOM de *C. neogracilis* est similaire à celui de la DOM de *M. pusilla*. La DOM de *C. neogracilis* serait donc très biodisponible et facilement dégradable par une large proportion de la communauté bactérienne alors que celle de *M. pusilla* serait également facilement dégradable mais pour un plus faible panel de bactéries.

Toutes les Flavobacteriaceae (Flavobacteria) isolées lors de cette étude ont été capables de dégrader la DOM provenant de *C. neogracilis*, mais seulement la moitié d'entre elles ont également été capables de dégrader la DOM provenant de *M. pusilla*. Une transition de la communauté phytoplanctonique des diatomées vers les picoeucaryotes tels que *M. pusilla* due aux changements climatiques pourrait donc fortement impacter les Flavobacteriaceae. Cette classe de bactéries est connue pour être dans les premières à répondre au bloom phytoplanctonique (Abell & Bowman 2005, Grzymiski et al. 2012, Williams et al. 2012, 2013). En effet, les bactéries appartenant aux Flavobacteriaceae sont capables de dégrader des composés organiques complexes (Teeling et al. 2012). Nous les avons également trouvés comme majoritaires dans les deux études *in situ* de cette thèse (Chapitres 1 & 2) dans les périodes de bloom et plus particulièrement lorsque la concentration en *Chla* et la production primaire étaient les plus fortes. En revanche, aucune des souches de Flavobacteriaceae testées n'a été capable de dégrader la DOM provenant de la diatomée de glace alors que les Flavobacteriaceae ont été trouvées comme étant capables de croître lors de l'apport de matière organique par la fonte de la glace de mer (Piquet et al. 2011). Elles seraient donc capables de dégrader un autre type de DOM présent dans la glace que celle produite par *F.*

cylindrus. Les *Pseudomonas* utilisées lors de cette étude montrent une très forte spécificité vis-à-vis de la DOM excrétée par *C. neogracilis*. Des modifications dans le stock de DOM pourrait donc également impacter ce genre bactérien.

Ces résultats corroborent l'hypothèse que la composition de la DOM excrétée par le phytoplancton influencerait sur sa qualité et donc sa biodisponibilité pour les bactéries qui participent à son recyclage (Thornton, 2014). Ceci suggère donc que la composition de la matière organique issue du phytoplancton aurait un impact sur la composition des communautés bactériennes. Des souches bactériennes appartenant au même genre réagissant de manière différente face à la même DOM montre qu'il est encore très difficile de comprendre comment évoluerait la communauté bactérienne face aux changements attendus en Arctique. Ceci montre également l'importance d'étudier cette communauté à un niveau taxonomique élevé.

5. Conclusion

Les expériences de biodégradation conduites au cours de cette étude montrent que la DOM produite par différentes espèces de microalgues n'a pas la même efficacité d'utilisation par les différentes souches bactériennes que nous avons isolées de l'environnement arctique et que certaines de ces souches présentent des spécificités. La composition du bloom phytoplanctonique va donc influencer sur la composition des communautés bactériennes ainsi que sur les processus de dégradation de la DOM. Afin d'étudier plus précisément les mécanismes de dégradation par les bactéries de la matière organique produite par le phytoplancton, il serait intéressant de caractériser plus finement la composition de la DOM et d'étudier les gènes induits ou les enzymes synthétisées par les bactéries lors de la dégradation par des approches transcriptomiques et de protéomiques, respectivement.

Discussion générale et perspectives



Crédits : Laëtítia Dadaglio

1. Synthèse et discussion générale

Notre objectif était de mieux comprendre les relations existantes entre le compartiment phytoplanctonique et le compartiment bactérien dans l'écosystème arctique lors du bloom printanier. Pour cela, nous avons effectué des campagnes *in situ* (Chapitres 1 & 2) ainsi que des expériences de biodégradation de la matière organique provenant de microalgues par des communautés bactériennes et par des souches bactériennes (Chapitres 3 & 4). Les campagnes *in situ* nous ont permis de suivre les dynamiques temporelles et spatiales de l'activité et de la composition de la communauté bactérienne lors du développement du bloom phytoplanctonique printanier engendré par la fonte de la banquise. Les expériences ont ensuite permis de mieux identifier les acteurs bactériens du recyclage de la DOM issue de microalgues.

Les deux campagnes de terrain réalisées dans la mer de Baffin étudiées lors de cette thèse sont complémentaires. En effet, la première effectuée sur le camp de glace nous a permis de suivre le développement du bloom phytoplanctonique printanier sur une échelle temporelle, alors que la seconde effectuée en mer à bord du brise-glace l'Amundsen, nous a permis d'obtenir un suivi sur une échelle spatiale. Dans les deux cas, l'objectif de capturer la dynamique du bloom a été atteint. En effet, que ce soit sur le camp de glace ou sur l'Amundsen, les données de chlorophylle *a* (Chl*a*) montrent clairement que le bloom commence son développement en surface, sous la banquise, et qu'au fur et à mesure que celle-ci se retire, le bloom s'enfonce dans la colonne d'eau (Fig. 1). Les valeurs de Chl*a* obtenues lors des deux campagnes *in situ* dans la colonne d'eau sont similaires. Elles rejoignent les observations de Lowry et al. (2014) issues de données satellites entre 1998 et 2012, et qui ont obtenu des valeurs comprises entre 4 et 8 mg m⁻³. En revanche, elles sont légèrement inférieures à celles obtenues par Arrigo et al. (2014) en juillet 2011 allant jusqu'à 12,9 mg m⁻³.

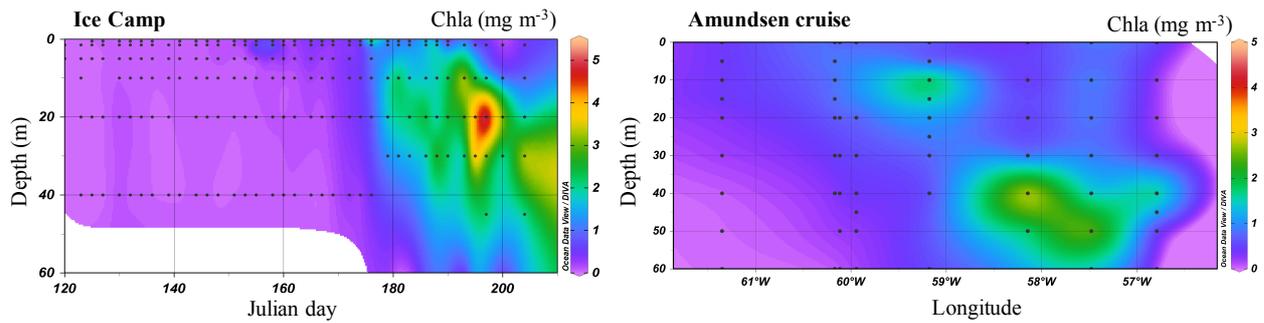


Figure 1 : Dynamique de la chlorophylle a au cours du temps au camp de glace (à gauche) et suivant un transect longitudinal lors de la campagne en mer à bord de l'Amundsen réalisé entre les jours Julien 161 et 184 (à droite).

1.1. Le compartiment bactérien présente une forte réactivité au développement du bloom phytoplanctonique

Dans les deux études *in situ*, une forte réactivité de la communauté bactérienne au développement du bloom phytoplanctonique est observable. En effet, dans l'étude temporelle et dans l'étude spatiale, une corrélation significative a été trouvée entre la concentration en Chla et l'abondance bactérienne (BA) ainsi qu'entre la production primaire (PP) et la production bactérienne (BP). Au vu des faibles températures de l'Arctique et du temps d'acclimatation généralement nécessaire aux bactéries pour répondre à l'apport d'une nouvelle source de matière organique dissoute (DOM) (Pomeroy & Deibel 1986), ces résultats sont plutôt étonnants. Nous avons observé dans l'étude temporelle un pic de PP en contact avec la banquise avant le commencement du bloom phytoplanctonique. Nous avons donc supposé que ce pic de PP pourrait être dû au développement d'un tapis algal à l'interface glace-eau. Ce tapis algal a donc pu excréter de la DOM permettant ainsi aux bactéries de débiter leur acclimatation. De plus, d'après les mesures de Chla et de PP à la base de la banquise, nous avons vérifié qu'un bloom de microalgues de glace avait lieu avant le bloom phytoplanctonique. Lors de ce bloom au sein de la glace, les microalgues ont également pu excréter de la DOM qui, avec la fonte de la banquise, a pu être transférée dans la colonne d'eau (Rapp et al. 2018). Il est donc possible que grâce à ce nouvel apport de DOM, les bactéries aient pu débiter leur acclimatation pouvant ainsi expliquer leur forte réactivité face au développement du bloom phytoplanctonique. Malheureusement, pour la campagne à bord de l'Amundsen, nous n'avons pas les valeurs de Chla et de PP pour les échantillons de glace, mais nous pouvons supposer que le même phénomène ait eu lieu.

Dans les expériences de biodégradation effectuées en microcosmes à bord de l'Amundsen, nous avons également pu observer que l'ajout de DOM excrétée par les diatomées stimulait la BA et la BP. L'excrétion de DOM par le phytoplancton va donc stimuler la communauté bactérienne comme observée dans les deux études *in situ*. En revanche, cette stimulation bactérienne à l'ajout de DOM est plus ou moins importante et est précédée d'une phase de latence plus ou moins prononcée en fonction de la provenance de la communauté bactérienne. En effet, dans la station avec la plus forte couverture de glace (IZ-1) se situant dans le premier groupe des stations de glace du second chapitre (ICE1-2), la phase de latence est la plus longue et la stimulation est la plus importante. En revanche dans la station en eau libre (OWZ) se situant dans le groupe des stations d'eau ouverte récente (OWr) du chapitre 2, dans lequel le bloom phytoplanctonique est déjà bien avancé, il n'y a pratiquement pas de phase de latence. Ces différences de réactivité ont également été observées par Luria et al. (2017) dans des expériences de biodégradation de DOM phytoplanctonique conduite en Antarctique en fonction du mois. Ceci illustre bien la forte réactivité des bactéries à l'ajout de DOM provenant de microalgues lorsque les bactéries ont déjà été exposées au préalable à une DOM de même nature. Ces résultats soutiendraient donc notre hypothèse que la forte réactivité des bactéries observée lors du développement du bloom phytoplanctonique serait due à un apport de DOM de microalgues de glace ou d'un tapis algal à l'interface glace-eau.

Les résultats obtenus lors de cette thèse nous ont permis d'observer des différences de biodisponibilité pour les bactéries de la DOM excrétée par différentes microalgues. En effet, celle excrétée par la diatomée pélagique, *C. neogracilis*, semble plus disponible que les autres et serait très labile. On a même pu constater que l'ajout de DOM provenant de *C. neogracilis* pouvait induire l'utilisation de la DOM plus réfractaire présent dans le milieu naturel lors de l'expérience de biodégradation avec la communauté bactérienne prélevée en station de glace. A cette station où la concentration en DOC était très élevée et où l'activité bactérienne était très faible, on a donc pu observer un phénomène de « priming effect » lors de l'ajout de DOM labile.

1.2. Le bloom phytoplanctonique conduit à une modification profonde de la composition de la communauté bactérienne avec une diminution de la diversité

En plus de structurer spatialement et temporellement l'activité bactérienne, le bloom phytoplanctonique structure la diversité et la composition de la communauté bactérienne. En effet, dans les deux études *in situ*, on a pu observer une diminution significative de la diversité de Shannon avec le développement du bloom phytoplanctonique (Fig. 2) telle qu'observée dans de précédentes études en milieu polaire lors de la transition hiver-été (Grzymiski et al. 2012, Luria et al. 2016, Wilson et al. 2017). La diminution de la diversité de Shannon lors du développement du bloom phytoplanctonique peut être expliquée par la forte croissance des organismes spécialisés dans la dégradation de la DOM produite par le phytoplancton. Ces organismes vont donc être fortement compétitifs et dominer la communauté bactérienne. En revanche, en ce qui concerne la richesse spécifique (indice Chao1), une diminution significative est observable lors du développement du bloom phytoplanctonique dans l'étude temporelle alors que dans l'étude spatiale, il présente une forte variabilité et aucune diminution n'est observable (Fig. 2). Si nous nous intéressons plus précisément aux trois derniers jours d'échantillonnage du camp de glace, nous pouvons voir que l'indice Chao1 est extrêmement variable et a même tendance à augmenter. Nous pouvons donc supposer que la variabilité existante entre les différents transects réalisés lors de la campagne Amundsen était trop importante afin d'observer une diminution. Une autre explication serait que les deux études aient été réalisées à des périodes différentes du bloom. En effet, pour le camp de glace, nous avons réussi à capturer la période précédant le bloom, le bloom de microalgues de glace et enfin l'initiation du bloom phytoplanctonique durant toute la période de fonte. En revanche, l'échantillonnage s'étant arrêté rapidement après la disparition de la banquise, nous n'avons pas échantillonné l'eau entièrement libre de glace et nous n'avons donc pas capturé le déclin du bloom. Néanmoins pour la campagne réalisée à bord de l'Amundsen, nous avons pu échantillonner des stations en eau libre de glace nous permettant d'étudier une période plus avancée du bloom, voir durant son déclin. En revanche, pour les stations de glace que nous avons échantillonnées à bord de l'Amundsen, la fonte de la banquise avait déjà débuté. Un autre élément qui pourrait nous indiquer que le camp de glace a permis de capturer les phases initiales du bloom et l'Amundsen les phases plus avancées est la forte présence d'Archaea dans les premiers échantillons du camp de glace, alors que la proportion

d'Archaea dans les stations de glace de l'Amundsen sont beaucoup plus faible. Les Archaea étant présents en Arctique dans les eaux profondes tout au long de l'année et présents en surface durant les mois d'hiver (Galand et al. 2010, Wilson et al. 2017). Grâce à ces deux campagnes complémentaires, nous avons donc une bonne visualisation du développement du bloom phytoplanctonique printanier dans son ensemble.

