

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À TROIS-RIVIÈRES

LES RÔLES RELATIFS DE LA PRÉDATION ET DES RESSOURCES SUR
LA DISTRIBUTION VERTICALE DU ZOOPLANKTON À TRAVERS UN
GRADIENT DE PRÉDATION DES POISSONS DANS LES LACS BORÉAUX

MÉMOIRE PRÉSENTÉ
COMME EXIGENCE PARTIELLE DE LA
MAÎTRISE EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

PAR
SABRINA GIGNAC BRASSARD

AOÛT 2020

Université du Québec à Trois-Rivières

Service de la bibliothèque

Avertissement

L'auteur de ce mémoire ou de cette thèse a autorisé l'Université du Québec à Trois-Rivières à diffuser, à des fins non lucratives, une copie de son mémoire ou de sa thèse.

Cette diffusion n'entraîne pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits de propriété intellectuelle, incluant le droit d'auteur, sur ce mémoire ou cette thèse. Notamment, la reproduction ou la publication de la totalité ou d'une partie importante de ce mémoire ou de cette thèse requiert son autorisation.

*« Si la vie est un processus biologique,
l'existence devient alors son empreinte »*

Djamel Fadel

REMERCIEMENTS

Pour commencer, je tiens à remercier mon directeur Andrea Bertolo et ma codirectrice Milla Rautio de m'avoir permis de travailler sur ce projet ma foi très intéressant. Je tiens à les remercier de leur patience, leurs disponibilités et leurs judicieux conseils qui m'a permis de vivre cette agréable expérience et très enrichissante. J'aimerais aussi remercier les membres de mon comité d'orientation, Gilbert Cabana et Marc Amyot pour leurs recommandations apportées au projet.

J'aimerais aussi remercier particulièrement les membres de mon laboratoire; Patricia Bolduc, Arthur De Grandpre, Matteo Giacomazzo, Théo Allart, Antoine Filion, Angela Paquet-Walsh, Riwan Leroux, Fan Qin. Nos discussions et vos conseils m'ont permis d'avoir d'autres points de vue, d'alimenter ma réflexion sur mon projet ainsi que l'acquisition de nouvelle connaissance. J'aimerais aussi remercier Alexandre Terrigeol, Catherine Simard Dunn et Joëlle Guitard, en plus des membres du laboratoire, pour leur précieuse aide sur le terrain sans qui le projet n'aurait pas pu être réalisé. Merci à Pierre Magnan d'avoir partagé ses données. Merci à Dany Bouchard pour son aide avec les analyses au laboratoire. Et je remercie Denis Masse, du parc National de la Mauricie, pour son aide avec la logistique sur le terrain et la divulgation de données du parc.

Sans support financier des nombreux collaborateurs, le projet n'aurait jamais pu voir le jour : le Fonds de recherche du Québec – Nature et technologies (FRQNT), le Groupe de recherche interuniversitaire en limnologie et en environnement aquatique (GRIL) et le Centre de recherche sur les interactions bassins versants – écosystèmes aquatiques (RIVE).

AVANT-PROPOS

Ce mémoire a été réalisé dans le cadre du programme de maîtrise en sciences de l'environnement sous la direction d'Andrea Bertolo, professeur à l'Université du Québec à Trois-Rivières, et la codirection de Milla Rautio, professeur à l'Université du Québec à Chicoutimi. Ce mémoire de maîtrise contient la synthèse de mes travaux de recherches débutés en mars 2016. Le principal objectif de mon projet était d'étudier la migration verticale nycthémerale du zooplancton dans les lacs Boréaux et de mieux comprendre les caractéristiques de sélection de profondeur par l'approche comparative.

Ce mémoire comporte trois chapitres. Le premier est le résumé substantiel de ma revue de littérature, corrigée et améliorée effectuée dans le cadre de mon Séminaire I, et le résumé des méthodes et résultats. Le second, consiste en l'article découlant de mes recherches, rédigé en anglais, qui s'intitule : « The relative roles of predation and resources on zooplankton vertical distribution across a gradient of fish predation in boreal lakes », dont je suis la première auteure. Cet article a été rédigé en anglais avec la contribution de Milla Rautio et Andrea Bertolo. Celui-ci sera soumis à la revue scientifique *Limnology and Oceanography*. Le troisième chapitre présente un résumé de mes principaux résultats du projet ainsi que des conclusions n'ayant pas été apportées dans le chapitre II, ainsi que la conclusion générale du projet.

RÉSUMÉ

Des facteurs physiques tels que le rayonnement solaire et l'action du vent imposent de forts gradients verticaux dans la colonne d'eau des lacs, avec des conséquences importantes sur la distribution des organismes aquatiques. La migration verticale journalière (angl. : diel vertical migration - DVM) du zooplancton dans les lacs et les océans, qui est considérée comme le phénomène migratoire le plus massif sur terre, est un exemple clair d'un phénomène lié à l'hétérogénéité verticale de la colonne d'eau. Bien qu'il s'agisse d'un phénomène multifactoriel, il nous manque encore une vision intégrée des facteurs potentiels de la distribution verticale du zooplancton. En fait, la plupart des facteurs qui en sont potentiellement à l'origine ont été étudiés séparément (p. ex., risque de prédation vs. lumière) alors que certains autres (p. ex. qualité des aliments) ont été largement négligés. Ici, nous avons étudié la distribution verticale du zooplancton à midi et à minuit le long de gradients indépendants de prédation, de ressources et de pénétration verticale de la lumière, en échantillonnant 17 lacs boréaux du Québec. Nous avons utilisé une approche d'inférence multi-modèles combinée à une modélisation linéaire pour examiner les effets relatifs des facteurs physiques (atténuation de la lumière visible, température), la quantité (chlorophylle-a) et la qualité de ressources (acides gras polyinsaturés), ainsi que la prédation (poisson et *Chaoborus*), sur quatre différents taxons; *Daphnia*, *Holopedium gibberum*, Calanoida et Cyclopoida, et selon la sélection de profondeur à midi et à minuit dans la colonne d'eau. Nos résultats montrent que seulement un taxon (*H. gibberum*) a montré un patron clair de migration, et que différents facteurs contrôlent la distribution verticale des taxons analysés. Nos résultats confirment que la prédation et les ressources (nourriture et gradient thermique) ont un rôle clé dans la détermination des patrons de distribution verticale du zooplancton, mais que chaque taxon a une réponse différente à ces mêmes facteurs. Les prédateurs vertébrés contrôlent la distribution verticale des Calanoida, alors que les prédateurs invertébrés montrent une relation avec la distribution des Cyclopoida. La quantité de nourriture semble être particulièrement importante pour *H. gibberum* et les Calanoida, alors que le gradient thermique contrôle en partie la distribution de *Daphnia* et les Calanoida. Finalement, nos résultats sont un des premiers exemples de contrôle de la distribution verticale d'un organisme (Cyclopoida) pour la qualité de la nourriture. Dans leur ensemble, ces résultats confirment le contrôle multifactoriel et taxons-spécifique de la distribution verticale du zooplancton dans les lacs boréaux.

Mots-clés : migration verticale journalière, hétérogénéité verticale, chlorophylle-a, acides gras polyinsaturés, interactions dépendantes de la taille, température, ressources, prédation

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	iii
AVANT-PROPOS.....	iv
RÉSUMÉ.....	v
LISTE DES FIGURES	viii
LISTE DES ABRÉVIATIONS	ix
CHAPITRE I	
RÉSUMÉ SUBSTANTIEL.....	1
1.1 Introduction.....	1
1.1.1 Migration	1
1.1.2 Prédation sur le zooplancton : effets des poissons et des larves de Chaoboridés	1
1.1.3 Effet de la lumière sur le plancton	4
1.1.4 Différences physiques entre les lacs	5
1.1.5 Effet de l'hétérogénéité dans la distribution verticale des ressources	9
1.1.6 Types de ressources consommées par le zooplancton	10
1.1.7 Distribution verticale et biologie du zooplancton	12
1.2 Problématique	13
1.2.1 Les objectifs.....	13
1.3 Méthodes.....	14
1.4 Résultats principaux.....	18
1.4.1 <i>Daphnia</i>	19
1.4.2 <i>Holopedium</i>	19
1.4.3 Calanoida	19
1.4.4 Cyclopoida.....	20
CHAPITRE II	
THE RELATIVE ROLES OF PREDATION AND RESOURCES ON ZOOPLANKTON VERTICAL DISTRIBUTION ACROSS A GRADIENT OF FISH PREDATION IN BOREAL LAKES	21
Abstract	22

Introduction	23
Materials and methods	27
Study sites	27
Water sampling	28
Nutrient, chlorophyll a and Fatty Acid Analysis	29
Zooplankton Sampling and Analysis	31
Vertical distribution of phytoplankton and zooplankton	32
Statistical Analysis	32
Results	35
Vertical distribution of resources and invertebrate predators	35
Zooplankton communities and determinants of their vertical distribution	36
Daphnia	36
Holopedium	37
Calanoida	38
Cyclopoida	39
Discussion	40
<i>Daphnia</i>	41
<i>Holopedium</i>	42
Calanoida	44
Cyclopoida	45
Acknowledgements	46
Tables	47
Figures	50
Supplementary material	56
CHAPITRE III	
CONCLUSION GÉNÉRALE	72
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	77