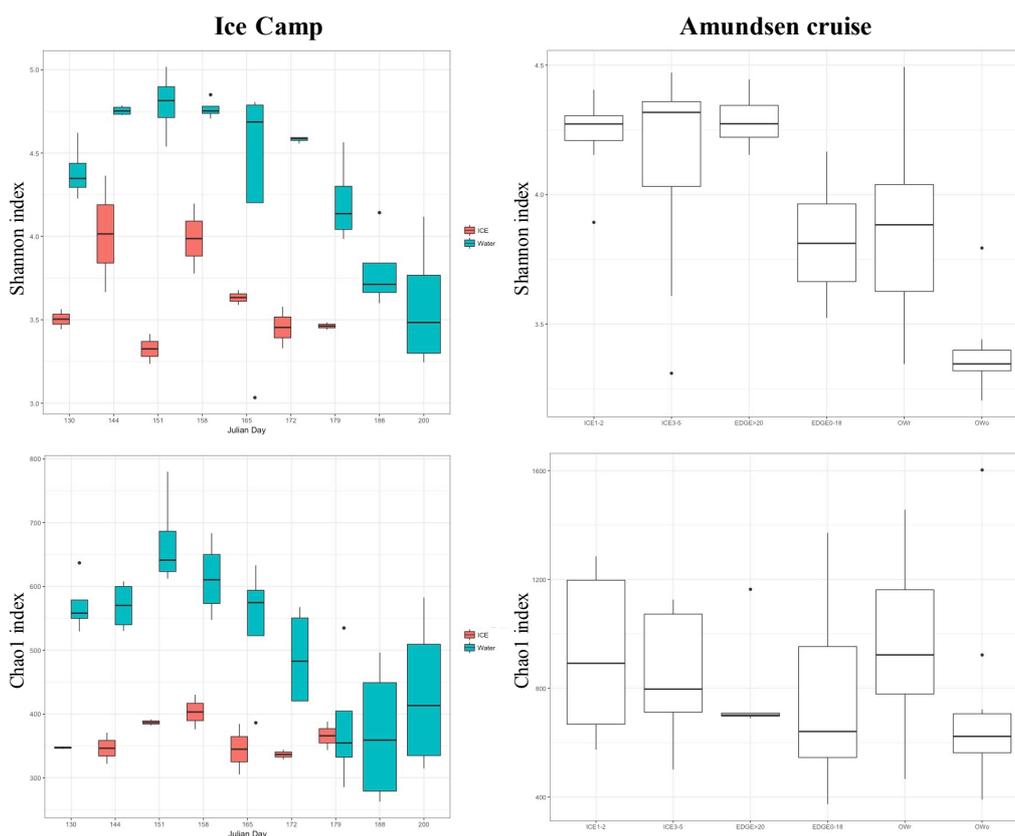


Figure 2 : Evolution de la diversité de Shannon (en haut) et de la richesse spécifique, Chao1 (en bas) lors du camp de glace (à gauche) et de la campagne à bord de l'Amundsen réalisée entre les jours Julien 161 et 184 (à droite). Les seuils de définition utilisés pour la création des OTU étaient de 97 % et de 99 % de similarité pour le camp de glace et la campagne Amundsen, respectivement.

Lors du développement du bloom phytoplanctonique, un changement dans la composition de la communauté bactérienne est observable que ce soit dans l'analyse temporelle ou l'analyse spatiale (Fig. 3). Dans ces deux études *in situ*, les mêmes transitions sont observables. Toutes les deux présentent dans les conditions de pré-bloom ayant une faible concentration de Chl_a et forte couverture de glace, une communauté bactérienne principalement dominée par les Proteobacteria (Gamma- et Alpha-proteobacteria) accompagnée d'une forte proportion de Verrucomicrobia et d'Archaea. Ensuite, au fur et à mesure que la banquise se retire et que le bloom se développe, la proportion relative des

Archaea et des Verrucomicrobia diminue jusqu'à pratiquement disparaître lorsque le bloom phytoplanctonique est le plus intense. On voit également une diminution des Proteobacteria en faveur des Flavobacteria lors du développement du bloom phytoplanctonique. Pour être plus précis, ce sont surtout les Alpha-proteobacteria, significativement anti-corrélés à la Chl a , qui diminueraient en faveur des Flavobacteriaceae (Flavobacteria) significativement corrélés à la Chl a . En effet, la proportion relative des Gamma-proteobacteria varie peu lors du développement du bloom. Quant aux sous-groupes, la proportion relative des Pseudomonadales, significativement anti-corrélée à la Chl a , diminue alors que celle des Oceanospirillales, significativement corrélée à la Chl a , augmente. Ces observations rejoignent celles de précédentes études réalisées lors du développement d'un bloom de diatomées (Klindworth et al. 2014, Luria et al. 2016, Wilson et al. 2017).

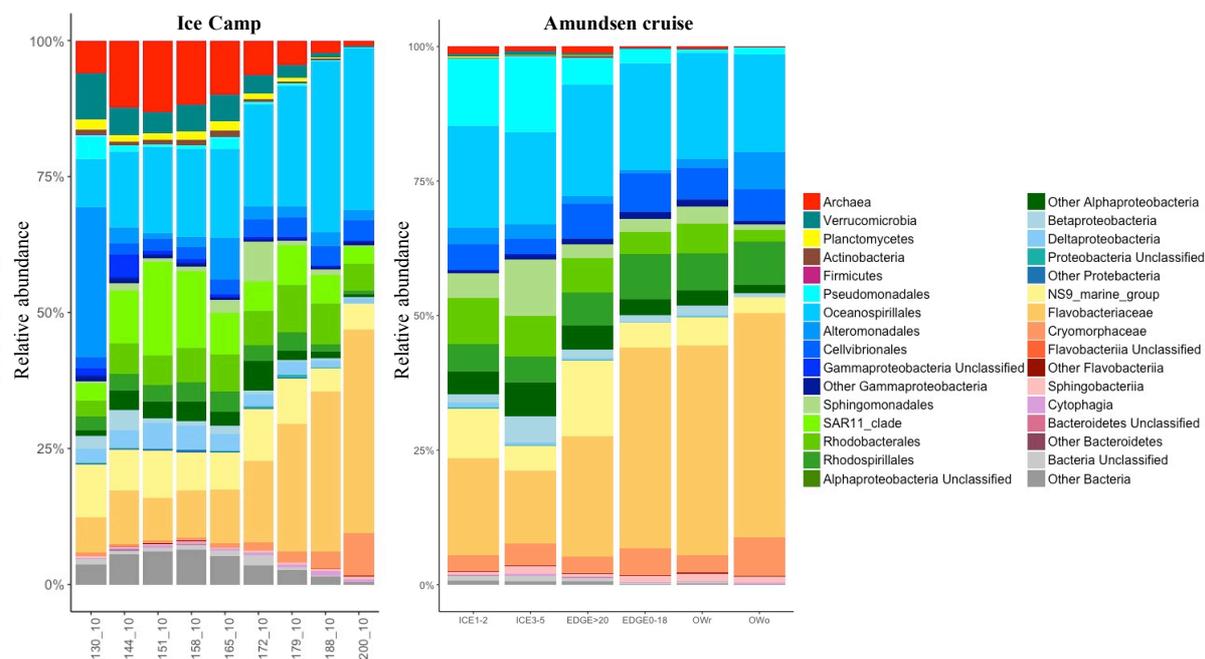


Figure 3 : Composition de la communauté bactérienne au cours du temps au camp de glace à une profondeur de 10 m (à gauche) et dans les différents groupes en fonction de la couverture de glace lors de la campagne à bord de l'Amundsen (à droite). ICE1-2 : échantillons des 100 premiers mètres de profondeur des stations de glace des transects T100 et T200. ICE3-5 : échantillons des 100 premiers mètres de profondeur des stations de glace des transects T300 et T500. EDGE0-18 : échantillons entre 0 et 18 m de profondeurs des stations de marges. EDGE>20 : échantillons entre 20 et 100 m de profondeur des stations de marges. OWr : échantillons des 100 premiers mètres de profondeur des stations en eau ouverte dont la glace s'est retirée entre 2 et 8 jours. OWo : échantillons des 100 premiers mètres de profondeur des stations en eau ouverte dont la glace s'est retirée depuis plus de 15 jours.

Parmi les Oceanospirillales, un genre ressort principalement dans nos études *in situ*, les *Balneatrix*. En effet, celui-ci augmente considérablement lors du développement du bloom et est retrouvé parmi les genres majoritaires lorsque le bloom phytoplanctonique est à son

apogée. Malheureusement, nous n'avons pas réussi à isoler de souches bactériennes correspondant à ce genre afin de tester leur potentiel à dégrader la DOM de microalgues arctiques. Étonnamment, les *Balneatrix* n'ont pas été retrouvés comme répondant de façon significative à l'ajout de DOM de diatomées dans nos expériences de biodégradation en microcosmes. Il est possible que ce genre soit contraint par l'effet de confinement au sein des microcosmes ou bien que sa croissance ne soit pas liée directement à la présence de DOM phytoplanctonique mais à celle de composés secondaires issus de la dégradation de la DOM phytoplanctonique par d'autres bactéries. Des études supplémentaires sur le genre *Balneatrix* seraient donc très intéressantes afin de mieux comprendre l'écologie de ces bactéries durant le bloom phytoplanctonique printanier.

1.3. Les Flavobacteriaceae jouent un rôle clef dans la dégradation de la DOM associée au bloom phytoplanctonique

Un des groupes répondant le plus fortement au développement du bloom phytoplanctonique dans les études *in situ* est celui des Flavobacteriaceae qui devient dominant dans la période la plus intense du bloom. Ce groupe répond également très fortement à l'ajout de DOM de diatomées dans nos expériences de microcosmes pour les stations dont la croissance et l'activité bactérienne sont limitées par le carbone organique dissous. De plus, toutes les Flavobacteriaceae que nous avons isolés ont une croissance qui est amplifiée en présence de DOM excrétée par *C. neogracilis*, qui est une diatomée planctonique retrouvée comme abondante lors du bloom printanier dans l'océan Arctique. Les Flavobacteriaceae seraient donc spécialisés dans la dégradation de cette DOM et seraient certainement très compétitives dans des conditions où cette DOM est abondante, expliquant ainsi leur dominance lors du bloom phytoplanctonique printanier Arctique. Ce groupe semblerait plus compétitif que les *Pseudomonas* qui ont également une croissance amplifiée par la présence de DOM de *C. neogracilis* mais dont la proportion relative n'a pas augmenté lors de l'ajout de cette même DOM en microcosmes ni lors de l'apparition du bloom *in situ*. Parmi les Flavobacteriaceae, le genre *Polaribacter* est retrouvé comme dominant dans les deux études *in situ* mais également dans l'expérience de biodégradation en microcosmes. Cela a également été le cas dans les études *in situ* de Wilson et al. (2017) et Luria et al. (2016) ainsi que dans l'expérience de biodégradation de Luria et al. (2017). Dans l'étude temporelle, une

OTU appartenant à ce genre représentait plus de 25 % de la communauté bactérienne totale dans la phase où le bloom phytoplanctonique était le plus intense. Sa forte compétitivité en période de bloom pourrait s'expliquer par sa capacité à dégrader la DOM provenant de microalgues, grâce notamment à son arsenal enzymatique. Nous avons pu étudier la dégradation de DOM de différentes microalgues par l'espèce *Polaribacter filamentus* isolée d'une précédente campagne dans l'océan Arctique (MALINA). La croissance de cette souche a en effet été amplifiée en présence de DOM de *C. neogracilis*. En revanche, elle n'a pas été capable de croître en présence de DOM provenant de la diatomée de glace, *F. cylindrus* ni en présence de la DOM provenant de la picoeucaryote, *M. pusilla*. Les blooms phytoplanctoniques arctiques étant dominés par des diatomées planctoniques telle que *C. neogracilis*, il n'est pas étonnant de retrouver une communauté bactérienne dominée par *Polaribacter*. En revanche, avec le réchauffement climatique, il est attendu que les picoeucaryotes prennent le dessus sur les diatomées. Au vu de nos résultats, on peut émettre l'hypothèse que ces conditions seraient plus défavorables aux *Polaribacter* et à d'autres Flavobacteriaceae qui n'ont pas été capables de croître en présence de DOM excrétée par *M. pusilla*. Afin de conforter cette hypothèse, il serait nécessaire d'étudier un plus grand nombre d'espèces de *Polaribacter* pour mieux comprendre la réponse de ce genre à l'apport de DOM phytoplanctonique.

Afin d'avoir une vision d'ensemble des modifications environnementales et de la dynamique de l'activité et de la composition des communautés bactérienne lors du bloom phytoplanctonique printanier dans l'océan Arctique, nous avons réalisé un schéma récapitulatif à partir des différentes études conduites au cours de cette thèse (Fig. 4) :

- Conditions dites « hivernales » (phase I) : La colonne d'eau est homogène, non stratifiée. La concentration en nutriments est élevée. Au contraire, les concentrations en carbone organique dissous (DOC) et particulaire (POC) sont extrêmement basses. La concentration en Chl a est à son minimum. Dans ces conditions environnementales, on trouve de fortes valeurs de respiration bactérienne (BR) accompagnées d'une faible efficacité de croissance bactérienne (BGE). La balance métabolique est hétérotrophe car la demande carbonée bactérienne (BCD) est supérieure à la production primaire (PP). L'activité et la croissance bactérienne sont limitées par le carbone organique. C'est dans ces conditions que nous observons les plus fortes valeurs de diversité

bactérienne avec une communauté dominée par les Gamma-proteobacteria. On retrouve également une forte proportion de Verrucomicrobia et d'Archaea.

- Bloom de microalgues de glace (phase II) : La neige en surface de la banquise commence à fondre et des mares de fonte se créent en surface de la banquise permettant ainsi à la lumière de traverser la banquise jusqu'à atteindre sa couche basale. Les couches basales de la banquise étant riches en nutriments grâce à des échanges avec la colonne d'eau, l'apparition de la lumière va permettre aux microalgues de glace de croître. Lors de leur croissance, ces microalgues vont excréter de la DOM riche en carbohydrates biodisponibles pour le compartiment bactérien. Cette DOM va pouvoir être transférée dans la colonne d'eau au moment de la fonte de la banquise qui s'accompagne de l'augmentation du nombre et de la taille de canaux de saumure présents dans la glace. L'intensité lumineuse augmentant également au niveau de l'interface glace-eau, un tapis algal va se former sous la banquise et constituer une autre source de DOM dans la colonne d'eau. Ce début d'enrichissement de la colonne d'eau en DOM va permettre aux bactéries de débiter leur acclimatation en réponse à l'apparition de cette nouvelle source de DOM et induire l'initiation des changements au sein de la composition de la communauté bactérienne. La proportion d'Alpha-proteobacteria va augmenter, engendrant une communauté dominée par les Alpha- et les Gamma-proteobacteria. C'est également au cours de cette phase que la proportion des Pseudomonadales (Gamma-proteobacteria) va commencer à diminuer alors que celle des Oceanospirillales (Gamma-proteobacteria) va commencer à augmenter.
- Initiation du bloom phytoplanctonique (phase III) : La fonte de la banquise est déjà bien avancée et ceci engendre une diminution de la salinité dans la couche supérieure de la colonne d'eau accompagnée de l'augmentation de la température. La colonne d'eau commence donc à se stratifier. L'intensité lumineuse se faisant de plus en plus forte, le bloom phytoplanctonique peut alors commencer et ceci est visible au travers de l'augmentation de la concentration en Chl a , l'augmentation de la PP et la diminution des concentrations en nutriments. L'enrichissement de la colonne d'eau en DOM excrétée par les microalgues va donc continuer. Il y aura d'une part l'apport de DOM induite par la fonte de la banquise et d'autre par l'apport de DOM par le bloom phytoplanctonique. La communauté bactérienne est très réactive car c'est également

au cours de cette période que la BA et la BP vont commencer à augmenter. Même si la BR reste relativement forte et que la BGE reste relativement faible, la BCD devient inférieure à la PP. On passe donc à un système autotrophe. Les changements dans la composition de la communauté bactérienne continuent de s'opérer engendrant la diminution de la diversité bactérienne. En effet, la proportion relative des Archaea va fortement diminuer ainsi que celle des Alpha-proteobacteria. En revanche, c'est à ce moment que la proportion des Flavobacteriaceae et des Oceanospirillales prend de plus en plus d'ampleur.

- Bloom phytoplanctonique (phase IV) : C'est lors de cette période que la fonte de la banquise se termine laissant ainsi la place aux eaux libres de glaces. Une forte stratification de la colonne d'eau se met donc en place avec des salinités plus faibles et des températures plus élevées en surface. C'est à ce moment que nous retrouvons les maximums de Chl a et de PP et que le bloom phytoplanctonique va commencer à s'enfoncer dans la colonne d'eau. Cet enfoncement est probablement dû à une trop forte intensité lumineuse en surface due à l'absence de banquise et/ou à la déplétion en nutriments. C'est également au cours de cette période que les valeurs de BA et de BP sont les plus fortes. Contrairement à la phase d'initiation du bloom, nous avons dans cette phase de bloom de faibles valeurs de BR et de plus fortes valeurs de BGE. La croissance et l'activité bactérienne sont alors moins limitées par le carbone organique. La communauté bactérienne va suivre l'enfoncement du bloom dans la colonne d'eau car une stratification verticale de la composition de cette communauté bactérienne est observable. Les changements au sein de la composition de la communauté bactérienne continuent de s'opérer conduisant ainsi aux plus faibles valeurs de diversité alpha. Une augmentation de la proportion relative des Rhodobacteraceae est alors visible mais la communauté bactérienne est alors principalement dominée par deux grands groupes bactériens : les Flavobacteriaceae et les Oceanospirillales. Les Flavobacteriaceae sont alors représentés par pratiquement un seul genre : *Polaribacter*, qui est capable de dégrader de la matière organique excrétée par les diatomées planctoniques. L'augmentation de la proportion des Oceanospirillales est liée aux *Balneatrix* qui pourraient utiliser des composés secondaires préalablement dégradés par d'autres bactéries telles que les *Polaribacter*.

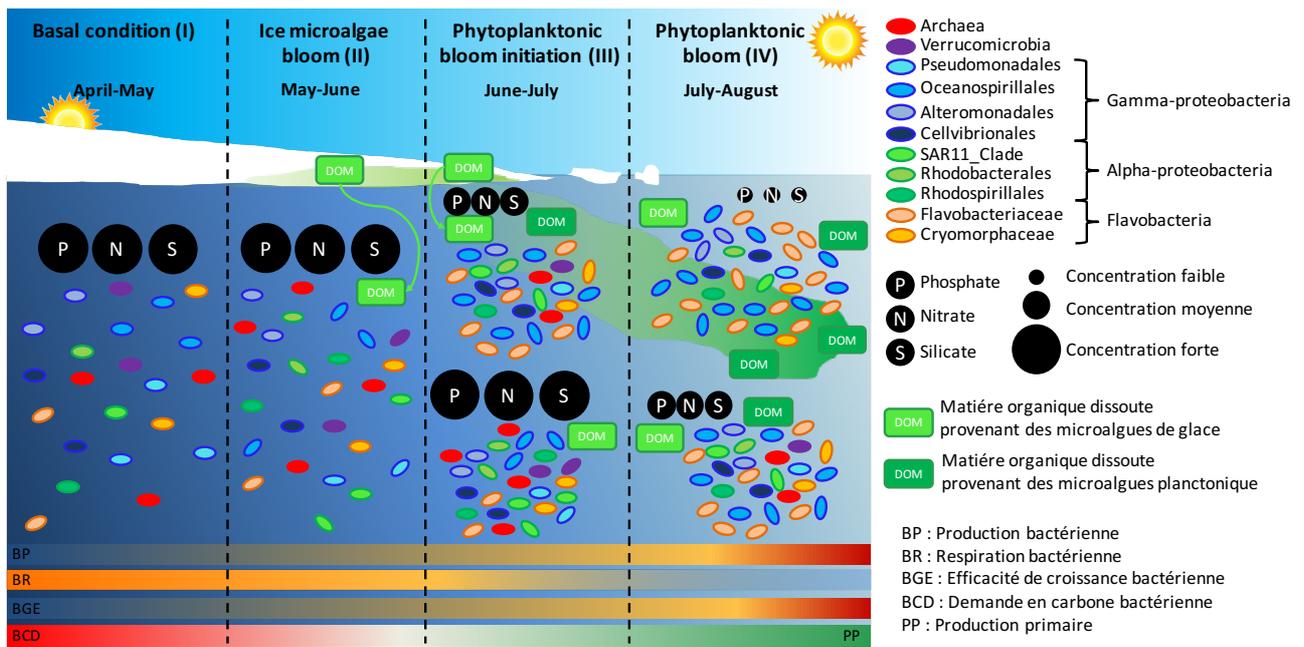


Figure 4 : Schéma récapitulatif des différentes phases identifiées lors du développement du bloom phytoplanctonique printanier en mer de Baffin (océan Arctique) et leurs conséquences sur le compartiment bactérien et le pool de matière organique dissoute (DOM) et de nutriments inorganiques.

2. Perspectives

Nous nous sommes attachés dans cette thèse à décrire la dynamique de la communauté bactérienne que ce soit au niveau de son activité globale ou de sa composition lors du bloom phytoplanctonique printanier, et à mettre en relation cette dynamique avec celle du bloom phytoplanctonique. Il serait intéressant maintenant de connaître en détail la dynamique de la composition de la communauté phytoplanctonique afin de mettre en relation plus finement les changements au sein de ces deux communautés. L'analyse de la composition de la communauté phytoplanctonique grâce au gène ARNr 18S est actuellement en cours au sein du laboratoire « Adaptation et Diversité en Milieu Marin » (UMR7144, Station Biologique de Roscoff) sous la direction de D. Vaultot. Les échantillons pour la diversité phytoplanctonique étant exactement les mêmes que ceux pour la diversité bactérienne, une analyse conjointe de ces deux jeux de données pourra alors nous renseigner en détail sur les corrélations existantes entre ces deux communautés.

Cette thèse a permis de décrire les taxa bactériens présents lors du bloom phytoplanctonique ainsi que leur évolution au cours de ce bloom. Nous avons également

identifié les espèces les plus actives au cours du bloom grâce à l'analyse de l'ARN lors du camp de glace. Il s'est avéré que les changements au sein de la communauté considérée comme active étaient de mêmes amplitudes et présentaient le même pattern que ceux de la communauté dite totale. De plus, les ratios ARN/ADN donnant une indication sur l'activité des bactéries, n'ont pas montré de différences en fonction de l'avancement du bloom (données non montrées). La production bactérienne augmentant lors du développement du bloom, nous nous attendions à observer des différences avec l'étude des échantillons ARN. Ceci voudrait dire que les espèces bactériennes présentes sont en grande partie actives. Cette idée que l'ARN représenterait la communauté active est actuellement très controversée. En effet, la quantité d'ARN provenant d'une OTU dépend en partie de l'abondance de cette même OTU au moment de l'analyse et non uniquement de la quantité intrinsèque d'ARN au sein des cellules composant cette OTU. Il existe également des liens complexes et souvent contradictoires entre l'ARN, la croissance et l'activité et ces liens sont dépendants du taxon (Blazewicz et al. 2013). De plus, le terme « population active » est encore mal défini car nous ne pouvons pas savoir si les bactéries sont actives puisqu'elles se répliquent ou synthétisent des enzymes leur permettant de dégrader la DOM par exemple.

Afin de mieux connaître la diversité fonctionnelle des bactéries lors du bloom phytoplanctonique, il serait intéressant d'effectuer une analyse de métagénomique. Cette technique permettrait de décrire quels sont les gènes pouvant être potentiellement exprimés lors du bloom et ainsi définir quelles seraient les fonctions potentiellement dominantes lors du bloom phytoplanctonique printanier. Il a déjà été démontré en Antarctique qu'en hiver, la chimiolithoautotrophie était très importante alors qu'en été, la chimiohétérotrophie, la photohétérotrophie dominaient (Grzyski et al. 2012). Il serait donc intéressant d'effectuer ce genre d'analyse en Arctique tout au long du développement du bloom phytoplanctonique. Nous pourrions par la suite, relier ces fonctions aux différents taxa et, afin de connaître quels sont les gènes exprimés lors du développement du bloom, compléter ces études par des approches métatranscriptomiques. Nous pourrions également compléter ces approches par une étude de métaprotéomique afin de définir les capacités fonctionnelles différentes entre les différentes phases du bloom comme cela a été fait en Antarctique pour comparer les communautés d'hiver et d'été (Williams et al. 2012).

Pour étudier plus en détails la réponse des bactéries au développement du bloom phytoplanctonique, et avoir une échelle intermédiaire entre les études *in situ* et les microcosmes, il faudrait réaliser des expériences en mésocosmes avec des conditions contrôlées. Riemann et al. (2000) ont déjà utilisé ce genre d'approche afin d'observer la réponse bactérienne à un bloom de diatomées induit par différentes concentrations en nutriments mais ils n'ont pas observé de dynamique bactérienne différentes en fonction des conditions testées. D'autres expériences en mésocosmes ont également été conduites afin de déterminer l'impact de la formation de la glace sur les communautés bactériennes (Aslam et al. 2012, Eronen-Rasimus et al. 2014, Jørgensen et al. 2015). Nous pourrions donc suivre dans les mésocosmes les changements au sein de la communauté phytoplanctonique accompagnés de ceux au sein de la communauté bactérienne. Cela nous permettrait de jouer sur différentes conditions telles que la température, la luminosité, la salinité, la concentration en nutriments et ainsi observer leurs effets sur l'évolution des communautés phytoplanctoniques et bactériennes en simulant les changements climatiques attendus. Afin de suivre les changements dans ces deux communautés, des analyses couplées de métabarcoding, métagénomique, métatranscriptomique et métaprotéomique pourraient être effectuées.

A un niveau plus fin, nous pourrions réaliser de nouvelles cultures des microalgues afin d'analyser l'évolution de leur métaprotéome et de leur métabolome dans le but de suivre l'évolution de la composition de la DOM excrétée par ces microalgues. Nous pourrions ensuite utiliser cette DOM comme substrat de croissance pour différentes souches bactériennes en étudiant en plus de leur croissance, leur métatranscriptome et leur protéome pour mieux comprendre les mécanismes enzymatiques mis en place par les bactéries pour dégrader ce matériel. En plus de ces monocultures bactériennes, il pourrait être intéressant de faire des expériences de co-cultures. Par exemple, nous avons vu que *Polaribacter* était capable de dégrader la DOM et nous avons émis l'hypothèse que *Balneatrix* avait besoin d'un intermédiaire. Il pourrait donc être intéressant de faire des co-cultures entre elles pour mieux définir les conditions de croissance de *Balneatrix*.

De nombreuses recherches sont donc encore possibles afin d'approfondir nos connaissances sur la réponse de la communauté bactérienne en réponse au développement du bloom phytoplanctonique ainsi que d'évaluer l'impact des variables environnementales sur

ces communautés dans un contexte de changements climatiques. Les modifications structurelles et fonctionnelles des communautés microbiennes sont rapides et sensibles à un grand nombre de paramètres. Dans ce cadre, le suivi des communautés microbiennes à différentes stations d'observation dans l'océan Arctique pourrait générer des données très précieuses afin de mesurer les effets des perturbations environnementales qui affectent cette région du globe.