LISTE DES FIGURES

Figure		Page
1.1	Profils verticaux des UV-A (380 nm) et de la PAR (400-700 nm) dans trois lacs avec différent niveau de transparence	7
1.2	Diagramme conceptuel illustrant les hypothèses de régulation de la transparence appliquée au DVM directe (monte à la surface la nuit) dans les lacs.....	9
1.3	Représentation de notre aire d'étude et nos dix-sept lacs	15
1.4	Exemples d'images des quatre principaux taxons acquis par le scanneur de type Zooscan	18

LISTE DES ABRÉVIATIONS

AG	Acides gras
CACO	Catostomus commersonii
COD	Carbone organique dissous
DCM	Deep chlorophyll maximum
DOC	Dissolved organic carbon
DVM	Diel vertical migration
FA	Fatty acids
FC	Fish community
K _d	Diffuse attenuation coefficient
PAR	Photosynthetically active radiation
PUFA	Polyunsaturated fatty acids
RUV	Radiation ultraviolette
SAFAS	Saturated fatty acids
SAFO	Salvelinus fontinalis
SEAT	Semotilus atromaculatus
TN	Total nitrogen
TP	Total phosphorus
Z _{th}	Profondeur de la thermocline

CHAPITRE I

RÉSUMÉ SUBSTANTIEL

1.1 Introduction

1.1.1 Migration

La migration verticale journalière (angl. : diel vertical migration – DVM) du zooplancton est un phénomène étudié dans les lacs et les océans depuis au moins un siècle et est considérée comme le phénomène migratoire le plus massif qui existe sur terre (Bollens *et al.*, 2011). La grande occurrence de la DVM au niveau planétaire a été reconnue par la communauté océanographique très tôt dans l’histoire de la science aquatique (Murray *et al.*, 1912). L’augmentation des captures d’organismes zooplanctoniques dans les couches plus superficielles la nuit relativement au jour est devenue évidente dans les suivis océanographiques du vingtième siècle, devenant ainsi la première preuve documentée de la DVM (Murray *et al.*, 1912). De nos jours, on considère que les causes ultimes les plus probables des DVM sont la prédation visuelle par les poissons (Zaret et Suffern, 1976) et, en partie moindre, les dommages causés par la radiation ultraviolette (RUV) (Leech et Williamson, 2001) qui obligent le zooplancton à chercher refuge en profondeur le jour et à remonter à la surface la nuit pour se nourrir là où la nourriture est plus abondante (Hays, 2003). Parmi les facteurs proximaux déclenchant ce comportement, on peut considérer les changements dans l’intensité lumineuse (Ringelberg, 2009) et la présence de substances chimiques (kairomones) relâchées par les poissons (Loose *et al.*, 1993).

1.1.2 Prédation sur le zooplancton : effets des poissons et des larves de Chaoboridés

La répartition verticale du zooplancton dans les océans et les lacs présente souvent des changements importants au cours du cycle journalier, passant la nuit principalement

dans les couches supérieures et migrant en profondeur au lever du soleil pour passer la journée dans les couches plus profondes, qui sont à la fois plus sombres et plus froides (Lampert, 1989). Plusieurs scientifiques ont étudié ce phénomène de DVM et ont clairement établi que l'évitement des prédateurs, principalement les poissons planctivores, était la raison ultime de cette migration (Gliwicz, 1986). Plus spécifiquement, cela est causé par les changements d'intensité de la lumière au coucher et lever du soleil (Ringelberg, 1991) et par la présence de substances chimiques (kairomones) relâchées par les poissons (Loose *et al.*, 1993) qui sont détectées par le zooplancton (Lass et Spaak, 2003). En fait, le zooplancton est capable de percevoir les changements d'intensité lumineuse (Ringelberg, 2009), ce qui enclenche une réaction lui indiquant qu'il doit sélectionner une couche plus en profondeur pour éviter d'être vu et consommé à la surface du lac par les poissons, et cette réaction est amplifiée lorsque les concentrations de kairomones provenant de poissons augmentent (Loose and Dawidowicz, 1994). De plus, il a été observé par Cole *et al.* (2002) que l'intensité de prédation par les poissons, et pas seulement leur présence, a une influence sur la distribution verticale de ce plancton. Cependant, il convient de noter que la plupart des études sur la DVM ont été menées dans des lacs dont l'épilimnion était utilisé par des poissons zooplanctivores d'eau chaude et nous n'avons relativement moins de connaissances sur les systèmes où les poissons planctivores sont contraints pendant tout l'été dans le métalimnion, comme les lacs boréaux du Bouclier canadien colonisés par les salmonidés (Bertolo *et al.* 2011; Goyer *et al.* 2014). Dans ce genre de lacs, il a été démontré que les patrons de prédation des salmonidés sur le zooplancton sont reliés à la structure de la communauté de poissons (Magnan, 1988), avec les conséquences inconnues pour le DVM du zooplancton. Magnan (1988) a par exemple démontré que l'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*, salmonidés, ci-après SAFO) passe de l'habitat littoral à pélagique lorsqu'il est en présence de compétiteurs tels que le meunier noir (*Catostomus commersonii*, catostomidés, ci-après CACO). Ceci semble conduire à une plus grande utilisation des ressources pélagique par SAFO lui-même (Bourke *et al.*, 1999), provoquant ainsi une plus grande intensité de prédation sur le zooplancton (Magnan 1988; Lacasse et Magnan, 1992). Par ailleurs, les poissons peuvent aussi effectuer des migrations nycthémerales, tant dans l'axe vertical (Bertolo *et al.*, 2011) qu'horizontal

(Gauthier et Boisclair, 1997). Leur distribution est en fait très hétérogène dans un lac et dépend des échelles temporelle et spatiale (Harden-Jones, 1968). Par exemple, certains cyprins peuvent migrer du littoral vers la zone pélagique à la tombée de la nuit et y retourner au lever du soleil (Gauthier et Boisclair, 1997), ce qui peut s'expliquer par la disponibilité des proies qui migrent eux aussi à la surface de la zone pélagique la nuit (Lampert, 1989), ou par un risque de prédation accru en zone pélagique pendant le jour (Dupuch *et al.*, 2009; 2014). Bien que les poissons puissent migrer verticalement, ceux-ci ne peuvent pas tolérer des concentrations d'oxygène inférieures à 1-2 mg L⁻¹ (Stanley et Wilson, 2004) et les zones hypoxiques sont donc généralement évitées par les poissons. Par contre, plusieurs espèces de zooplancton peuvent tolérer des concentrations inférieures à 1 mg L⁻¹ (Weider et Lampert, 1985), ce qui leur permet d'utiliser la zone hypoxique comme refuge contre les poissons prédateurs (Larsson et Lampert, 2011). Des prédateurs invertébrés comme les larves des diptères nématocères de la famille des Chaoboridae (*Chaoborus* spp.) peuvent cependant tolérer les zones anoxiques (Williamson et Magnien, 1982) et ainsi imposer une nouvelle contrainte au zooplancton migrateur. En revanche, lorsque le zooplancton atteint une certaine taille, il devient donc protégé de la prédation par ces *Chaoborus*, dû à la limitation de leurs appendices de capture (Pastorok, 1981) et que ce sont plutôt les zooplanktons de petite et moyenne taille qui sont préférés par ceux-ci. Les larves de différentes espèces de *Chaoborus* effectuent une migration verticale nycthémerale et sont plutôt retrouvées en surface la nuit et dans les zones très profondes le jour (Wilkinson *et al.*, 2014), et peuvent même être retrouvées dans les sédiments (Le Jeune *et al.*, 2012). La migration des *Chaoborus* est aussi influencée par la prédation par les poissons sur ceux-ci, comme l'a démontré l'étude de Le Jeune *et al.* (2012). En présence de poissons, les *Chaoborus* migrent en profondeur, alors qu'ils ne démontrent pas de patron spécifique dans le lac sans poisson dans cette étude. Cela démontre donc que les patrons de migrations des différents prédateurs influencent de façon directe et indirecte celui du zooplancton, en causant ainsi une sorte de « cascade de migrations » vers les niveaux trophiques inférieurs, comme suggéré par Bollens *et al.* (2011).

Bien que la prédation constitue un élément important dans l'explication des DVM, elle seule n'explique pas la variabilité des patrons de DVM observés dans la nature, car cette dernière est observée aussi dans des lacs sans poissons (Williamson *et al.*, 2001). D'autres facteurs pourraient en fait influencer les déplacements verticaux du zooplancton tels la température, la distribution verticale du phytoplancton et les rayons ultraviolets.

1.1.3 Effet de la lumière sur le plancton

Comme mentionné plus haut, le phénomène d'évitement de la surface le jour par le zooplancton a été observé même dans les milieux sans prédateurs (Alonso *et al.*, 2004), suggérant ainsi que d'autres facteurs peuvent causer la DVM. Plusieurs recherches ont en fait démontré que les RUV étaient l'une des principales causes de migrations nyctémérales du zooplancton (Morris *et al.*, 1995; Alonso *et al.*, 2004; Rautio et Tartarotti, 2010; Urmy *et al.*, 2016).