Références bibliographiques



Crédits : Laëtitia Dadaglio

-A-

- Abell GCJ, Bowman JP (2005) Ecological and biogeographic relationships of class Flavobacteria in the Southern Ocean. *FEMS Microbiol Ecol* 51:265–277
- Agawin NSR, Duarte CM, Agustí S (2000) Nutrient and temperature control of the contribution of picoplankton to phytoplankton biomass and production. *Limnol Oceanogr* 45:591–600
- Alonso-Sáez L, Galand PE, Casamayor EO, Pedrós-Alió C, Bertilsson S (2010) High bicarbonate assimilation in the dark by Arctic bacteria. *ISME J* 4:1581–1590
- Alonso-Sáez L, Sánchez O, Gasol JM, Balagué V, Pedrós-Alió C (2008) Winter-to-summer changes in the composition and single-cell activity of near-surface Arctic prokaryotes. *Environ Microbiol* 10:2444–2454
- Amin SA, Hmelo LR, van Tol HM, Durham BP, Carlson LT, Heal KR, Morales RL, Berthiaume CT, Parker MS, Djunaedi B, Ingalls AE, Parsek MR, Moran MA, Armbrust EV (2015) Interaction and signalling between a cosmopolitan phytoplankton and associated bacteria. *Nature* 522:98–101
- Amin SA, Parker MS, Armbrust EV (2012) Interactions between diatoms and bacteria. *Microbiol Mol Biol Rev* MMBR 76:667–684
- Amon RMW, Fitznar H-P, Benner R (2001) Linkages among the bioreactivity, chemical composition, and diagenetic state of marine dissolved organic matter. *Limnol Oceanogr* 46:287–297
- Anesio AM, Hodson AJ, Fritz A, Psenner R, Sattler B (2009) High microbial activity on glaciers: importance to the global carbon cycle. *Glob Change Biol* 15:955–960
- Ardyna M, Babin M, Gosselin M, Devred E, Bélanger S, Matsuoka A, Tremblay J-É (2013) Parameterization of vertical chlorophyll a in the Arctic Ocean: impact of the subsurface chlorophyll maximum on regional, seasonal, and annual primary production estimates. *Biogeosciences* 10:4383–4404
- Ardyna M, Gosselin M, Michel C, Poulin M, Tremblay JÉ (2011) Environmental forcing of phytoplankton community structure and function in the Canadian High Arctic: contrasting oligotrophic and eutrophic regions. *Mar Ecol Prog Ser* 442:37–57
- Arrigo KR (2014) Sea Ice Ecosystems. *Annu Rev Mar Sci* 6:439–467
- Arrigo KR, Dijken GL van (2011) Secular trends in Arctic Ocean net primary production. *J Geophys Res Oceans* 116:C09011
- Arrigo KR, van Dijken GL (2015) Continued increases in Arctic Ocean primary production. *Prog Oceanogr* 136:60–70
- Arrigo KR, van Dijken G, Pabi S (2008) Impact of a shrinking Arctic ice cover on marine primary production. *Geophys Res Lett* 35:L19603

- Arrigo KR, Perovich DK, Pickart RS, Brown ZW, van Dijken GL, Lowry KE, Mills MM, Palmer MA, Balch WM, Bates NR, Benitez-Nelson CR, Brownlee E, Frey KE, Laney SR, Mathis J, Matsuoka A, Greg Mitchell B, Moore GWK, Reynolds RA, Sosik HM, Swift JH (2014) Phytoplankton blooms beneath the sea ice in the Chukchi Sea. *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 105:1-16
- Arrigo KR, Perovich DK, Pickart RS, Brown ZW, van Dijken GL, Lowry KE, Mills MM, Palmer MA, Balch WM, Bahr F, Bates NR, Benitez-Nelson C, Bowler B, Brownlee E, Ehn JK, Frey KE, Garley R, Laney SR, Lubelczyk L, Mathis J, Matsuoka A, Mitchell BG, Moore GWK, Ortega-Retuerta E, Pal S, Polashenski CM, Reynolds RA, Schieber B, Sosik HM, Stephens M, Swift JH (2012) Massive Phytoplankton Blooms Under Arctic Sea Ice. *Science* 336:1408–1408
- Arrigo KR, Worthen DL, Lizotte MP, Dixon P, Dieckmann G (1997) Primary Production in Antarctic Sea Ice. *Science* 276:394–397
- Aslam SN, Cresswell-Maynard T, Thomas DN, Underwood GJC (2012) Production and characterization of the intra- and extracellular carbohydrates and polymeric substances (EPS) of three sea-ice diatom species, and evidence for a cryoprotective role for EPS. *J Phycol* 48:1494–1509
- Aslam SN, Strauss J, Thomas DN, Mock T, Underwood GJC (2018) Identifying metabolic pathways for production of extracellular polymeric substances by the diatom *Fragilariopsis cylindrus* inhabiting sea ice. *ISME J* 12:1237-1251
- Azam F, Fenchel T, Field JG, Gray JS, Meyer-Reil LA, Thingstad F (1983) The ecological role of water-column microbes in the sea. *Mar Ecol Prog Ser* 10:257–263

-B-

- Baines SB, Pace ML (1991) The production of dissolved organic matter by phytoplankton and its importance to bacteria: Patterns across marine and freshwater systems. *Limnol Oceanogr* 36:1078–1090
- Balzano S, Marie D, Gourvil P, Vaultot D (2012) Composition of the summer photosynthetic pico and nanoplankton communities in the Beaufort Sea assessed by T-RFLP and sequences of the 18S rRNA gene from flow cytometry sorted samples. *ISME J* 6:1480–1498
- Bano N, Ruffin S, Ransom B, Hollibaugh JT (2004) Phylogenetic composition of Arctic Ocean archaeal assemblages and comparison with Antarctic assemblages. *Appl Environ Microbiol* 70:781–789
- Becker JW, Berube PM, Follett CL, Waterbury JB, Chisholm SW, Delong EF, Repeta DJ (2014) Closely related phytoplankton species produce similar suites of dissolved organic matter. *Front Microbiol* 5:111
- Benner R, Strom M (1993) A critical evaluation of the analytical blank associated with DOC measurements by high-temperature catalytic oxidation. *Mar Chem* 41:153–160

- Bernard L, Schäfer H, Joux F, Courties C, Muyzer G, Lebaron P (2000) Genetic diversity of total, active and culturable marine bacteria in coastal seawater. *Aquat Microb Ecol* 23:1–11
- Biddanda B, Benner R (1997) Carbon, nitrogen, and carbohydrate fluxes during the production of particulate and dissolved organic matter by marine phytoplankton. *Limnol Oceanogr* 42:506–518
- Blagodatskaya E, Kuzyakov Y (2008) Mechanisms of real and apparent priming effects and their dependence on soil microbial biomass and community structure: critical review. *Biol Fertil Soils* 45:115–131
- Blanchet M, Pringault O, Panagiotopoulos C, Lefèvre D, Charrière B, Ghiglione J-F, Fernandez C, Aparicio FL, Marrasé C, Catala P, Oriol L, Caparros J, Joux F (2017) When riverine dissolved organic matter (DOM) meets labile DOM in coastal waters: changes in bacterial community activity and composition. *Aquat Sci* 79:27–43
- Blazewicz SJ, Barnard RL, Daly RA, Firestone MK (2013) Evaluating rRNA as an indicator of microbial activity in environmental communities: limitations and uses. *ISME J* 7:2061–2068
- Boetius A, Anesio AM, Deming JW, Mikucki JA, Rapp JZ (2015) Microbial ecology of the cryosphere: sea ice and glacial habitats. *Nat Rev Microbiol* 13:677–690
- Bowman JP (2014) The Family *Cryomorphaceae*. In: *The Prokaryotes*. Springer, Berlin, Heidelberg, p 539–550
- Bowman JS, Rasmussen S, Blom N, Deming JW, Rysgaard S, Sicheritz-Ponten T (2012) Microbial community structure of Arctic multiyear sea ice and surface seawater by 454 sequencing of the 16S RNA gene. *ISME J* 6:11–20
- Buchan A, LeClerc GR, Gulvik CA, González JM (2014) Master recyclers: features and functions of bacteria associated with phytoplankton blooms. *Nat Rev Microbiol* 12:686–698

-C-

- Camarena-Gómez MT, Lipsewers T, Piiparinen J, Eronen-Rasimus E, Perez-Quemaliños D, Hoikkala L, Sobrino C, Spilling K (2018) Shifts in phytoplankton community structure modify bacterial production, abundance and community composition. *Aquat Microb Ecol* 81:149–170
- Carignan R, Blais A-M, Vis C (1998) Measurement of primary production and community respiration in oligotrophic lakes using the Winkler method. *Can J Fish Aquat Sci* 55:1078–1084
- Carlson CA (2002) Production and Removal Processes. In: *Biogeochemistry of Marine Dissolved Organic Matter*. Elsevier, p 91–151

- Carmack EC (2007) The alpha/beta ocean distinction: A perspective on freshwater fluxes, convection, nutrients and productivity in high-latitude seas. *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 54:2578–2598
- Carrit D, Capenter J (1966) Recommendation procedure for Winkler analyses of sea water for dissolved oxygen. *J Mar Res* 24:313–317
- Cauwet G (1994) HTCO method for dissolved organic carbon analysis in seawater: influence of catalyst on blank estimation. *Mar Chem* 47:55–64
- Cayol J-L, Olliver B, Alazrd D, Amils R, Godfroy A, Marty D, Piette F, Prieur D (2012) Les condition de vie extrêmes sur la planète et exobiologie. In: *Ecologie microbienne : microbiologie des milieux naturels et anthropisés*. Pau, PUPPA, p 363-371
- Church MJ, DeLong EF, Ducklow HW, Karner MB, Preston CM, Karl DM (2003) Abundance and distribution of planktonic Archaea and Bacteria in the waters west of the Antarctic Peninsula. *Limnol Oceanogr* 48:1893–1902
- Clarke KR (1993) Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Austral Ecol* 18:117–143
- Clarke KR, Somerfield PJ, Gorley RN (2008) Testing of null hypotheses in exploratory community analyses: similarity profiles and biota-environment linkage. *J Exp Mar Biol Ecol* 366:56–69
- Cole JJ (1982) Interactions Between Bacteria and Algae in Aquatic Ecosystems. *Annu Rev Ecol Syst* 13:291–314
- Collins RE, Rocap G, Deming JW (2010) Persistence of bacterial and archaeal communities in sea ice through an Arctic winter. *Environ Microbiol* 12:1828–1841
- Comiso JC (2011) Large Decadal Decline of the Arctic Multiyear Ice Cover. *J Clim* 25:1176–1193
- Comiso JC, Parkinson CL, Gersten R, Stock L (2008) Accelerated decline in the Arctic sea ice cover. *Geophys Res Lett* 35:L01703
- Cooper LW, Sexson MG, Grebmeier JM, Gradinger R, Mordy CW, Lovvorn JR (2013) Linkages between sea-ice coverage, pelagic–benthic coupling, and the distribution of spectacled eiders: Observations in March 2008, 2009 and 2010, northern Bering Sea. *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 94:31–43
- Cota G, Pomeroy L, Harrison W, Jones E, Peters F, Sheldon W, Weingartner T (1996) Nutrients, primary production and microbial heterotrophy in the southeastern Chukchi Sea: Arctic summer nutrient depletion and heterotrophy. *Mar Ecol-Prog Ser* 135:247–258
- Cottrell MT, Malmstrom RR, Hill V, Parker AE, Kirchman DL (2006) The metabolic balance between autotrophy and heterotrophy in the western Arctic Ocean. *Deep Sea Res Part Oceanogr Res Pap* 53:1831–1844

Cuevas LA, Egge JK, Thingstad TF, Töpper B (2011) Organic carbon and mineral nutrient limitation of oxygen consumption, bacterial growth and efficiency in the Norwegian Sea. *Polar Biol* 34:871–882

Curry JA (1995) Interactions among aerosols, clouds, and climate of the Arctic Ocean. *Sci Total Environ* 160–161:777–791

Cushing DH (1989) A difference in structure between ecosystems in strongly stratified waters and in those that are only weakly stratified. *J Plankton Res* 11:1–13

-D-

Dadaglio L, Dinasquet J, Obernosterer I, Joux F (2018) Differential responses of bacteria to diatom-derived dissolved organic matter in the Arctic Ocean. *Aquat Microb Ecol* doi:10.3354/ame01883, in press.

Delmont TO, Quince C, Shaiber A, Esen ÖC, Lee ST, Rappé MS, MacLellan SL, Lüscher S, Eren AM (2018) Nitrogen-fixing populations of Planctomycetes and Proteobacteria are abundant in surface ocean metagenomes. *Nat Microbiol*:1

Deming JW, Eicken H (2007) Life in ice. In: *Planet of Life: The emerging science of astrobiology*. Cambridge, p 292-312

Deming JW (2010) Sea ice bacteria and viruses. In: *Sea ice 2*. Wiley-Blackwell, p 247-282

-E-

Edgar RC (2004) MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Res* 32:1792–1797

Eicken H (2003) From the microscopic, to the macroscopic, to the regional scale: growth, microstructure and properties of sea ice. In: *Sea ice: an introduction to its physics, chemistry, biology and geology*. Blackwell Publishing, p 22-81.

Eilers H, Pernthaler J, Glöckner FO, Amann R (2000) Culturability and *in situ* abundance of pelagic Bacteria from the North Sea. *Appl Environ Microbiol* 66:3044–3051

Elifantz H, Malmstrom RR, Cottrell MT, Kirchman DL (2005) Assimilation of polysaccharides and glucose by major bacterial groups in the Delaware Estuary. *Appl Environ Microbiol* 71:7799–7805

Engelsen O, Hegseth EN, Hop H, Hansen E, Falk-Petersen S (2002) Spatial variability of chlorophyll-a in the Marginal Ice Zone of the Barents Sea, with relations to sea ice and oceanographic conditions. *J Mar Syst* 35:79–97

Eronen-Rasimus E, Kaartokallio H, Lyra C, Autio R, Kuosa H, Dieckmann GS, Thomas DN (2014) Bacterial community dynamics and activity in relation to dissolved organic matter availability during sea-ice formation in a mesocosm experiment. *MicrobiologyOpen* 3:139–156

Ewert M, Deming JW (2013) Sea ice microorganisms: Environmental constraints and extracellular responses. *Biology* 2:603–628

Ewert M, Deming JW (2014) Bacterial responses to fluctuations and extremes in temperature and brine salinity at the surface of Arctic winter sea ice. *FEMS Microbiol Ecol* 89:476–489

-F-

Fernández-Méndez M, Wenzhöfer F, Peeken I, Sørensen HL, Glud RN, Boetius A (2014) Composition, buoyancy regulation and fate of ice algal aggregates in the central Arctic Ocean. *PLOS ONE* 9:e107452

Fortier M, Fortier L, Michel C, Legendre L (2002) Climatic and biological forcing of the vertical flux of biogenic particles under seasonal Arctic sea ice. *Mar Ecol Prog Ser* 225:1–16

Frey KE, Arrigo KR, Gradinger RR (2017) Arctic Ocean primary productivity. NOAA report.

Fukuda R, Ogawa H, Nagata T, Koike I (1998) Direct determination of carbon and nitrogen contents of natural bacterial assemblages in marine environments. *Appl Env Microbiol* 64:3352–3358

-G-

Galand PE, Casamayor EO, Kirchman DL, Lovejoy C (2009) Ecology of the rare microbial biosphere of the Arctic Ocean. *Proc Natl Acad Sci* 106:22427–22432

Galand PE, Lovejoy C, Pouliot J, Vincent WF (2008) Heterogeneous archaeal communities in the particle-rich environment of an arctic shelf ecosystem. *J Mar Syst* 74:774–782

Galand PE, Potvin M, Casamayor EO, Lovejoy C (2010) Hydrography shapes bacterial biogeography of the deep Arctic Ocean. *ISME J* 4:564–576

Garneau M-È, Vincent WF, Alonso-Sáez L, Gratton Y, Lovejoy C (2006) Prokaryotic community structure and heterotrophic production in a river-influenced coastal Arctic ecosystem. *Aquat Microb Ecol* 42:27–40

Garneau M-È, Michel C, Meisterhans G, Fortin N, King TL, Greer CW, Lee K (2016) Hydrocarbon biodegradation by Arctic sea-ice and sub-ice microbial communities during microcosm experiments, Northwest Passage (Nunavut, Canada). *FEMS Microbiol Ecol* 92

Garneau M-È, Roy S, Lovejoy C, Gratton Y, Vincent WF (2008) Seasonal dynamics of bacterial biomass and production in a coastal arctic ecosystem: Franklin Bay, western Canadian Arctic. *J Geophys Res Oceans* 113:C07S91

Garneau M-È, Vincent WF, Terrado R, Lovejoy C (2009) Importance of particle-associated bacterial heterotrophy in a coastal Arctic ecosystem. *J Mar Syst* 75:185–197

- Gentile G, Giuliano L, D'Auria G, Smedile F, Azzaro M, Domenico MD, Yakimov MM (2006) Study of bacterial communities in Antarctic coastal waters by a combination of 16S rRNA and 16S rDNA sequencing. *Environ Microbiol* 8:2150–2161
- Ghiglione JF, Murray AE (2012) Pronounced summer to winter differences and higher wintertime richness in coastal Antarctic marine bacterioplankton. *Environ Microbiol* 14:617–629
- Giorgio PA del, Cole JJ (1998) Bacterial growth efficiency in natural aquatic systems. *Annu Rev Ecol Syst* 29:503–541
- Glöckner FO, Yilmaz P, Quast C, Gerken J, Beccati A, Ciuprina A, Bruns G, Yarza P, Peplies J, Westram R, Ludwig W (2017) 25 years of serving the community with ribosomal RNA gene reference databases and tools. *J Biotechnol* 261:169–176
- Gómez-Consarnau L, González JM, Coll-Lladó M, Gourdon P, Pascher T, Neutze R, Pedrós-Alió C, Pinhassi J (2007) Light stimulates growth of proteorhodopsin-containing marine Flavobacteria. *Nature* 445:210–213
- Gómez-Consarnau L, Lindh MV, Gasol JM, Pinhassi J (2012) Structuring of bacterioplankton communities by specific dissolved organic carbon compounds. *Environ Microbiol* 14:2361–2378
- González JM, Fernández-Gómez B, Fernández-Guerra A, Gómez-Consarnau L, Sánchez O, Coll-Lladó M, del Campo J, Escudero L, Rodríguez-Martínez R, Alonso-Sáez L, Latasa M, Paulsen I, Nedashkovskaya O, Lekunberri I, Pinhassi J, Pedrós-Alió C (2008) Genome analysis of the proteorhodopsin-containing marine bacterium *Polaribacter* sp. MED152 (Flavobacteria). *Proc Natl Acad Sci* 105:8724–8729
- Gosselin M, Levasseur M, Wheeler PA, Horner RA, Booth BC (1997) New measurements of phytoplankton and ice algal production in the Arctic Ocean. *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 44:1623–1644
- Gradinger R (2009) Sea-ice algae: Major contributors to primary production and algal biomass in the Chukchi and Beaufort Seas during May/June 2002. *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 56:1201–1212
- Grima EM, Sevilla JMF, Pérez JAS, Camacho FG (1996) A study on simultaneous photolimitation and photoinhibition in dense microalgal cultures taking into account incident and averaged irradiances. *J Biotechnol* 45:59–69
- Grossmann S, Dieckmann GS (1994) Bacterial standing stock, activity, and carbon production during formation and growth of sea ice in the Weddell Sea, Antarctica. *Appl Environ Microbiol* 60:2746–2753
- Grzymalski JJ, Riesenfeld CS, Williams TJ, Dussaq AM, Ducklow H, Erickson M, Cavicchioli R, Murray AE (2012) A metagenomic assessment of winter and summer bacterioplankton from Antarctica Peninsula coastal surface waters. *ISME J* 6:1901–1915
- Guenet B, Danger M, Abbadie L, Lacroix G (2010) Priming effect: bridging the gap between terrestrial and aquatic ecology. *Ecology* 91:2850–2861

Guillard RRL, Hargraves PE (1993) *Stichochrysis immobilis* is a diatom, not a chrysophyte. *Phycologia* 32:234–236

-H-

Hahnke RL, Bennke CM, Fuchs BM, Mann AJ, Rhiel E, Teeling H, Amann R, Harder J (2014) Dilution cultivation of marine heterotrophic bacteria abundant after a spring phytoplankton bloom in the North Sea. *Environ Microbiol* 17:3515–3526

Harvey M, Therriault J-C, Simard N (1997) Late-summer distribution of phytoplankton in relation to water mass characteristics in Hudson Bay and Hudson Strait (Canada). *Can J Fish Aquat Sci* 54:1937–1952

Hellebust JA (1965) Excretion of some organic compounds by marine phytoplankton. *Limnol Oceanogr* 10:192–206

Hibbing ME, Fuqua C, Parsek MR, Peterson SB (2010) Bacterial competition: surviving and thriving in the microbial jungle. *Nat Rev Microbiol* 8:15–25

Hodal H, Falk-Petersen S, Hop H, Kristiansen S, Reigstad M (2012) Spring bloom dynamics in Kongsfjorden, Svalbard: nutrients, phytoplankton, protozoans and primary production. *Polar Biol* 35:191–203

Holmström C, Kjelleberg S (1999) Marine *Pseudoalteromonas* species are associated with higher organisms and produce biologically active extracellular agents. *FEMS Microbiol Ecol* 30:285–293

Horner R, Schrader GC (1982) Relative contributions of ice algae, phytoplankton, and benthic microalgae to primary production in nearshore regions of the Beaufort Sea. *Arctic* 35:485–503

-I-

Irvine-Fynn TDL, Edwards A, Newton S, Langford H, Rassner SM, Telling J, Anesio AM, Hodson AJ (2012) Microbial cell budgets of an Arctic glacier surface quantified using flow cytometry. *Environ Microbiol* 14:2998–3012

-J-

Jain A, P. Krishnan K (2017) Differences in free-living and particle-associated bacterial communities and their spatial variation in Kongsfjorden, Arctic. *J Basic Microbiol* 57:827–838

Jakobsson M (2002) Hypsometry and volume of the Arctic Ocean and its constituent seas. *Geochem Geophys Geosystems* 3:1–18

Jiao N, Azam F, Sanders S (Eds) (2011) *Microbial Carbon Pump in the Ocean*. Science/AAAS

Jørgensen L, Stedmon CA, Kaartokallio H, Middelboe M, Thomas DN (2015) Changes in the composition and bioavailability of dissolved organic matter during sea ice formation. *Limnol Oceanogr* 60:817–830

Junge K, Krembs C, Deming J, Stierle A, Eicken H (2001) A microscopic approach to investigate bacteria under *in situ* conditions in sea-ice samples. *Ann Glaciol* 33:304–310

-K-

Kaleshke L, Tian-Kunze X (2016) AMSR2 ASI 3.125 km sea ice concentration data, V0.1.. Institute of oceanography, University of hambourg, Germany, digital media (ftp-project.zmaw.de/seaice/), [BEGIN 12/06/2016 - END 01/07/2016]

Keller MD, Selvin RC, Claus W, Guillard RRL (1987) Media for the culture of oceanic ultraphytoplankton. *J Phycol* 23:633–638

Kilias E, Kattner G, Wolf C, Frickenhaus S, Metfies K (2014) A molecular survey of protist diversity through the central Arctic Ocean. *Polar Biol* 37:1271-1287

Kimura M (1980) A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *J Mol Evol* 16:111–120

Kimura H, Young CR, Martinez A, DeLong EF (2011) Light-induced transcriptional responses associated with proteorhodopsin-enhanced growth in a marine flavobacterium. *ISME J* 5:1641–1651

Kirchman DL, Hill V, Cottrell MT, Gradinger R, Malmstrom RR, Parker A (2009) Standing stocks, production, and respiration of phytoplankton and heterotrophic bacteria in the western Arctic Ocean. *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 56:1237–1248

Kirchman D, K'nees E, Hodson R (1985) Leucine incorporation and its potential as a measure of protein synthesis by bacteria in natural aquatic systems. *Appl Environ Microbiol* 49:599–607

Kirchman DL, Malmstrom RR, Cottrell MT (2005) Control of bacterial growth by temperature and organic matter in the Western Arctic. *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 52:3386–3395

Klindworth A, Mann AJ, Huang S, Wichels A, Quast C, Waldmann J, Teeling H, Glöckner FO (2014) Diversity and activity of marine bacterioplankton during a diatom bloom in the North Sea assessed by total RNA and pyrotag sequencing. *Mar Genomics* 18 Pt B:185–192

Knoll S, Zwisler W, Simon M (2001) Bacterial colonization of early stages of limnetic diatom microaggregates. *Aquat Microb Ecol* 25:141–150

Kozich JJ, Westcott SL, Baxter NT, Highlander SK, Schloss PD (2013) Development of a dual-index sequencing strategy and curation pipeline for analyzing amplicon sequence data on the MiSeq Illumina sequencing platform. *Appl Environ Microbiol* 79:5112–5120

- Krembs C, Deming JW (2008) The role of exopolymers in microbial adaptation to sea ice. In: Psychrophiles: from Biodiversity to Biotechnology. Springer, Berlin, Heidelberg, p 247–264
- Krembs C, Eicken H, Deming JW (2011) Exopolymer alteration of physical properties of sea ice and implications for ice habitability and biogeochemistry in a warmer Arctic. *Proc Natl Acad Sci* 108:3653–3658
- Krembs C, Eicken H, Junge K, Deming JW (2002) High concentrations of exopolymeric substances in Arctic winter sea ice: implications for the polar ocean carbon cycle and cryoprotection of diatoms. *Deep Sea Res Part Oceanogr Res Pap* 49:2163–2181
- Kritzberg ES, Duarte CM, Wassmann P (2010) Changes in Arctic marine bacterial carbon metabolism in response to increasing temperature. *Polar Biol* 33:1673–1682
- Kumar S, Stecher G, Li M, Knyaz C, Tamura K, Battistuzzi FU (2018) MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across Computing Platforms. *Mol Biol Evol* 35:1547–1549

-L-

- Landa M, Blain S, Christaki U, Monchy S, Obernosterer I (2016) Shifts in bacterial community composition associated with increased carbon cycling in a mosaic of phytoplankton blooms. *ISME J* 10:1–12
- Landa M, Cottrell MT, Kirchman DL, Kaiser K, Medeiros PM, Tremblay L, Batailler N, Caparros J, Catala P, Escoubeyrou K, Oriol L, Blain S, Obernosterer I (2014) Phylogenetic and structural response of heterotrophic bacteria to dissolved organic matter of different chemical composition in a continuous culture study. *Environ Microbiol* 16:1668–1681
- Landa M, Kirchman D, Cottrell MT, Obernosterer I, Blain S (2013) Changes in bacterial diversity in response to dissolved organic matter supply in a continuous culture experiment. *Aquat Microb Ecol* 69:157–168
- Laney SR, Sosik HM (2014) Phytoplankton assemblage structure in and around a massive under-ice bloom in the Chukchi Sea. *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 105:30–41
- Leu E, Mundy CJ, Assmy P, Campbell K, Gabrielsen TM, Gosselin M, Juul-Pedersen T, Gradinger R (2015) Arctic spring awakening – Steering principles behind the phenology of vernal ice algal blooms. *Prog Oceanogr* 139:151–170
- Li WKW, McLaughlin FA, Lovejoy C, Carmack EC (2009) Smallest algae thrive as the Arctic Ocean freshens. *Science* 326:539
- Lindsay RW, Zhang J (2005) The thinning of arctic sea ice, 1988–2003: Have we passed a tipping point? *J Clim* 18:4879–4894
- Loka Bharati P, De Souza MJBD, Nair S, Chandramohan D (1999) Abundance, viability and culturability of Antarctic bacteria. *Sci Rep*:79–92

- Lovejoy C, Legendre L, Price NM (2002) Prolonged diatom blooms and microbial food web dynamics: experimental results from an Arctic polynya. *Aquat Microb Ecol* 29:267–278
- Lovejoy C, Vincent WF, Bonilla S, Roy S, Martineau M-J, Terrado R, Potvin M, Massana R, Pedrós-Alió C (2007) Distribution, phylogeny, and growth of cold-adapted Picoprasinophytes in Arctic seas. *J Phycol* 43:78–89
- Lowry KE, van Dijken GL, Arrigo KR (2014) Evidence of under-ice phytoplankton blooms in the Chukchi Sea from 1998 to 2012. *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 105:105–117
- Luria CM, Amaral-Zettler LA, Ducklow HW, Repeta DJ, Rhyne AL, Rich JJ (2017) Seasonal shifts in bacterial community responses to phytoplankton-derived dissolved organic matter in the western Antarctic Peninsula. *Front Microbiol* 8:2117
- Luria CM, Amaral-Zettler LA, Ducklow HW, Rich JJ (2016) Seasonal Succession of Free-Living Bacterial Communities in Coastal Waters of the Western Antarctic Peninsula. *Front Microbiol* 7:1731
- Luria CM, Ducklow HW, Amaral-Zettler LA (2014) Marine bacterial, archaeal and eukaryotic diversity and community structure on the continental shelf of the western Antarctic Peninsula. *Aquat Microb Ecol* 73:107-121