Les effets des RUV sur les organismes vivants sont étudiés depuis longtemps, mais leurs effets sur les organismes aquatiques, notamment dans les milieux dulçaquicoles, en moyenne plus colorés que les océans, n'ont fait l'objet d'études que depuis relativement récemment (Bancroft *et al.*, 2007). La pénétration des RUV dans l'atmosphère est grandement limitée par la présence d'ozone atmosphérique qui les absorbe, et dans les milieux aquatiques par la concentration de molécules colorées dans l'eau (Kirk, 1994). Les RUV sont arbitrairement séparés en trois bandes spectrales : UV-C (longueurs d'onde de 100 nm à 280 nm), UV-B (de 280 nm à 320 nm) et UV-A (de 320 nm à 400 nm) (Kirk, 1994). En milieu aquatique, seulement les UV-A et les UV-B constituent un risque pour les organismes vivants, car les UV-C ne pénètrent pratiquement pas à travers l'atmosphère (Häder *et al.*, 2007). Les UV-B sont plus dommageables pour les êtres vivants que les UV-A (Morris *et al.*, 1995), mais pénètrent moins profondément dans l'eau que ces derniers (Leech *et al.*, 2005a), rendant difficile à priori d'établir laquelle parmi ces longueurs d'onde a le plus d'impact sur le zooplancton.

Les courtes longueurs d'onde des RUV sont fortement énergétiques et peuvent être nocives pour les êtres vivants en endommageant l'ADN, les membranes et en affectant une variété de processus biochimiques (Boily *et al.*, 2011; Provencher *et al.*, 2014). La tolérance du zooplancton lacustre aux RUV varie entre les espèces, notamment due à des variations dans la production de photo-protecteurs (Rautio et Korhola, 2002; Alonso *et al.*, 2004) et aux mécanismes de photo-réparation (Grad *et al.*, 2001). Un exemple de substances photo-protectrices pour atténuer les effets des RUV sont la mélanine et les pigments caroténoïdes, absorbés par la diète (Ringelberg, 1981). Bien que ces derniers ne servent pas seulement pour la protection contre les RUV (Schneider *et al.*, 2016), l'accumulation de différents pigments permettrait entre autres au zooplancton d'exploiter les couches de surfaces même en s'exposant aux RUV pendant le jour et ainsi améliorer sa croissance (Cole *et al.*, 2002; Park *et al.*, 2004). En revanche, ce phénomène est une stratégie typiquement utilisée en absence de poissons, car il existe un compromis entre la protection contre les photodommages et l'augmentation de leur vulnérabilité vis-à-vis des prédateurs visuels (Hansson, 2000; Hylander *et al.*, 2012).

1.1.4 Différences physiques entre les lacs

Parmi les caractéristiques physiques des lacs pouvant influencer la DVM et, plus en général, la distribution verticale du zooplancton, celle qui a probablement l'impact le plus grand est la variation dans les propriétés optiques de la colonne d'eau. La transparence et la couleur de l'eau influencent en fait l'amplitude de migration du zooplancton, car elles affectent à la fois le risque de prédation par les poissons chassant à vue et l'exposition aux RUV. Dodson (1990), par exemple, a montré que dans les lacs plus transparents l'amplitude des migrations du zooplancton est plus grande, car le risque de prédation y serait plus important. La lumière visible (correspondant au rayonnement photosynthétiquement actif; angl. : photosynthetically active radiation, PAR), bien que n'étant pas dommageable directement pour le zooplancton, est un facteur très important pour la distribution du zooplancton, en influençant l'activité de ses prédateurs et de ses ressources phytoplanctoniques. La pénétration de la PAR dans la colonne d'eau, en général plus importante que les RUV, est entre autres fonction de la teneur de solides en

suspension, de l'abondance du phytoplancton, et de la concentration du carbone organique dissous (COD; Kirk, 1994) (Figure 1.1). Dans les systèmes moins transparents, la productivité du phytoplancton sera restreinte aux premières strates de la colonne d'eau à cause de la limitation par la PAR (Neale *et al.*, 1998), alors que dans les systèmes plus transparents, le phytoplancton peut croître sur une plus grande échelle de profondeur, tout en évitant une plus grande partie des couches superficielles, touchées par le phénomène de photo-inhibition (Kirk, 1994). Par ailleurs, le profil de température des lacs (Snucins et Gunn, 2000) et la distribution hétérogène des ressources de nourriture (Williamson *et al.*, 1996) diffèrent aussi selon la transparence de l'eau, influençant ainsi l'amplitude de DVM. Dans les lacs moins transparents, la température et la nourriture sont souvent optimales à la surface du système, alors que dans les lacs plus transparents, la variation thermique verticale a tendance à diminuer plus lentement avec la profondeur, et que la qualité et quantité de la nourriture sont plus élevées dans les eaux plus profondes. Contrairement à la PAR, l'atténuation des RUV dans les lacs est moins influencée par le phytoplancton et les solides en suspension. Par contre, le COD, notamment sa partie colorée ou chromophorique (cDOM), joue le principal rôle dans la régulation de l'atténuation des RUV (Scully et Lean, 1994). Donc, plus un lac est coloré, plus la profondeur de pénétration des RUV sera réduite (Kirk, 1994) (Figure 1.1), ce qui a un impact sur la profondeur à laquelle il est nécessaire pour le zooplancton de migrer pour éviter les dommages causés par ces radiations fortement énergétiques (Williamson *et al.*, 2011).

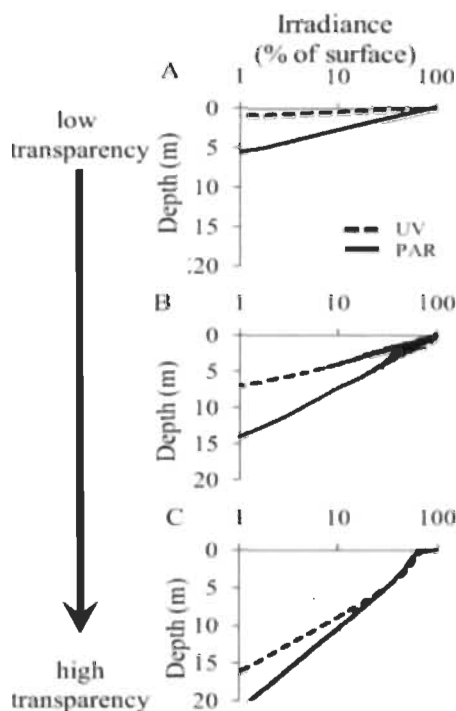


Figure 1.1 Profils verticaux des UV-A (380 nm) et de la PAR (400-700 nm) dans trois lacs avec différent niveau de transparence. (Tirée de Williamson et al., 2011.)

Le modèle conceptuel proposé par Williamson *et al.* (2011), illustre bien la relation entre tous ces facteurs (température, ressources, RUV et prédation) et leurs effets sur la DVM en tenant compte de l'hétérogénéité dans la distribution verticale du risque de prédation, de la distribution de la ressource et du risque d'exposition aux RUV selon différents niveaux de transparence (Figure 1.2). Selon ce modèle, les facteurs structurels (température et concentration de la nourriture) sont importants pour déterminer la profondeur optimale qui procure la meilleure alimentation, taux de croissance, survie et reproduction, et ne démontrent pas de variation sur les périodes de 24 h. Alors que les facteurs dynamiques (radiation des UV et prédation par les poissons) sont ceux qui démontrent une forte et systémique variation sur des périodes de 24 h, et comme mentionné plus tôt, ils sont ceux qui dirigent les changements au niveau des migrations verticales. La position verticale des prédateurs serait également fonction de la température et de la transparence, avec les poissons d'eau chaude qui se tiennent plutôt à la surface et les poissons d'eau froide qui se tiennent plutôt en profondeur (Figure 1.2).

Étant donné que la reproduction ainsi que tous les processus physiologiques du zooplancton dépendent directement de la température (Bottrell *et al.*, 1975; Gélinas et Pinel-Alloul, 2008), on peut comprendre pourquoi ces organismes se retrouvent à la surface la nuit, et pourquoi ils accomplissent des migrations de plus grande ampleur dans les lacs plus transparents. Par exemple, il est connu que les Calanoida migrent à la surface la nuit, car ils sont dépendants de la température (Winder *et al.*, 2003b). Il a également été démontré chez *Daphnia* spp. qu'un régime avec des fluctuations de température a des coûts élevés, par exemple menant à une diminution du taux de croissance somatique (Reichwaldt *et al.* 2005). Chaque fois qu'ils traversent la thermocline, ils doivent ainsi réajuster leur taux métabolique à une température ambiante où celui-ci pourrait être sous-optimal pendant une courte période de temps (Reichwaldt *et al.* 2005). En revanche, cette diminution n'est pas vitale et ils sont capables d'aller chercher des conditions permettant un taux de croissance plus élevé lorsqu'ils migrent à la surface la nuit. Cependant, les faibles températures et concentrations en oxygène en profondeur pourraient restreindre les migrations vers le bas (Wissel et Ramacharan, 2003). La sélection de la profondeur par le zooplancton est en somme un phénomène complexe, régulée par une combinaison de facteurs associée à l'hétérogénéité verticale de la colonne d'eau.