-M-

- Marañón E, Cermeño P, Pérez V (2005) Continuity in the photosynthetic production of dissolved organic carbon from eutrophic to oligotrophic waters. *Mar Ecol Prog Ser* 299:7–17
- Markus T, Stroeve JC, Miller J (2009) Recent changes in Arctic sea ice melt onset, freezeup, and melt season length. *J Geophys Res Oceans* 114:C12024
- Maslanik J, Stroeve J, Fowler C, Emery W (2011) Distribution and trends in Arctic sea ice age through spring 2011. *Geophys Res Lett* 38:L13502
- Matrai PA, Olson E, Suttles S, Hill V, Codispoti LA, Light B, Steele M (2013) Synthesis of primary production in the Arctic Ocean: I. Surface waters, 1954–2007. *Prog Oceanogr* 110:93–106
- McMinn A, Hegseth EN (2004) Quantum yield and photosynthetic parameters of marine microalgae from the southern Arctic Ocean, Svalbard. *J Mar Biol Assoc U K* 84:865–871
- Meon B, Amon RMW (2004) Heterotrophic bacterial activity and fluxes of dissolved free amino acids and glucose in the Arctic rivers Ob, Yenisei and the adjacent Kara Sea. *Aquat Microb Ecol* 37:121–135
- Meon B, Kirchman DL (2001) Dynamics and molecular composition of dissolved organic material during experimental phytoplankton blooms. *Mar Chem* 75:185–199

- Merbt SN, Stahl DA, Casamayor EO, Martí E, Nicol GW, Prosser JI (2012) Differential photoinhibition of bacterial and archaeal ammonia oxidation. *FEMS Microbiol Lett* 327:41–46
- Mikkelsen DM, Rysgaard S, Glud RN (2008) Microalgal composition and primary production in Arctic sea ice: a seasonal study from Kobbefjord (Kangerluarsunnguaq), West Greenland. *Mar Ecol Prog Ser* 368:65–74
- Morales SE, Holben WE (2009) Empirical testing of 16S rRNA gene PCR primer pairs reveals variance in target specificity and efficacy not suggested by *in silico* analysis. *Appl Env Microbiol* 75:2677–2683
- Moran XAG, Sebastian M, Pedrís-Alií C, Estrada M (2006) Response of Southern Ocean phytoplankton and bacterioplankton production to short-term experimental warming. *Limnol Oceanogr* 51:1791–1800
- Mundy CJ, Gosselin M, Ehn J, Gratton Y, Rossnagel A, Barber DG, Martin J, Tremblay J-É, Palmer M, Arrigo KR, Darnis G, Fortier L, Else B, Papakyriakou T (2009) Contribution of under-ice primary production to an ice-edge upwelling phytoplankton bloom in the Canadian Beaufort Sea. *Geophys Res Lett* 36:L17601
- Mundy CJ, Gosselin M, Gratton Y, Brown K, Galindo V, Campbell K, Levasseur M, Barber D, Papakyriakou T, Bélanger S (2014) Role of environmental factors on phytoplankton bloom initiation under landfast sea ice in Resolute Passage, Canada. *Mar Ecol Prog Ser* 497:39–49
- Myklestad SM (1995) Release of extracellular products by phytoplankton with special emphasis on polysaccharides. *Sci Total Environ* 165:155–164
- Myklestad SM (2000) Dissolved organic carbon from phytoplankton. In: Wangersky PJ (ed) *Marine Chemistry*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, p 111–148

-N-

- Nagata T (2000) Production mechanisms of dissolved organic matter. In: *Microbial ecology of the oceans*. Wiley Series in Ecological and Applied Microbiology, New York, p 121–152
- Nguyen D, Maranger R (2011) Respiration and bacterial carbon dynamics in Arctic sea ice. *Polar Biol* 34:1843–1855
- Nguyen D, Maranger R, Tremblay J-É, Gosselin M (2012) Respiration and bacterial carbon dynamics in the Amundsen Gulf, western Canadian Arctic. *J Geophys Res Oceans* 117:C00G16
- Nicol GW, Schleper C (2006) Ammonia-oxidising Crenarchaeota: important players in the nitrogen cycle? *Trends Microbiol* 14:207–212
- Nielsen TG, Richardson K (1989) Food chain structure of the North Sea plankton communities: seasonal variations of the role of the microbial loop. *Mar Ecol Prog Ser* 56:75–87

Niemi A, Meisterhans G, Michel C (2014) Response of under-ice prokaryotes to experimental sea-ice DOM enrichment. *Aquat Microb Ecol* 73:17–28

Nöthig E-M, Bracher A, Engel A, Metfies K, Niehoff B, Peeken I, Bauerfeind E, Cherkasheva A, Gäbler-Schwarz S, Hardge K, Kiliyas E, Kraft A, Kidane YM, Lalande C, Piontek J, Thomisch K, Wurst M (2015) Summertime plankton ecology in Fram Strait—a compilation of long- and short-term observations. *Polar Res* 34:23349

-O-

Ortega-Retuerta E, Jeffrey WH, Babin M, Bélanger S, Benner R, Marie D, Matsuoka A, Raimbault P, Joux F (2012) Carbon fluxes in the Canadian Arctic: patterns and drivers of bacterial abundance, production and respiration on the Beaufort Sea margin. *Biogeosciences* 9:3679–3692

Overland J, Hanna E, Hanssen-Bauer I, Kim S-J, Walsh JE, Wang M, Bhatt US, Thoman RL (2017) Surface air temperature. *Bull Am Meteorol Soc* 98:S130-S131

Overland JE, Wang M (2013) When will the summer Arctic be nearly sea ice free? *Geophys Res Lett* 40:2097–2101

Overmann J, Lepleux C (2016) Marine Bacteria and Archaea: Diversity, adaptations, and culturability. In: *The Marine Microbiome*. Springer, Cham, p 21–55

-P-

Pabi S, van Dijken GL, Arrigo K (2008) Primary production in the Arctic Ocean, 1998–2006. *J Geophys Res Oceans* 113:C08005

Palmer MA, Saenz BT, Arrigo KR (2014) Impacts of sea ice retreat, thinning, and melt-pond proliferation on the summer phytoplankton bloom in the Chukchi Sea, Arctic Ocean. *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 105:85–104

Parada AE, Needham DM, Fuhrman JA (2016) Every base matters: assessing small subunit rRNA primers for marine microbiomes with mock communities, time series and global field samples. *Environ Microbiol* 18:1403–1414

Paulsen ML, Nielsen SEB, Müller O, Møller EF, Stedmon CA, Juul-Pedersen T, Markager S, Sejr MK, Delgado Huertas A, Larsen A, Middelboe M (2017) Carbon bioavailability in a high Arctic fjord influenced by glacial meltwater, NE Greenland. *Front Mar Sci* 4:176

Peng G, Meier WN (2017) Temporal and regional variability of Arctic sea-ice coverage from satellite data. *Ann Glaciol*:1–10

Perovich DK (2011) The changing Arctic sea ice cover. *Oceanography* 24:162–173

Perovich DK, Light B, Eicken H, Jones KF, Runciman K, Nghiem SV (2007) Increasing solar heating of the Arctic Ocean and adjacent seas, 1979–2005: Attribution and role in the ice-albedo feedback. *Geophys Res Lett* 34

- Peterson BJ, Holmes RM, McClelland JW, Vörösmarty CJ, Lammers RB, Shiklomanov AI, Shiklomanov IA, Rahmstorf S (2002) Increasing river discharge to the Arctic Ocean. *Science* 298:2171–2173
- Pinhassi J, Sala MM, Havskum H, Peters F, Guadayol O, Malits A, Marrasé C (2004) Changes in bacterioplankton composition under different phytoplankton regimens. *Appl Environ Microbiol* 70:6753–6766
- Piontek J, Sperling M, Nöthig E-M, Engel A (2014) Regulation of bacterioplankton activity in Fram Strait (Arctic Ocean) during early summer: The role of organic matter supply and temperature. *J Mar Syst* 132:83–94
- Piquet AM-T, Bolhuis H, Meredith MP, Buma AGJ (2011) Shifts in coastal Antarctic marine microbial communities during and after melt water-related surface stratification. *FEMS Microbiol Ecol* 76:413–427
- Pomeroy LR, Deibel D (1986) Temperature regulation of bacterial activity during the spring bloom in Newfoundland coastal waters. *Science* 233:359–361
- Popova EE, Yool A, Coward AC, Aksenov YK, Alderson SG, de Cuevas BA, Anderson TR (2010) Control of primary production in the Arctic by nutrients and light: insights from a high resolution ocean general circulation model. *Biogeosciences* 7:3569–3591
- Poulin M, Daugbjerg N, Gradinger R, Ilyash L, Ratkova T, von Quillfeldt C (2011) The pan-Arctic biodiversity of marine pelagic and sea-ice unicellular eukaryotes: a first-attempt assessment. *Mar Biodivers* 41:13–28

-Q-

- von Quillfeldt C (2000) Common diatom species in Arctic spring blooms: Their distribution and abundance. *Bot Mar* 43:499–516

-R-

- Rapp JZ, Fernández-Méndez M, Bienhold C, Boetius A (2018) Effects of ice-algal aggregate export on the connectivity of bacterial communities in the central Arctic Ocean. *Front Microbiol* 9:1035
- Regaudie-de-Gioux A, Duarte CM (2010) Plankton metabolism in the Greenland Sea during the polar summer of 2007. *Polar Biol* 33:1651–1660
- Retelletti Brogi S, Ha S-Y, Kim K, Derrien M, Lee YK, Hur J (2018) Optical and molecular characterization of dissolved organic matter (DOM) in the Arctic ice core and the underlying seawater (Cambridge Bay, Canada): Implication for increased autochthonous DOM during ice melting. *Sci Total Environ* 627:802–811
- Rich J, Gosselin M, Sherr E, Sherr B, Kirchman DL (1997) High bacterial production, uptake and concentrations of dissolved organic matter in the Central Arctic Ocean. *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 44:1645–1663

- Richert I, Dinasquet J, Logares R, Riemann L, Yager PL, Wendeborg A, Bertilsson S (2015) The influence of light and water mass on bacterial population dynamics in the Amundsen Sea Polynya. *Elem Sci Anth* 3:44
- Riedel A, Michel C, Gosselin M (2006) Seasonal study of sea-ice exopolymeric substances on the Mackenzie shelf: implications for transport of sea-ice bacteria and algae. *Aquat Microb Ecol* 45:195–206
- Riedel A, Michel C, Gosselin M, LeBlanc B (2007) Enrichment of nutrients, exopolymeric substances and microorganisms in newly formed sea ice on the Mackenzie shelf. *Mar Ecol Prog Ser* 342:55–67
- Riemann L, Steward GF, Azam F (2000) Dynamics of bacterial community composition and activity during a mesocosm diatom bloom. *Appl Environ Microbiol* 66:578–587
- Rognes T, Flouri T, Nichols B, Quince C, Mahé F (2016) VSEARCH: a versatile open source tool for metagenomics. *PeerJ* 4:e2584
- Rösel A, Kaleschke L (2012) Exceptional melt pond occurrence in the years 2007 and 2011 on the Arctic sea ice revealed from MODIS satellite data. *J Geophys Res Oceans* 117:C05018
- Rothrock DA, Zhang J (2005) Arctic Ocean sea ice volume: What explains its recent depletion? *J Geophys Res Oceans* 110:C01002
- Rudels B (2011) Volume and freshwater transports through the Canadian Arctic Archipelago – Baffin Bay system. *J Geophys Res*:10–1029

-S-

- Sakshaug E (2004) Primary and secondary production in the Arctic Seas. In: Stein R, MacDonald RW (eds) *The Organic Carbon Cycle in the Arctic Ocean*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, p 57–81
- Sanger F, Nicklen S, Coulson AR (1977) DNA sequencing with chain-terminating inhibitors. *Proc Natl Acad Sci* 74:5463–5467
- Sapp M, Wichels A, Wiltshire KH, Gerds G (2007) Bacterial community dynamics during the winter–spring transition in the North Sea. *FEMS Microbiol Ecol* 59:622–637
- Sarmiento H, Romera-Castillo C, Lindh M, Pinhassi J, Montserrat Sala M, Gasol J, Marrasé C, Taylor G (2013) Phytoplankton species-specific release of dissolved free amino acids and their selective consumption by bacteria. *Limnol Oceanogr* 58:1123–1135
- Schlitzer R (2018) Ocean Data View, <https://odv.awi.de>
- Schloss PD, Westcott SL, Ryabin T, Hall JR, Hartmann M, Hollister EB, Lesniewski RA, Oakley BB, Parks DH, Robinson CJ, Sahl JW, Stres B, Thallinger GG, Van Horn DJ, Weber CF (2009) Introducing mothur: open-source, platform-independent, community-supported software for describing and comparing microbial communities. *Appl Environ Microbiol* 75:7537–7541

- Screen JA, Simmonds I (2010) The central role of diminishing sea ice in recent Arctic temperature amplification. *Nature* 464:1334–1337
- Shen Y, Benner R, Kaiser K, Fichot CG, Whitley TE (2018) Pan-Arctic distribution of bioavailable dissolved organic matter and linkages with productivity in ocean margins. *Geophys Res Lett* 45
- Sherr BF, Sherr EB (2003) Community respiration/production and bacterial activity in the upper water column of the central Arctic Ocean. *Deep Sea Res Part Oceanogr Res Pap* 50:529–542
- Simon M, Azam F (1989) Protein content and protein synthesis rates of planktonic marine bacteria. *Mar Ecol Prog Ser* 51:201–213
- Smith DC, Azam F (1992) A simple, economical method for measuring bacterial protein synthesis rates in seawater using ³H-leucine. *Marine Microbial Food Webs* 6:107–114
- Stecher A, Neuhaus S, Lange B, Frickenhaus S, Beszteri B, Kroth PG, Valentin K (2016) rRNA and rDNA based assessment of sea ice protist biodiversity from the central Arctic Ocean. *Eur J Phycol* 51:31–46
- Steward G, Smith D, Azam F (1996) Abundance production of bacteria and viruses in the Bering and Chukchi Seas. *Mar Ecol-Prog Ser* 131:287–300

-T-

- Tada Y, Nakaya R, Goto S, Yamashita Y, Suzuki K (2017) Distinct bacterial community and diversity shifts after phytoplankton-derived dissolved organic matter addition in a coastal environment. *J Exp Mar Biol Ecol* 495:119–128
- Tadonl  k   RD (2007) Strong coupling between natural Planctomycetes and changes in the quality of dissolved organic matter in freshwater samples. *FEMS Microbiol Ecol* 59:543–555
- Teeling H, Fuchs BM, Becher D, Klockow C, Gardebrecht A, Bennke CM, Kassabgy M, Huang S, Mann AJ, Waldmann J, Weber M, Klindworth A, Otto A, Lange J, Bernhardt J, Reinsch C, Hecker M, Peplies J, Bockelmann FD, Callies U, Gerdt G, Wichels A, Wiltshire KH, Gl  ckner FO, Schweder T, Amann R (2012) Substrate-controlled succession of marine bacterioplankton populations induced by a phytoplankton bloom. *Science* 336:608–611
- Thingstad TF, Bellerby RGJ, Bratbak G, B  rsheim KY, Egge JK, Heldal M, Larsen A, Neill C, Nejtgaard J, Norland S, Sandaa R-A, Skjoldal EF, Tanaka T, Thyraug R, T  pper B (2008) Counterintuitive carbon-to-nutrient coupling in an Arctic pelagic ecosystem. *Nature* 455:387–390
- Thomas DN (2016) *Sea Ice*. John Wiley & Sons
- Thomas DN, Dieckmann GS (2002) Antarctic Sea Ice: a Habitat for Extremophiles. *Science* 295:641–644

- Thornton D (2014) Dissolved organic matter (DOM) release by phytoplankton in the contemporary and future ocean. *Eur J Phycol* 49:20–46
- Tingley MP, Huybers P (2013) Recent temperature extremes at high northern latitudes unprecedented in the past 600 years. *Nature* 496:201–205
- Torstensson A, Dinasquet J, Chierici M, Fransson A, Riemann L, Wulff A (2015) Physicochemical control of bacterial and protist community composition and diversity in Antarctic sea ice. *Environ Microbiol* 17:3869–3881
- Traving SJ, Rowe O, Jakobsen NM, Sørensen H, Dinasquet J, Stedmon CA, Andersson A, Riemann L (2017) The effect of increased loads of dissolved organic matter on estuarine microbial community composition and function. *Front Microbiol* 8:351
- Tremblay J-E (2012) Impact of the large-scale Arctic circulation and the North Water Polynya on nutrient inventories in Baffin Bay. *J Geophys Res Oceans* 107:26-1-26-14
- Tremblay G, Belzile C, Gosselin M, Poulin M, Roy S, Tremblay J-E (2009) Late summer phytoplankton distribution along a 3500 km transect in Canadian Arctic waters: Strong numerical dominance by picoeukaryotes. *Aquat Microb Ecol* 54:55–70
- Troupin C, Barth A, Sirjacobs D, Ouberdous M, Brankart J-M, Brasseur P, Rixen M, Alvera-Azcárate A, Belounis M, Capet A, Lenartz F, Toussaint M-E, Beckers J-M (2012) Generation of analysis and consistent error fields using the Data Interpolating Variational Analysis (DIVA). *Ocean Model* 52–53:90–101

-U-

- Uhlig C, Kirkpatrick JB, D'Hondt S, Loose B (2017) Methane oxidizing seawater microbial communities from an Arctic shelf. *Biogeosciences Discuss* 2017:1–37
- Underwood GJC, Aslam SN, Michel C, Niemi A, Norman L, Meiners KM, Laybourn-Parry J, Paterson H, Thomas DN (2013) Broad-scale predictability of carbohydrates and exopolymers in Antarctic and Arctic sea ice. *Proc Natl Acad Sci* 110:15734–15739
- Underwood GJC, Fietz S, Papadimitriou S, Thomas DN, Dieckmann GS (2010) Distribution and composition of dissolved extracellular polymeric substances (EPS) in Antarctic sea ice. *Mar Ecol Prog Ser* 404:1–19
- Urbani R, Magaletti E, Sist P, Cicero AM (2005) Extracellular carbohydrates released by the marine diatoms *Cylindrotheca closterium*, *Thalassiosira pseudonana* and *Skeletonema costatum*: Effect of P-depletion and growth status. *Sci Total Environ* 353:300–306

-V-

- Vancoppenolle M, Meiners K, Michel C, Bopp L, Brabant F, Carnat G, Delille B, Lannuzel D, Madec G, Moreau S, Tison J-L, van der Merwe P (2013) Role of sea ice in global biogeochemical cycles: Emerging views and challenges. *Quat Sci Rev* 79:207–230

Vaquer-Sunyer R, Duarte CM, Santiago R, Wassmann P, Reigstad M (2010) Experimental evaluation of planktonic respiration response to warming in the European Arctic Sector. *Polar Biol* 33:1661–1671

-W-

Wang Q, Garrity GM, Tiedje JM, Cole JR (2007) Naive Bayesian classifier for rapid assignment of rRNA sequences into the new bacterial taxonomy. *Appl Environ Microbiol* 73:5261–5267

Warton DI, Wright ST, Wang Y (2012) Distance-based multivariate analyses confound location and dispersion effects. *Methods Ecol Evol* 3:89–101

Wassmann P (2006) Structure and function of contemporary food webs on Arctic shelves: An introduction. *Prog Oceanogr* 71:123–128

Wassmann P, Reigstad M (2011) Future Arctic Ocean seasonal ice zones and implications for pelagic-benthic coupling. *Oceanography* 24:220–231

Weissenberger J, Dieckmann G, Gradinger R, Spindler M (1992) Sea ice: A cast technique to examine and analyze brine pockets and channel structure. *Limnol Oceanogr* 37:179–183

Westcott SL, Schloss PD (2017) OptiClust, an improved method for assigning amplicon-based sequence data to operational taxonomic units. *mSphere* 2:e00073-17

Wetz MS, Wheeler PA (2007) Release of dissolved organic matter by coastal diatoms. *Limnol Oceanogr* 52:798–807

Williams TJ, Long E, Evans F, DeMaere MZ, Lauro FM, Raftery MJ, Ducklow H, Grzyski JJ, Murray AE, Cavicchioli R (2012) A metaproteomic assessment of winter and summer bacterioplankton from Antarctic Peninsula coastal surface waters. *ISME J* 6:1883–1900

Williams TJ, Wilkins D, Long E, Evans F, DeMaere MZ, Raftery MJ, Cavicchioli R (2013) The role of planktonic Flavobacteria in processing algal organic matter in coastal East Antarctica revealed using metagenomics and metaproteomics. *Environ Microbiol* 15:1302–1317

Wilson B, Müller O, Nordmann E-L, Seuthe L, Bratbak G, Øvreås L (2017) Changes in marine prokaryote composition with season and depth over an Arctic polar year. *Front Mar Sci* 4:95

-Y-

Yergeau E, Michel C, Tremblay J, Niemi A, King TL, Wyglinski J, Lee K, Greer CW (2017) Metagenomic survey of the taxonomic and functional microbial communities of seawater and sea ice from the Canadian Arctic. *Sci Rep* 7:42242

-Z-

Zeng Y-X, Zhang F, He J-F, Lee SH, Qiao Z-Y, Yu Y, Li H-R (2013) Bacterioplankton community structure in the Arctic waters as revealed by pyrosequencing of 16S rRNA genes. *Antonie Van Leeuwenhoek* 103:1309–1319

Zobell C (1941) Studies on marine bacteria. I. The cultural requirements of heterotrophic aerobes. *J Mar Res* 4:41–75

Annexes



Crédits : Laëtizia Dadaglio

Bacterioplankton responses to dissolved organic matter produced by different phytoplankton species in the Arctic Ocean



Laëticia DADAGLIO¹, Julie DINASQUET^{1,2}, Ingrid OBERNOSTERER¹, Fabien JOUX¹

Contact : dadaglio.l@gmail.com

¹ Microbial Oceanography Laboratory, University Paris 06, CNRS, Oceanographic Observatory of Banyuls, France
² Marine Biological Research Division, Scripps Institution of Oceanography, University of California San Diego, USA



INTRODUCTION

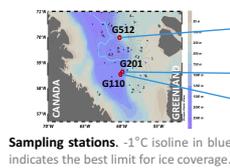
The Arctic Ocean is subject to unprecedented modifications triggered by climate change. The sea ice extent decreases by approximately 2.6 % per decade. This decrease can lead to earlier and more intense phytoplankton blooms leading to higher concentration of dissolved organic matter (DOM) derived from primary production. The Green Edge project aims to understand the Arctic phytoplanktonic bloom dynamics from its beginning under the ice to its end in the open water zone and to determine the fate of the organic matter produced by the phytoplankton. To understand the relationship between Arctic phytoplankton and bacteria, we investigated the response of Arctic bacterial communities to the addition of phytoplankton derived DOM through biodegradation experiments conducted during a cruise in the Baffin Bay in June-July 2016.



MATERIAL & METHODS

- Culture of 3 different arctic phytoplanktonic species (2 diatoms & 1 picoeucaryote)
- Recovering the DOM produced by these species
- Biodegradation experiments for 3 different water zones

Phytoplanktonic species used for the DOM production. (a) *Chaetoceros neogracilis*, (b) *Fragilariopsis cylindrus* and (c) *Micromonas pusilla*



July 1st 2016
 June 14th 2016
 June 12th 2016

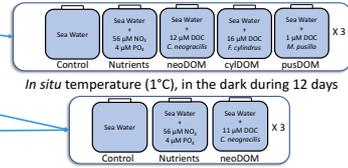
Sampling stations. -1°C isoline in blue indicates the best limit for ice coverage.



Open Water Zone (OWZ)

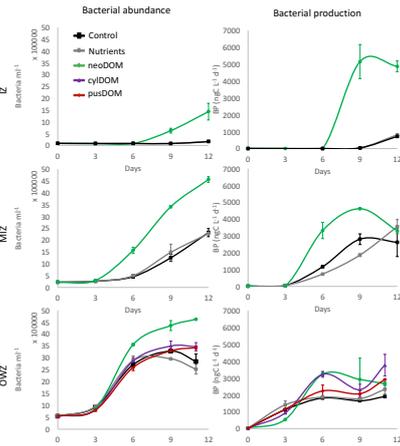
Marginal Ice Zone (MIZ)

Ice Zone (IZ)



RESULTS & DISCUSSION

Bacterial Activity



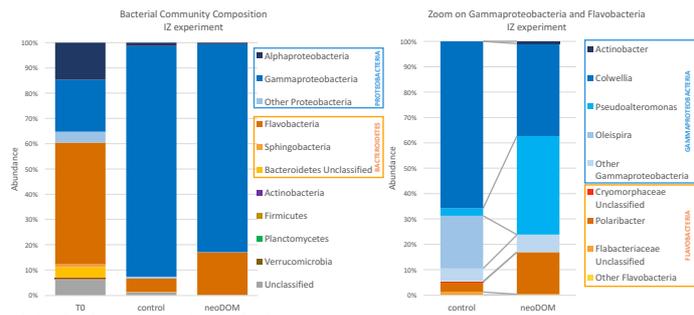
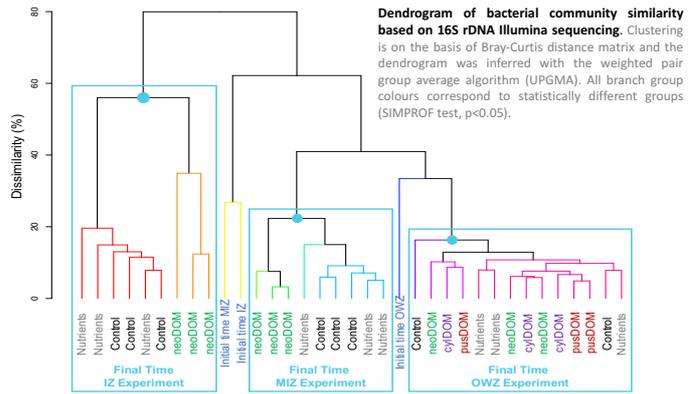
Changes in bacterial abundance and production during the biodegradation experiments.

Dissolved organic carbon (DOC) and Bacterial growth efficiency (BGE). BGE calculated from DOC consumption and bacterial production integrated over 12 days.

Experiment	Treatment	Added DOC (µM)	Consumed DOC (µM)	BGE (0-12d) (%)
IZ	Control		10 ± 2	1 ± 0.2
	Nutrients		2 ± 6	ND
	neoDOM	11	53 ± 3***	4 ± 0.5**
MIZ	Control		20 ± 1	7 ± 0.9
	Nutrients		15 ± 2	7 ± 0.4
	neoDOM	11	26 ± 1**	9 ± 1.2
OWZ	Control		13 ± 2	10 ± 0.3
	Nutrients		6 ± 5	ND
	neoDOM	12	19 ± 6*	10 ± 3.8
	cyfDOM	16	20 ± 2*	6.9 ± 0.7
	pusDOM	1	5 ± 3	13 ± 4.3

* : statistically different from control (t-test, p-value < 0.05)
 ** : statistically different from control (t-test, p-value < 0.01)
 *** : statistically different from control (t-test, p-value < 0.001)

Bacterial Diversity



Relative abundance of bacterial groups for the IZ experiment.