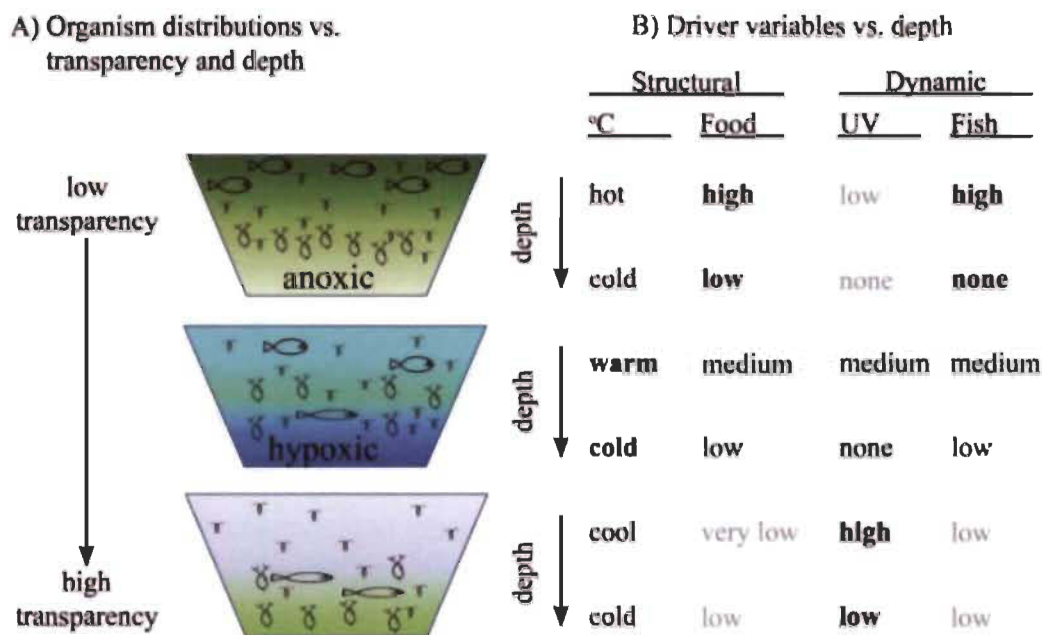


Figure 1.2 Diagramme conceptuel illustrant les hypothèses de régulation de la transparence appliquée au DVM directe (monte à la surface la nuit) dans les lacs.

Trois lacs avec des niveaux de transparence différents et quatre variables influençant l'amplitude de migration selon la profondeur sont illustrés. Les poissons d'eau chaude sont représentés par la forme plutôt arrondie et les poissons d'eau froide par la forme plus allongée. (Tirée de Williamson et al., 2011.)

1.1.5 Effet de l'hétérogénéité dans la distribution verticale des ressources

Dans un lac comme dans l'océan, la distribution des ressources est hétérogène. La zone littorale possède en fait des caractéristiques différentes de la zone pélagique, au niveau de l'importance des apports terrestres, et l'hypolimnion présente plusieurs caractéristiques qui le différencie de l'épilimnion, ne serait qu'en termes d'intensité de la PAR. Comme mentionné plus haut, la distribution verticale du phytoplancton est principalement régulée par la profondeur de pénétration de la PAR (Neale *et al.*, 1998). Par conséquent, le seston, qui comprend la totalité de la matière vivante ou non-vivante incluant le phytoplancton, les ciliés, les nanoflagellés hétérotrophes, les bactéries et le détritus, montre également une distribution verticale très hétérogène (Rothhaupt, 1991). De plus, des intensités trop élevées de lumière peuvent non seulement inhiber la photosynthèse (Kirk, 1994), mais également réduire la qualité nutritionnelle du

phytoplancton (Dickman *et al.*, 2008), ce qui peut expliquer à la faible qualité nutritive des algues retrouvées à la surface des lacs plus transparents (Sterner *et al.*, 1997).

L'apparition d'un pic de chlorophylle (angl. : deep chlorophyll maximum, DCM) dans le métalimnion est un exemple extrême d'hétérogénéité dans la distribution de la ressource (Williamson *et al.*, 2011). Un tel pic peut représenter une proportion importante de la production primaire de l'ensemble de la colonne d'eau (Padisák *et al.*, 2003) et il représente un indicateur pour la disponibilité de la nourriture pour les herbivores. Plusieurs hypothèses sur le développement et la persistance de ce pic dans les lacs ont été émises, mais elles restent à être mieux comprises. La principale hypothèse est que le DCM est dû à la production d'algues in situ dans le métalimnion, où les nutriments proviennent de la minéralisation des particules qui sédimentent en provenance de l'épilimnion et de l'excrétion du zooplancton (Camacho *et al.*, 2000). La forte biomasse du phytoplancton dans le DCM pourrait être une source de nourriture précieuse pour le zooplancton (Williamson *et al.*, 1996), mais la température y est souvent plus froide de 5-15 °C et peut réduire les vitesses d'alimentation et d'assimilation (Yurista, 1999). Il a été démontré par plusieurs scientifiques que la nourriture de meilleure qualité et la température qui permettent le meilleur taux de croissance ne se retrouvent pas aux mêmes profondeurs dans les lacs oligotrophes (Cole *et al.*, 2002; Park *et al.*, 2004; Pommier *et al.*, 2012). En revanche, il n'y a pas de consensus quant au principal facteur déterminant le meilleur choix de couche pour s'alimenter (Kessler et Lampert, 2004; Park *et al.*, 2004). Par contre, il est possible que le zooplancton migre à travers la colonne d'eau pour consommer de différentes sources de nourriture et qu'une diète combinée permette d'avoir un meilleur taux de croissance et de survie au lieu de se nourrir qu'à une seule profondeur (Cole *et al.*, 2002).

1.1.6 Types de ressources consommées par le zooplancton

Au sein du zooplancton on retrouve des organismes carnivores (p. ex. *Asplanchna*, rotifères; *Polyphemus*, cladocères), omnivores (p. ex. plusieurs espèces de copépodes cyclopides) et herbivores (p. ex. la majeure partie des cladocères). De façon générale,

le zooplancton herbivore se nourrit principalement de phytoplancton, mais également de protozoaires, de bactéries et de détritus (d'origine aquatique et/ou terrestre). Au sein du phytoplancton, on retrouve quatre groupes principaux ayant des caractéristiques nutritionnelles différentes : Cyanophytes, Chlorophytes, Diatomées et Cryptophytes. Des études antérieures sur *Daphnia* (cladocères), un genre zooplanctonique herbivore, ont démontré que les Diatomées et les Cryptophytes sont des bonnes sources de nourriture, les Cyanophytes et les Chlorophytes sont de qualité intermédiaire, alors que les bactéries et le détritus d'origine terrestre sont de faible qualité due à l'absence ou à la faible concentration d'acides gras polyinsaturés (angl. : polyunsaturated fatty acids – PUFA) et stérols, éléments essentiels à la croissance (Brett *et al.*, 2009; Taipale *et al.*, 2014). En fait, la qualité de la diète alimentaire affecte l'efficacité d'assimilation du zooplancton ainsi que la croissance somatique et la reproduction (Taipale *et al.*, 2014). Les ressources de bonne qualité, qui contiennent des phytostérols (Martin-Creuzburg et Von Elert, 2009), des acides gras (AG) et des acides aminés (Müller-Navarra, 2008), ont potentiellement des effets disproportionnés sur la chaîne alimentaire (Brett *et al.*, 2009). Dans le milieu aquatique, plusieurs ω -3 et ω -6 de PUFA tel que 20:5 ω 3 (EPA) et 22:6 ω 3 (DHA), sont des composés essentiels qui sont nécessaires pour la croissance et la reproduction des poissons et du zooplancton (Müller-Navarra, 2008) et ils peuvent être obtenus seulement par la diète, car le zooplancton ne peut pas les synthétiser (Taipale *et al.*, 2013). Par contre, les acides gras mono-insaturés (angl. : monosaturated fatty acids - MUFA) et les acides gras saturés (angl. : saturated fatty acids – SAFA), retrouvés dans la matière organique particulaire sont de moins bonne qualité pour le zooplancton (Brett et Müller-Navarra, 1997). De nos jours, l'analyse des AG contenus dans les algues est de plus en plus utilisée pour déterminer la qualité de la nourriture pour les consommateurs et comme biomarqueur pour étudier les voies biochimiques et énergétiques de la chaîne alimentaire (Taipale *et al.*, 2013). Étant possible de déterminer quels types de lipides sont retrouvés dans les différentes sources alimentaires, il est ainsi possible de les identifier en plus d'établir leur qualité nutritionnelle (Taipale *et al.*, 2013). De plus, le zooplancton nécessite des éléments essentiels comme le carbone, l'azote et le phosphore pour leur croissance et leur reproduction (Martin-Creuzburg *et al.*, 2009).

1.1.7 Distribution verticale et biologie du zooplancton

Plusieurs facteurs peuvent influencer leurs patrons de DVM, tels les saisons, la pression de prédation, l'âge, la taille du corps, la pigmentation, le sexe et l'espèce (Wetzel, 2001). Alors que typiquement les migrations se font du bas vers le haut au coucher du soleil, et du haut vers le bas au lever du soleil (migrations dites « directes »), certaines espèces zooplanctoniques performant des migrations « inverses », avec des pics d'abondance dans l'épilimnion dans le jour plutôt que dans la nuit (Bollens *et al.*, 2011; Leech *et al.* 2005b). De plus, seulement les espèces et les individus de grandes dimensions effectuent des migrations (Wetzel, 2001). Étant donné que la vulnérabilité à la prédation par les poissons augmente avec la taille du zooplancton, le zooplancton de plus petite taille a tendance à rester plus haut dans la colonne d'eau relativement aux gros (Wissel et Ramacharan, 2003). Également, les femelles ovigères ont tendance à effectuer de plus grandes migrations, étant donné leur visibilité accrue due à la pigmentation des œufs (Wetzel, 2001). Par ailleurs, la vitesse à laquelle ils sont capables de nager a aussi une influence sur le succès à la fuite de la prédation, où les Calanoida et les Cyclopoida sont connus pour avoir de bonnes capacités de nage (Drenner *et al.*, 1978). En revanche, les grosses *Daphnia* sont connues pour être l'une des plus vulnérables à la prédation par les poissons planctivores (Brooks et Dodson, 1965; Dini *et al.* 1987). Les *Holopedium*, par contre, ont une capsule gélatineuse (Thorp et Covich, 2009) qui réduit leur mortalité envers les poissons (Stenson, 1987) et ils devraient montrer moins de réponses comportementales à ceux-ci.

Les différents régimes alimentaires du zooplancton, ainsi que leur sélectivité, pourraient également avoir un rôle dans la détermination de leur distribution verticale, dépendamment de la distribution de leur ressource. Au sein des herbivores, par exemple, alors que la majeure partie des organismes filtreurs sont non sélectifs (p. ex. les cladocères) (DeMott, 1986; Wetzel, 2001), on peut trouver des consommateurs sélectifs comme les copépodes, capables de consommer seulement les espèces phytoplanctoniques plus riches nutritionnellement (DeMott, 1986; Pommier *et al.*, 2012). Ces deux groupes pourraient donc avoir tendance à ajuster leur position verticale de façon différente, dépendamment de la distribution de leurs ressources. La distribution de proies

(p. ex. rotifères et nauplii) pourrait de la même façon influencer la distribution d'espèces carnivores, tels les copépodes cyclopidés des genres *Macrocyclops*, *Acanthocyclops*, *Cyclops* et *Mesocyclops* (Adrian and Frost 1993; Wetzel, 2001). Connaître le régime alimentaire des taxons à l'étude est donc clé pour interpréter leur relation avec la distribution verticale des autres organismes dans la colonne d'eau.

1.2 Problématique

Bien que de nombreuses études ont été effectuées sur la DVM et la distribution verticale du zooplancton en océanographie (Bianchi et al., 2013) et que différents aspects de ce phénomène aient été abordés en milieu d'eau douce (Loose et Dawidowicz, 1994; Ringelberg, 2009), il en reste encore beaucoup à apprendre dans les milieux lacustres. Une particularité connue des lacs boréaux oligotrophes du Bouclier canadien est que souvent l'abondance en nourriture pour les zooplanctons se trouve sous l'épilimnion (Gélinas et Pinel-Alloul 2008; Pinel-Alloul, Ghadouani et Gélinas 2008), ce qui contraste avec beaucoup d'études faites sur le DVM du zooplancton où l'épilimnion est la source principale pour l'alimentation (Ringelberg, 1999). Puisque les mouvements des zooplanctons jouent un rôle important au sein des lacs et qu'ils sont à la base de la chaîne alimentaire, il est essentiel de comprendre leur migration et leurs choix de profondeur. De plus, à notre connaissance, peu d'études ont effectué ce type de recherche sur plusieurs lacs et espèces de zooplancton en même temps, autre que dans les lacs fortement transparents (Tiberti et Iacobuzio, 2013; Fisher *et al.* 2014).

1.2.1 Les objectifs

L'objectif général de ce projet de maîtrise était d'étudier la sélection de profondeur durant le jour et la nuit pour 4 taxons (*Daphnia*, *Holopedium*, Calanoida et Cyclopoida) et d'expliquer les facteurs influençant leur sélection au sein de 17 lacs boréaux du Bouclier canadien. Plus spécifiquement, nous cherchons à comprendre ce qui influence les taxons de zooplancton à se distribuer à différentes profondeurs (et éventuellement à effectuer des migrations nycthémerales) selon l'intensité de prédation par les poissons,

l'abondance de prédateur invertébré (*Chaoborus*), la taille du zooplancton, les profondeurs de la thermocline et de phytoplancton, et la profondeur de pénétration de la lumière (PAR et RUV). Par contre, à cause de la rareté de lacs fortement transparents aux RUV dans la région à l'étude, ce dernier facteur n'a pas pu être intégré proprement à la présente étude.

Nous nous attendions à ce que les taxons plus vulnérables à la prédation par les poissons tels *Daphnia* soient les principaux influencés par ceux-ci et chercheraient à migrer davantage en profondeur le jour. De plus, nous nous attendions à ce que, au sein d'un même taxon, les individus de plus grande taille soient retrouvés plus en profondeur dus au fait qu'ils sont plus affectés par la prédation par les poissons. Nous supposons aussi que la nuit l'abondance en surface du zooplancton sera inversement corrélée à l'abondance des *Chaoborus* dus au fort risque de mortalité. Nous faisons aussi la prédiction que la distribution verticale des taxons non sélectifs pour les ressources (*Daphnia* et *Holopedium*) soit corrélée avec la quantité de phytoplancton alors que la distribution verticale des taxons sélectifs (Calanoida et Cyclopoida) soit corrélée avec la qualité nutritionnelle du seston. Nous faisons aussi la prédiction que les propriétés optiques des lacs auront une influence sur la sélection de profondeur du zooplancton, qui devrait se retrouver plus en profondeur le jour dans les lacs plus transparent. Et pour terminer, nous pensions que la température allait être un facteur important dans la migration à la surface la nuit, car ce facteur est reconnu pour augmenter la croissance des organismes zooplanctoniques, qui est directement liée à leur valeur sélective (Lampert, 1989).

1.3 Méthodes

L'échantillonnage a été effectué dans 17 lacs boréaux oligo-mésotrophes du Bouclier canadien, dans trois secteurs du Québec : les Laurentides, le parc National du Canada de la Mauricie et la réserve Mastigouche (Figure 1.3). Une présélection des lacs a été faite pour obtenir un gradient de prédation de poissons ainsi qu'un gradient de carbone organique dissous (COD) et de pénétration de la lumière, tout en minimisant les variations dans les concentrations d'azote total (TN) et de phosphore total (TP; Table 1, Chapitre II).

Cela nous a permis d'obtenir une sélection représentative des typologies des lacs oligo-mésotrophes de la partie méridionale du Bouclier canadien et devrait permettre d'extrapoler nos résultats de façon générale sur d'autres lacs de la région.

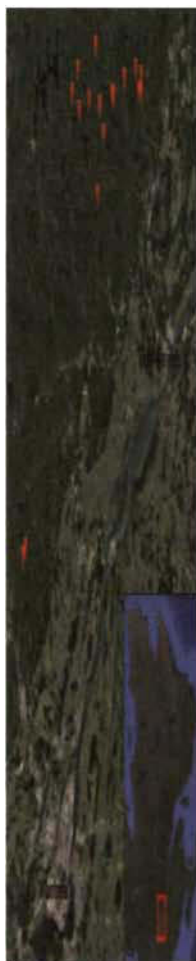


Figure 1.3 Représentation de notre aire d'étude et nos dix-sept lacs.

Les échantillons ont été récoltés autour de midi (entre 11:00 et 14:30) et de minuit (entre 23:00 et 2:00) entre juin et août, au point le plus profond de chaque lac. Les mêmes cinq profondeurs (de la surface jusqu'à 7 m) ont été échantillonnées dans tous les lacs afin de représenter les trois couches principales (épilimnion, métalimnion et hypolimnion). À chacune de ces profondeurs, des échantillons de chlorophylle *a* (chl-*a*), d'acides gras (PUFA), de *Chaoborus* et de zooplancton ont été récoltés. De plus, des profils de température, d'irradiance (UV-A et UV-B) et du spectre de la lumière du visible (PAR) ont été effectués.

Les échantillons de zooplanctons ont été analysés et numérisés à l'aide d'un scanner de type ZooScan (Hydroptic, Villefranche-sur-mer, France) puis traités par l'analyseur d'images ZooProcess (Version 7.25). À l'aide du logiciel EcoTaxa (version 2.0; Picheral *et al.* 2017; <https://ecotaxa.obs-vlfr.fr/>), les organismes zooplanctoniques ont été identifiés de manière automatisée pour réduire le temps d'identification et les images ont ensuite été vérifiées manuellement. Par la suite, chaque taxon a été séparé par classe de taille; soit les petits (S; < 0,6 mm), les moyens (M; 0,6 à 1,2 mm) et les grands (L; > 1,2 mm). Finalement, seulement les taxons avec une assez grande abondance ont été conservés pour la suite des analyses : *Daphnia*, *Holopedium*, Calanoida et Cyclopoida (Figure 1.4). Bien que la résolution taxonomique soit relativement réduite, cette approche a permis d'analyser un très grand nombre ($n = 170$) d'échantillons, chose qui n'aurait été compatible avec les temps prévus pour un projet de Maîtrise si les échantillons avaient été analysés manuellement au microscope.

Les distributions verticales ont été calculées pour les données de chlorophylle *a*, de PUFA, de *Chaoborus* et de zooplancton, pour midi et minuit, comme proposé par Lagergren *et al.* (2008) :

$$WMD = \frac{\sum(n_i \times d_i \times t_i)}{\sum(n_i \times t_i)}$$

où d_i est la profondeur de l'échantillon, n_i est le nombre d'organismes ou leur concentration à d_i , et t_i est le nombre de mètres entre les échantillons représentés par les échantillons à i^{th} .

Pour terminer, nous avons utilisé des régressions linéaires multiples combinées à une approche d'inférence multi-modèles pour les analyses statistiques (Burnham and Anderson 2002a, 2002b). Cette approche permet de prendre en compte le fait que le contrôle des phénomènes naturels complexes est de nature multifactorielle et permet également d'augmenter la précision dans l'estimation des coefficients de régression en prenant en compte plusieurs modèles plausibles (Burnham and Anderson 2002a, 2002b).