Major OTUs responsible of > 70 % of the dissimilarity between controls and neoDOM (SIMPER test) :

- IZ experiment :
 - + OTU009 : *Pseudoalteromonas sp.*
 - + OTU003 : *Colwellia sp.*
 - OTU004 : *Colwellia sp.*
 - OTU013 : *Oleispira sp.*
- MIZ experiment :
 - + OTU001 : *Polaribacter sp.*
 - OTU002 : *Sulfitobacter sp.*
 - OTU003 : *Colwellia sp.*
 - OTU005 : *Tenacibaculum sp.*
 - + OTU017 : *Moritella sp.*

CONCLUSION

- Inorganic nutrient addition did not stimulate the bacterial community and did not change the bacterial diversity and composition, suggesting that heterotrophic bacteria in Baffin Bay were mainly limited by organic carbon.
- The bacterial response to DOM addition from *C. neogracilis* showed a gradient according the stations : IZ > MIZ > OWZ for DOC consumption and community diversity changes, whereas BGE lowered from OWZ to IZ.
- DOM additions from *C. neogracilis* in IZ facilitated the degradation of in situ DOM suggesting a priming effect.
- Even if the bacterial community was quite similar at the initial time point for IZ and MIZ, the diversity changes observed after DOM addition were different between each station. The main OTUs responsive to DOM addition belonged to Gammaproteobacteria and Flavobacteria.

Annexe 2 : Poster présenté lors de la conférence ISME17 en août 2018
(ISME student poster award)

How do phytoplankton spring blooms reshape the bacterial community composition in the Arctic Ocean ?

Laëtitia Dadaglio, Lucas Tisserand, Ingrid Obernosterer, Fabien Joux

Microbial Oceanography Laboratory, Sorbonne Université, CNRS, Observatory of Banyuls, France
Contact : dadaglio@obs-banyuls.fr

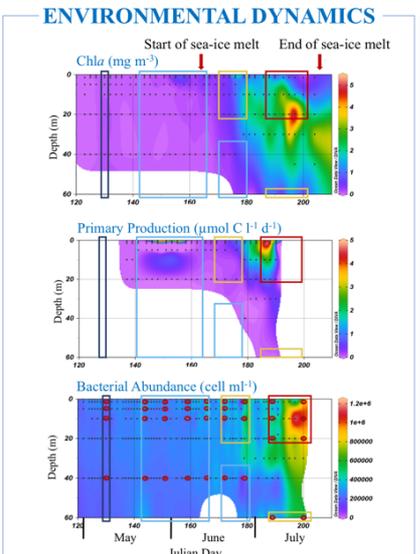
CONTEXT

Climate change has triggered fundamental modifications of marine biotopes in the **Arctic Ocean**. The **decrease in the extent of the ice pack** during summer has led to a **20% increase in pan-Arctic primary production** over the last decade. Little is known about the **dynamics of bacterial communities** during phytoplankton spring blooms, especially within sea-ice and in the ice-edge area. The main objective of the present study was to investigate the temporal response of heterotrophic bacteria in terms of **activity, diversity and community composition** to sea-ice and water spring blooms in the Arctic ocean.

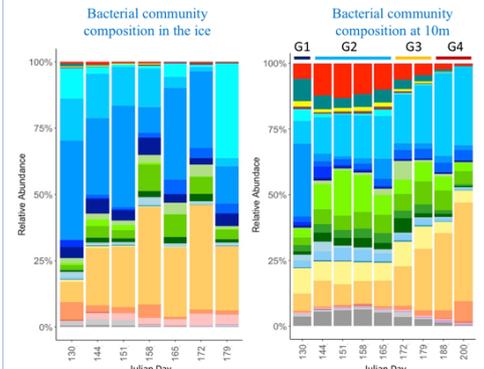
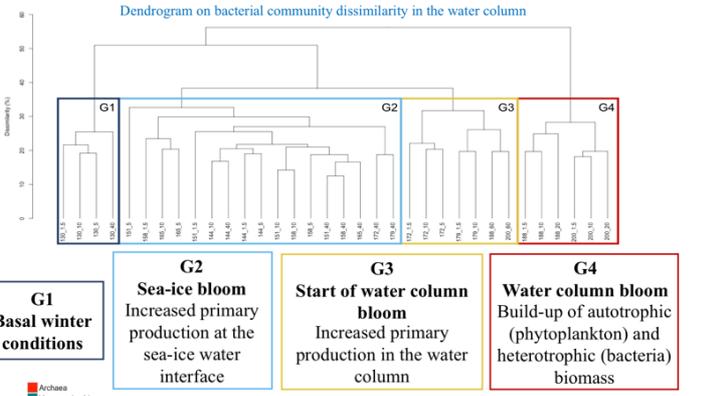
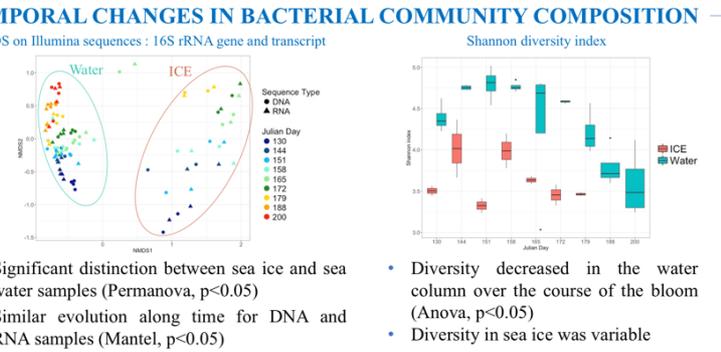
STUDY SITE

Sea-Ice Camp of the Green Edge Project
April 20th → July 27th 2016 (Julian day 111 → 209)

- Sea-Ice sample from cores (Bottom layer)
- Water sample : 1.5m, 10m, 20m, 40m, 60m



- A sea-ice bloom occurred in May-June. The bloom in open waters moves from the surface down the water column (June-July).
- The abundance of heterotrophic bacteria (*Bacteria* and *Archaea*) increased by 5-fold during the water column bloom.



CONCLUSION

- Pronounced temporal changes in bacterial community composition in the water column in response to sea-ice and water column phytoplankton blooms.
- Intensification of the microbial community shift with increasing Chla concentration.
- Pronounced response of one OTU *Polaribacter* (Flavobacteriaceae) to open water bloom.
- Microbial acclimation to organic matter from sea-ice bloom allows rapid bacterial response to open water bloom.

Acknowledgments : We thanks Joséphine Ras, Patrick Raimbault and Margaux Tragin / Dominique Marie for providing us Chla, primary production and bacterial abundance data, respectively, and Catherine Ribeiro for her help for the DNA/RNA extraction.

www.greenedgeproject.info

Annexe 3 : Participation à deux projets scientifiques

Projet international Green Edge (2015 – 2018) : Comprendre la dynamique du bloom phytoplanctonique printanier et déterminer son rôle dans l'océan Arctique de demain.

- Etude de la communauté bactérienne
- Participation à la campagne réalisée à bord de l'Amundsen pendant 6 semaines en juin-juillet 2016.

Projet national EXPERT (2016 – 2017) : Influence de la matière organique dissoute excrétée par du picophytoplancton sous différentes conditions sur la composition et le métabolisme de la communauté microbienne marine.

- Mis en place de cultures sous différentes conditions environnementales

Annexe 4 : Présentations scientifiques

Congrès :

- **ISME17 – 17th International Symposium on Microbial Ecology 2018, Leipzig, Germany:** How do phytoplankton spring blooms reshape the bacterial community composition in the Arctic Ocean ? (poster, Annexe 2). L. Dadaglio, L. Tisserand, I. Obernosterer, F. Joux.
- **SAME15 – 15th Symposium on Aquatic Microbial Ecology 2017, Zagreb, Croatia:** Bacterioplankton responses to dissolved organic matter produced by different phytoplankton species in the Arctic Ocean (poster, Annexe 1). L. Dadaglio, J. Dinasquet, I. Obernosterer, F. Joux.

Workshops:

- **International Green Edge Annual Meeting 2018, Paris:** Bacterial Activity and Bacterial Diversity in Baffin Bay (Arctic Ocean). Présentation orale en anglais.
- **InterLab Meeting 2017, Banyuls-sur-mer:** Bacterioplankton response to dissolved organic matter produced by different phytoplankton species in the Arctic Ocean. Présentation orale en anglais.
- **International Green Edge Annual Meeting 2016, Nice:** Bacterial Activity and DOM biodegradation. Présentation orale en anglais.

Annexe 5 : Activités scientifiques supplémentaires

Co-encadrement de stagiaire :

- **Lucas Tisserand, Master 1 en 2017 (3 mois) et Master 2 en 2018 (6 mois) :** A travaillé sur l'isolation de souches bactériennes, production de matière organique dissoute par différentes espèces de microalgues, biodégradation de matière organique dissoute de microalgues par des souches bactériennes, dynamique de la communauté bactérienne lors du bloom phytoplanctonique printanier arctique.
- **Tomas Vallejos, 2 mois en 2017 :** A travaillé sur la production de matière organique dissoute par le picophytoeucaryote *Ostreococcus tauri*.

Médiation scientifique au Biodiversarium de Banyuls aquarium et jardin méditerranéen :

- **Animations scientifiques pour enfants et adolescents :** Présentation de diverses espèces côtière marine, jeu sur les fourmis, chasse aux trésors pour retrouver des plantes particulières, visites de l'aquarium et du jardin méditerranéen.
- **Participation à la mise en place d'un espace de présentation à l'Aquarium :** Explication des différents moyens utilisés en mer pour l'échantillonnage.

Organisation de séminaires au sein de l'observatoire de Banyuls :

- **Séminaires hebdomadaires SEMATIQUE (1 an) :** Participation aux choix des thèmes du mois, contact des directeurs d'unités et des personnes présentant un oral, mise en place du calendrier
- **Journées des doctorants de l'Observatoire Océanologique de Banyuls :** Participation à l'organisation en 2017 et présentations orales en 2016 et 2017.

Suivis de cours de thèse :

- Biogéochimie marine pour le climat et l'écologie (Cours de l'ED129, avril 2016, Banyuls-sur-mer)
- Cours d'anglais (entreprise indépendante, janvier-février 2017, Banyuls-sur-mer)
- Ecole de printemps de métabarcoding (Formation CNRS, mai 2017, Lautaret)
- Cours de modélisation statistique (Cours de l'ED129, février-juin 2018, à distance)

Résumé

L'écosystème arctique est certainement l'endroit du globe où les modifications liées au changement climatique sont les plus visibles. Le réchauffement climatique conduit notamment à une diminution drastique de l'étendue et de l'épaisseur de la banquise entraînant un allongement et une intensification du bloom phytoplanctonique. L'augmentation de la production primaire associée au bloom phytoplanctonique pourrait modifier profondément le fonctionnement de l'écosystème arctique et notamment les communautés bactériennes impliquées dans la dégradation de la matière organique. Les objectifs de cette thèse étaient (1) de décrire la dynamique spatiale et temporelle de l'activité et de la diversité bactérienne lors du retrait de la banquise et du développement du bloom phytoplanctonique par des études de terrains ; et (2) d'identifier les acteurs bactériens responsables de la dégradation de la matière organique excrétée par différentes microalgues arctiques par des études expérimentales.

Les résultats montrent une forte réactivité des communautés bactériennes en réponse au développement du bloom phytoplanctonique lors du retrait de la banquise, avec des maxima simultanés entre la production primaire et bactérienne et entre la chlorophylle *a* et l'abondance bactérienne. Cette réactivité est également soulignée par la forte similitude entre la composition des communautés bactériennes (BCC) totales et actives. Des modifications dans la BCC ont lieu avant le démarrage du bloom phytoplanctonique, puis la BCC change profondément lors du développement du bloom avec une diminution importante de la diversité. L'acclimatation rapide des communautés bactériennes à cette nouvelle source de matière organique d'origine phytoplanctonique pourrait être favorisée par l'apport préalable de matière organique produite par les microalgues de glace et par le tapis algal sous la banquise. Le retrait de la banquise et le développement du bloom conduisent à une communauté bactérienne dominée par les Oceanospirillales (Gamma-proteobacteria) et les Flavobacteriaceae (Bacteroidetes). Nos résultats obtenus à la fois sur le terrain et lors des expériences de biodégradation soulignent l'importance du genre *Polaribacter* (Flavobacteria) dans la dégradation de la matière organique produite lors de bloom phytoplanctonique arctique dominé par les diatomées. Nos résultats suggèrent également qu'une modification dans la composition du bloom phytoplanctonique (en faveur des picoeucaryotes) liée au réchauffement climatique pourrait avoir des conséquences sur l'activité et la BCC.

Mots clefs : Océan Arctique ; Bloom phytoplanctonique ; Matière organique dissoute ; Composition des communautés bactériennes ; Dynamiques spatiales et temporelles ; Biodégradation ; Activité bactérienne ; Souches bactériennes.

Abstract

The Arctic ecosystem is certainly the region on Earth where modifications induced by climate change are most visible. Global warming leads to a drastic decrease in the coverage and thickness of the ice pack leading to longer and more intense phytoplankton blooms. The increase in primary production associated to the phytoplankton bloom could induce pronounced changes in the functioning of the Arctic ecosystem, in particular the bacterial communities implicated in the degradation of organic matter. The objectives of the present thesis were to (1) describe the temporal and spatial dynamics of the activity and the diversity of the bacterial communities during the ice retreat and the spring phytoplankton bloom development by field observations, and (2) identify the bacterial players responsible for the degradation of organic matter excreted by different Arctic microalgae, using experimental approaches.

The results show a rapid response of the bacterial communities to the phytoplankton bloom during the ice retreat, with simultaneous maxima in primary and bacterial production and in chlorophyll a and bacterial abundance. The rapid response is further highlighted by the similarity in the composition of the total and active bacterial communities. Modifications in the bacterial community composition appear prior to the start of the phytoplankton bloom, and they profoundly change during the phytoplankton bloom development, accompanied by a decrease in the bacterial diversity. The rapid acclimation of the bacterial community to the fresh phytoplankton organic matter could be due to preceding organic matter production by ice microalgae or by algal mats attached to the ice. Ice retreat and phytoplankton bloom development lead to a bacterial community dominated by Oceanospirillales (Gamma-proteobacteria) and Flavobacteriaceae (Bacteroidetes). Field and experimental results highlight *Polaribacter* (Flavobacteriaceae) as a key player in the degradation of organic matter produced during diatom dominated phytoplankton blooms in the Arctic Ocean. Our results also suggest a modification in the phytoplankton community composition (towards picoeukaryotes) linked to global warming could have consequences on the activity and composition of the associated bacterial community.

Keywords: Arctic Ocean; Phytoplankton bloom; Dissolved organic matter; Bacterial community composition; Spatial and temporal dynamics; Biodegradation; Bacterial activity; Bacterial strains.