Pour chaque taxon, nous avons modélisé leur profondeur moyenne de population (WMD) en fonction des variables indépendantes suivantes : le temps (jour ou nuit), les classes de taille des zooplanctons (S, M, L), la communauté de poissons (FC_{0-III}), l'abondance des *Chaoborus* (Chao), Kd_{PAR} (gradient optique), la profondeur de la thermocline (Z_{th}) et le WMD des ressources pour la chlorophylle *a* (WMD_{chl_a}) et les acides gras de bonne qualité (WMD_{PUFA}). Les interactions suivantes avec le temps ont aussi été intégrées aux modèles : FC, WMD_{Chla}, WMD_{PUFA} et Z_{th}. Ainsi que les interactions suivantes avec la taille du zooplancton : FC, WMD_{Chla} et WMD_{PUFA}. Toutes les combinaisons possibles de ces variables ont été testées, en imposant une limite de taille à chaque modèle, afin de tenir en compte le nombre relativement restreint de lignes dans les tableaux de données. Les variables biotiques et abiotiques disponibles (y compris les interactions mentionnées ci-dessus) ont été utilisées pour construire tous les modèles possibles avec une taille de modèle maximale correspondant à un rapport de 1:10 entre le nombre de variables et le nombre d'observations. Étant donné que les classes de taille disponibles différaient entre les taxons de zooplancton, le nombre maximal de variables dans un modèle donné était limité à 6, 3, 10 et 6 pour, respectivement, *Daphnia* (2 classes de taille; 68 observations), *Holopedium* (1 classe de taille; 37 obs.), Calanoida (3 classes de taille; 102 obs.) et Cyclopoida (2 classes de taille; 68 obs.). Par la suite, nous avons calculé le coefficient de Akaike corrigé pour des petits échantillons (AICc) pour chaque modèle afin de les ordonner sur la base de leur parcimonie, où le meilleur modèle étant celui ayant la valeur plus petite de AICc. À partir des valeurs d'AICc il a été possible de calculer les $\Delta AICc$ (c.-à-d. la différence entre la valeur de l'AICc d'un modèle donné et celle du meilleur modèle) et ensuite, estimer un poids relatif pour chaque modèle, ou poids d'Akaike (w_i), qui peut être considéré comme estimation de la plausibilité relative de chaque modèle. Les poids d'Akaike ont été utilisés par la suite pour estimer un « intervalle de confiance 95 % » de modèles (c.-à-d. l'ensemble des meilleurs modèles dont le poids d'Akaike cumulatif atteint la valeur de 0.95) à partir desquels on a pu calculer les coefficients pondérés pour chaque variable (Burnham and Anderson 2002a, 2002b). Les calculs ont été effectués en utilisant la librairie MuMin dans le langage de programmation R Barton (2012). Les variables ont été centrées-réduites avant les analyses afin de réduire les

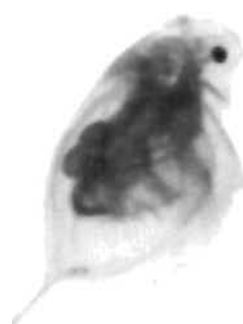
problèmes de colinéarité et permettre une comparaison aisée entre les coefficients pour les différentes variables explicatives.

Holopedium



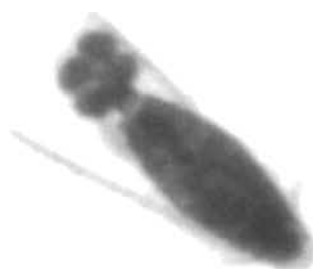
1 mm

Daphnia



1 mm

Calanoida



1 mm

Cyclopoida



1 mm

Figure 1.4 Exemples d'images des quatre principaux taxons acquis par le scanneur de type Zooscan.

1.4 Résultats principaux

Nos résultats confirment que la prédation et les sources de ressources ont un rôle important dans la distribution verticale du zooplancton, mais les réponses diffèrent clairement selon le taxon et la taille du zooplancton (Table 3 – Chapitre II).

De manière générale, les zooplanctons sont retrouvés plus fréquemment à mi-profondeur plutôt qu'à la surface. Cela s'explique probablement par la présence du pic de DCM dans le métalimnion présent dans les lacs de l'étude. De plus, *Holopedium* est le seul à démontrer un patron de migration clair où on y observe une migration inverse.

1.4.1 *Daphnia*

Étonnamment, *Daphnia* n'ont pas montré de patron de migration clair ni d'effet de la prédation des poissons. Ce taxon a montré une association positive avec la ressource thermique. Selon le meilleur modèle retenu, *Daphnia* ajuste sa profondeur selon la position de la thermocline, démontrant que le facteur environnemental le plus important est la température (Table 3 et Fig. 3 – Chapitre II). De plus, les *Daphnia* de grandes tailles se retrouvent plus en surface par rapport aux individus de taille moyenne, ce qui va à l'encontre de ce qu'on observe généralement (Table 3 et Fig. 2 – Chapitre II).

1.4.2 *Holopedium*

Comme prédit, *Holopedium* sélectionne sa profondeur en fonction du pic d'abondance de la chlorophylle-*a* ($WMD_{chl a}$), aussi bien le jour que la nuit. Par contre, l'association avec la ressource semble être particulièrement fort le jour (Table 3 et Fig. 4 – Chapitre II). Ce taxon est aussi le seul à avoir montré un patron clair de migration journalière inverse, avec une descente des individus la nuit vers des couches un peu plus profondes (env. 1.8 m) que le jour.

1.4.3 Calanoida

L'intensité de prédation par les poissons semble être le facteur le plus important pour ce taxon, qui en moyenne se retrouve plus en profondeur lorsque la prédation est plus forte (Table 3 et Fig. 2 – Chapitre II). Par ailleurs, la taille s'est avérée être un facteur important pour les Calanoida, où les plus gros sont retrouvés plus en profondeur (Table 3 et Fig. 2 – Chapitre II). De plus, l'abondance des prédateurs invertébrés (*Chaoborus*)

semble forcer ce taxon à migrer en profondeur lorsque celui-ci devient plus abondant (Table 3 – Chapitre II). Au sein de ce taxon, la classe de grande taille est aussi dépendante de l'abondance de nourriture (WMD_{chl-a}), car le jour on le retrouve près du pic d'abondance du phytoplancton (Table 3 et Fig. 4 – Chapitre II). Ce taxon est aussi affecté par la température, démontrant une relation plus forte la nuit que le jour (Table 3 – Chapitre II).

1.4.4 Cyclopoida

Pour ce taxon, c'est l'abondance du *Chaoborus* qui a le plus grand rôle dans la sélection de profondeur, et nous retrouvons ce taxon plus en surface lorsque l'abondance de ce prédateur augmente (Table 3 – Chapitre II). La taille s'est aussi avérée importante, et nous retrouvons les plus gros individus plutôt en profondeur, en accord avec l'hypothèse d'un plus grand risque de prédation par les poissons sur les organismes de grande taille (Table 3 et Fig. 2 – Chapitre II). De plus, le jour les Cyclopoida se retrouvent comme prédit aux mêmes profondeurs que les pics de nourriture de bonne qualité (WMD_{PUFA} ; Table 3 et Fig. 5 – Chapitre II), alors que leur distribution verticale n'est pas bien expliquée par la distribution de la ressource en soi ($Chl-a$).

CHAPITRE II

THE RELATIVE ROLES OF PREDATION AND RESOURCES ON ZOOPLANKTON VERTICAL DISTRIBUTION ACROSS A GRADIENT OF FISH PREDATION IN BOREAL LAKES

Article soumis à la revue scientifique *Limnology and Oceanography*.

Sabrina Gignac Brassard^{†, §}, Milla Rautio^{‡, §} and Andrea Bertolo^{†, § *}

[†] Centre de recherche sur les interactions bassins-versants – écosystèmes aquatiques (RIVE), Université du Québec à Trois-Rivières, Québec, Canada

[‡] Département des sciences fondamentales, Université du Québec à Chicoutimi, Québec, Canada

[§] Groupe de recherche interuniversitaire en limnologie et en environnement aquatique (GRIL), Département de sciences biologiques, Université de Montréal

* Corresponding author: andrea.bertolo@uqtr.ca

Abstract

Physical factors such as solar radiation impose strong vertical gradients in the water column in lakes, with important consequences on the distribution of aquatic organisms. The diel vertical migration (DVM) of zooplankton in lakes and oceans, which is considered to be the most massive migratory phenomenon on earth, is a clear example of a pattern related to the heterogeneity of the water column. Whereas this is a multifactorial phenomenon, we still lack an integrated view of the potential drivers of the vertical distribution of zooplankton. In fact, most factors have been studied separately (e.g. light vs. predation vertical heterogeneity), and some others (e.g. food quality) have been overlooked. Here we investigated the magnitude of zooplankton vertical distribution in 17 boreal lakes that varied in fish predation, resource quantity and quality, and vertical light penetration. The lakes were sampled at midday and midnight at seven different depths. We used a multi-model inference approach combined with linear modeling to examine the relative effects of physical factors (visible light attenuation, temperature), resources (chlorophyll-*a* and polyunsaturated fatty acids) and predation (fish and *Chaoborus*) on *Daphnia*, *Holopedium gibberum*, Calanoida and Cyclopoida depth selection. With this study, we have found that only one taxon (*H. gibberum*) had a clear reverse migration pattern. Our results confirm that predation and resources (food and temperature gradient) has a key role in vertical depth selection for zooplankton, but each taxon having different responses for each factor. Vertebrate predators control the vertical distribution of Calanoida (deeper with increasing fish predation risk), while invertebrate predators have a relationship with the distribution of Cyclopoida (shallower with increasing *Chaoborus* predation risk). Food abundance seems to be important for *H. gibberum* and Calanoida, while the temperature gradient partly controls *Daphnia* and Calanoida distribution. Our results are the first to find a relation between Cyclopoida and food quality for their vertical distribution.

Keywords: diel vertical migration, chlorophyll-*a*, polyunsaturated fatty acids, size-structured interactions, temperature, predation, food selectivity

Introduction

Zooplankton diel vertical migration (DVM) has been studied in lakes and oceans for at least a century and is considered one of the most massive migration phenomena on earth (Bollens et al. 2010). On a daily basis, zooplankton migrate up and down in the water column across strong gradients of predation risk, light, temperature and food (Winder et al. 2003*b*; Ringelberg 2009). DVM and, more generally, depth selection, can be considered as behavioral responses aiming at increasing zooplankton fitness through effects on metabolism, growth and life history traits (Lampert 1989; Reichwaldt et al. 2005). Many abiotic (e.g. light; Ringelberg 1991) and biotic factors (e.g. predation; Gliwicz 1986; Lampert 1989) are known to affect depth selection in zooplankton (Leech *et al.* 2005*a*) and, by affecting the trade-offs between mortality and growth factors (Leibold 1990), their interplay explains the phenomenon of DVM (Williamson et al. 2011).

Nowadays, it is considered that the major factors influencing depth selection and DVM are visual predation by fish (Zaret and Suffern 1976; De Meester and Weider 1999) and the damage caused by ultraviolet radiation (UVR) (Dodson 1988; Leech and Williamson 2001). They force zooplankton to use deeper layers during the day with resurface at night when the risk of both predation (Lampert 1993) and/or UVR are low (Williamson et al. 2011). This behavior should reduce mortality risk while allowing the access to surface layers, where resources (e.g. food and temperature) should be closer to their optimum (Hays 2003). Albeit this is the most common pattern (also called “direct” DVM), in some cases zooplankton performs “reverse” migration (i.e. they stay deep at night and shallower at midday; Leech et al. 2005*b*) or stay at a given depth all day (Vos et al. 2002). In addition, it has been observed that the predation intensity by fish, and not only their presence, influences the vertical distribution of zooplankton where a higher fish predation gradient leads to a DVM of larger amplitude (Wissel and Ramacharan 2003). However, it should be noted that most of DVM studies have been conducted in lakes where epilimnion was used by warm-water zooplanktivorous fish and we have only poor knowledge about systems where planktivorous fish are constrained during the whole summer in the metalimnion, such as in Canadian Shield boreal lakes colonized by salmonids (Bertolo

et al. 2011; Goyer et al. 2014). In this kind of lake, it has been shown that the predation patterns of salmonids on zooplankton are related to the structure of the fish community (Magnan 1988), with unknown consequences for zooplankton DVM. Magnan (1988), for example, showed that the salmonid *Salvelinus fontinalis* (brook trout; hereafter SAFO) shifts from littoral to pelagic habitat when in presence of competitors such as *Catostomus commersonii* (white sucker; hereafter CACO), thereby causing more intense predation on zooplankton (Magnan 1988; Lacasse and Magnan, 1992). However, in these systems the pelagic food webs do not always follow typical responses to fish predation (e.g. a decrease in zooplankton size; Brooks and Dodson, 1965), probably because of the absence of specialized zooplanktivores (Bertolo et al. 2005) and/or the presence of large invertebrate predators such as *Chaoborus* (Drouin et al. 2009). More precisely, it has been shown that in Eastern Boreal Shield lakes the large-bodied *Daphnia*, in contrast with what is generally assumed (Carpenter and Kitchell 1996), is more heavily predated in the absence than in the presence of SAFO, since these latter controls *Chaoborus*, which is an efficient zooplankton predator (Drouin et al. 2009). Given that *Chaoborus* typically shows a strong direct DVM pattern, spending the day at the lake bottom or in the sediments and migrating towards the surface at night (Dawidowicz et al. 1990), there is a strong potential for this species to interfere with zooplankton DVM.

Zooplankton taxonomy and/or functional traits also have an important role in determining their vulnerability to predation and are likely to play a key role in DVM. Calanoida and Cyclopoida, for example, are known to have good swimming abilities to allow them to flee predators (Drenner et al. 1978), whereas *Holopedium gibberum* (Cladocera) has a gelatinous capsule (Thorp and Covich 2009), which reduces their post-encounter mortality (Stenson 1987). In contrast, *Daphnia* (Cladocera) are particularly vulnerable to zooplanktivorous fish (Brooks and Dodson 1965), which could push them to use morphological (e.g. spines) or behavioral strategies to reduce predator-induced mortality, such as using deep refuges during the day (Ringelberg 2009). Body size is another factor which also affects DVM in zooplankton by strongly affecting its vulnerability to predation. This is well demonstrated for *Daphnia*, with larger individuals migrating deeper than smaller ones (Dini et al. 1987). Small *Daphnia* that are less vulnerable to

planktivorous fish and can thus remain at shallow depths or show little migration between day and night (Dini et al. 1987). To complicate things further, zooplankton also needs to avoid predation from *Chaoborus* that migrate upward at night and whose predation efficiency is independent of light levels because based on tactile cues. Accordingly, it has been shown by Williamson et al. (1996) that the migration of *Chaoborus* into metalimnion at night pushes both *Diaptomus* (Calanoida) and *Daphnia* to perform migration in the pelagic and seek refuge into the epilimnion during the night. Once again, zooplankton size is important for predation by *Chaoborus* whose capture success decreases with prey size (Pastorok 1981). Given the complex spatio-temporal interplay between these predator-prey interactions, it is not straightforward to predict DVM patterns across different types of food-web structures (Bollens et al 2011).

The role of resources in determining both the type and the amplitude of DVM has been the object of many studies and chlorophyll-*a* concentration has often been cited as a factor behind zooplankton depth selection (Dodson 1990; Williamson et al. 1996; Winder et al. 2003a; Fischer et al. 2014). Whereas it is generally assumed that surface waters are richer in resources than deeper strata (Ringelberg 1999), this view has been challenged by some authors (Rothhaupt 1991; Williamson *et al.* 1996). Some authors have found that in more transparent systems the highest food quantity, in terms of algal biomass, is more likely to be found in the nutrient-rich metalimnion, where a deep-water chlorophyll maximum (DCM) is often detected (Williamson et al. 1996; Winder et al. 2003a; but see Cole et al. 2002). Albeit less studied, food quality might also have an important role in DVM. Nutritional quality of resources can be highly heterogeneous in the water column, such as is often the case in transparent lakes where deeper waters can have better quality seston than the surface (Sterner et al. 1997; DeMott et al. 2004). One way to measure food quality is by phytoplankton fatty acid composition. In the aquatic environment, several ω -3 and ω -6 polyunsaturated fatty acids (PUFA) are essential compounds that are necessary for growth and reproduction for both fish and zooplankton (Müller-Navarra 2008) and are thus recognized as a key factor of food quality (Brett and Muller-Navarra 1997). Because zooplankton cannot synthesize these essential PUFA, they need to acquire them from algal diet (Taipale et al. 2013). Zooplankton taxa able to actively select their food

such as copepods (DeMott 1986) generally have a higher PUFA content relatively to unselective taxa such as *Daphnia* and *Holopedium* (Grosbois et al. 2017; Mariash et al. 2011). The copepods have a very developed sensory system (Williamson 1983) and can actively track their food (Peters and Downing 1984), giving them the possibility to select particles of high nutritional value. This might eventually lead to a decoupling between DCM and copepods depth if the highest abundances of high-quality phytoplankton (e.g. diatoms) are found outside the DCM. In contrast, unselective filter-feeders such as *Daphnia* and *Holopedium* (DeMott 1986; Thorp and Covich 2009), are expected, after other factors such predation is taken into account, to be associated with the DCM independently of seston nutritional quality.

Water transparency and temperature are other key factors driving depth selection in zooplankton. Water transparency can increase the amplitude of DVM (Dodson 1990) by increasing fish predation risk for zooplankton (Fischer et al. 2014), but also by determining the vertical distribution of phytoplankton (Williamson et al. 1996; Neale et al. 1998; see also above). In addition, while low intensity of photosynthetically active radiation (PAR) can limit phytoplankton growth, photosynthesis can also be inhibited by high PAR levels (Kirk 1994). Too high light levels might also reduce the nutritional quality of phytoplankton (Dickman et al. 2008) and explain the poor nutritional quality of algae found on the surface of more transparent lakes (Sterner et al. 1997). On the other side, the strong vertical gradient of temperature found in stratified lakes might affect zooplankton growth rate and egg production (Bottrell et al. 1975; Stich and Lampert 1984; Reichwaldt et al. 2005), imposing a constraint to migrating animals. It has also been shown that a fluctuating temperature regime, occurring for migratory *Daphnia*, has high costs, for instance reducing somatic growth rate (Reichwaldt et al. 2005). According to Reichwaldt et al. (2005), each time *Daphnia* crosses the thermocline, they need to readjust their metabolic rate to a prevailing temperature where the metabolism might be suboptimal for a short period of time. Given the complex interplay between these biotic and abiotic factors, it is key to adopt a multi-factorial approach together with an appropriate sampling design to disentangle the relative roles of multiple physical and biological factors in determining the depth selection of zooplankton in boreal lakes.

In this study, we analyzed how predation risk (vertebrates and invertebrates), vertical distribution of resources (food quality and quantity), temperature and solar radiation determine zooplankton DVM patterns in 17 boreal lakes. We hypothesized that *Daphnia* would be the taxon most affected by visual fish predation, whereas taxa able to escape (e.g. Calanoida, for being fast swimmers) or adopt morphological defenses (*Holopedium*) would be less affected. We also hypothesized that large zooplankton would be more affected by planktivorous fish, especially relative slow swimming large *Daphnia*. We also expected that the abundance of zooplankton at night would be inversely related to *Chaoborus* abundance because of the nocturnal mortality risk imposed by this predator. Further, we hypothesized that the depth selection of herbivorous taxa able to discriminate among food sources (e.g. copepods) should track the phytoplankton of better nutritional quality along the water column. In contrast, we predicted that non-selective herbivorous zooplankton (*Daphnia* and *Holopedium*) should adjust their vertical distribution to that of bulk phytoplankton, independently from their nutritional quality. To evaluate these hypotheses, a multi-model linear modeling approach using different combinations of the major potential drivers as predictors was applied for the four dominant zooplankton taxa found in our lakes: *Daphnia* spp., *H. gibberum*, Calanoida and Cyclopoida.

Materials and methods

Study sites

Sampling was carried out in 17 oligo-mesotrophic boreal lakes located in the Canadian Shield in three regions of southern Quebec: Laurentides (45°59'31.52"N, 74° 0'17.67"W; two lakes), La Mauricie National Park of Canada (46°45'50.50"N, 73°1'37.93"W; seven lakes) and Réserve Mastigouche (46°43'48.0"N, 73°21'51.3"W; eight lakes). These lakes were selected to obtain a gradient of fish predation crossed with a gradient of dissolved organic carbon (DOC; 2.2 to 12.1 mg L⁻¹) and light penetration (Filion et al. 2019), while minimizing variation in both total nitrogen (NT; 186 to 381 µg L⁻¹) and total phosphorus (PT; 2.6 to 12.1 µg L⁻¹) concentrations (Table 1). Surface areas ranged from 0.99 to 135 ha and maximum depths ranged from 8 m to 35 m. None of the lakes had

resident human population within its watershed and three were fishless. The lakes were classified into four categories based on the dominant fish species: FC₀, fishless; FC_I, SAFO only lakes; FC_{II}, lakes in which SAFO and *Semotilus atromaculatus* (SEAT, Creek chub) are the dominant species; FC_{III}, lakes in which SAFO, SEAT and CACO are the dominant species (see supplementary Table S1). Based on previous knowledge (see Fillion et al. 2019 for more details), this classification allows to rank the lakes along a gradient of potential planktivory by SAFO, which should increase going from FC₀ to FC_{III}, because the presence of competitors (with CACO being a stronger competitor for SAFO than SEAT) has been shown to push SAFO toward an increased use of pelagic resources (Lacasse and Magnan 1992; Bourke et al. 1999). SAFO lakes with *Phoxinus eos* (PHEO) were classified as FC_I (Table S1) because of the low abundances of PHEO and the fact that the presence of PHEO does not seem to strongly affect the behavior of SAFO (Lacasse and Magnan 1992). In one FC_I lake, *Salvelinius namaycush* was the top predator instead of SAFO (lake Croche).

Water sampling

Sampling was carried out between end of June and mid-August at the deepest point of each lake when thermal stratification was in place. The lakes were sampled once at midday (between 11:00 and 14:30) and midnight (between 23:00 and 2:00). Temperature and oxygen (mg L⁻¹ and % O₂) profiles were measured at 0.5 m intervals through the water column to the bottom of the lake or up to 19 m in deeper lakes with an YSI multiparameter probe 556 MPS (Yellow Springs Instruments, Yellow Springs, OH, USA) (See table 1 and supplementary Fig. S1). The epilimnion (temperature change < 1 °C m⁻¹), metalimnion (temperature change > 1 °C m⁻¹) and hypolimnion (temperature change < 1 °C m⁻¹) depths were assessed for each lake (Wissel and Ramacharan 2003). Water transparency was measured with a Secchi disk. Light attenuation was measured with a PUV-2500 submersible profiler radiometer (Biospherical Instruments, San Diego, CA, USA), slowly lowered into the water column up to 4 m the same date as the water sampling, between 10:00 and 16:00. UVR were measured at 320 nm (UV-B) and 340 nm (UV-A) together with an integrated measure of PAR 400-700 nm). A diffuse attenuation

coefficient for downward irradiance (K_d) was calculated for each wavelength between the natural log of irradiance (E) vs. depth (Z , in meter). Thereafter the depth to which 1% of subsurface irradiance penetrated ($Z_{1\%}$) was calculated (Kessler et al. 2008; Ringelberg 2009). $Z_{1\%}$ was calculated to give us a better understanding of light and UVR penetration, which gives us the direct results of depth penetration. Where $Z_{1\%320}$ and $Z_{1\%340}$ respectively refer to depth of 1% of surface irradiance of UV-B and UV-A, and $Z_{1\%PAR}$ refers to depth of visible light.

We sampled seven depths in each lake, selected to represent all the principal vertical layers (i.e. epilimnion, metalimnion and hypolimnion). Water samples were collected with a 2 L Van Dorn bottle at the following depths: surface (sample integrating 0.5 m, 1 m and 1.5 m depths), 2.5 m, 4 m, 5.5 m and 7 m. At each depth, we took water samples for chlorophyll *a* (Chl-*a*) and seston for fatty acids (FA) while samples for dissolved organic carbon (DOC), total nitrogen (TN) and total phosphorus (TP) were only taken at the surface of the lake (0.5 m). For logistic reasons, water and seston samples were collected only during the daytime sampling, except for FA that were also sampled at midnight. Water sampled from the lakes was transferred immediately into two dark 1L polypropylene bottles for Chl-*a* and FA analyses. Another fraction of the water was transferred in a dark 250 mL polypropylene bottle for DOC, and two replicates of 250 mL of water were directly transferred in a clear polypropylene bottle for TN and TP determination. All bottles were previously soaked in a 10% HCl solution for 12 hours and rinsed three times with ultra-pure water.

Nutrient, chlorophyll a and Fatty Acid Analysis

DOC samples were first filtered on Millipore GTTP polycarbonate filter (0.2 μm), transferred in a sterile amber glass bottle and then kept at 4 °C until analysis. DOC concentrations were determined using an Aurora 1030 (Ol Analytical, College Station, TX, USA) at University of Montreal. For TP and TN samples, 500 μL of sulfuric acid was first added to each bottle and kept frozen at -20 °C until analysis. Unfiltered water for TN and TP were analyzed fluorometrically with a Continuous Flow Quick-Chem 8500

(LACHAT Instruments, CO, USA), where TP concentrations were determined as orthophosphate after persulphate digestion in an autoclave.

In the laboratory, Chl-*a* water samples (250 mL) were filtered in duplicate using Whatman GF/F glass filters (0.7 μm) in the dark and were kept frozen at -20 °C until analysis. Chl-*a* pigments were extracted in cold 95% ethanol for 24 h, filtered by GF/F glass Whatman filter (0.7 μm) and measured at 665 and 750 nm before and after acidification with HCl (1N) (Lundsgaard et al. 1999) on a Cary 100 UV-Vis spectrophotometer (Agilent Technologies, Santa Clara, CA, USA). Concentrations were then calculated following the method of Lorenzen et al. (1967) and are reported in $\mu\text{g L}^{-1}$. Here the chl-*a* was used as an indicator of food quantity, a proxy for food availability for herbivores.

500 mL of water for FA were filtered on precombusted (at 240 °C for 2 hours) Whatman GF/F glass fiber filters (0.7 μm), which were kept frozen at -80 °C until freeze drying. Fatty acids on freeze-dried seston filters were extracted and methylated using methods developed in our laboratory, modified from Grosbois et al. (2017). First, a mixture of methanol/toluene and acetyl chloride (4/1 /0.125) was added to the samples with internal standard (nonadecanoic acid; C19:0), available from Sigma-Aldrich, N5252). After centrifugation, they were incubated at 90 °C for 20 min. Trans-esterified fatty acids were extracted with hexane and submitted to gas chromatography-mass spectrometry (GC-MS) identification and quantification using calibration curves. The chromatographic areas of seven different concentrations of each individual fatty acid from a standard mix (37 components 10 mg /ml, Supelco, 47885-0) were measured to obtain standard linear models. Fatty acids in the samples were quantified using the general expression: $C_x = C_s (A_x / A_s)$ where C refers to the concentration of fatty acids, A to the chromatographic area, x to any specific fatty acid and s to the internal standard (Rodríguez-Ruiz et al. 1998; Levitan et al. 2015). Agilent 7890 A chromatograph (Agilent Technologies, Santa Clara, CA) with an Agilent 5975 C mass spectrometer with a triple-axis detector and an Agilent J&W DB-23 column (60 m length, 0.25 mm inner diameter, 0.15 μm film thickness) were used for the measures.

Zooplankton Sampling and Analysis

All zooplankton samples were collected at midday and midnight, at the same location and the same seven depths as the water samples using a 30 L Schindler-Patalas trap (63 μ m mesh size). Organisms were anesthetized with carbonate water and then preserved in 4% sucrose-formaldehyde solution (Haney and Hall 1973). The samples were digitized by a ZooScan hardware (Model Zooscan V2, Hydroptic) and then processed by ZooProcess (Version 7.25) image analyzer to obtain different measurements for each zooplankton individual found in the sample (e.g. body length and surface area). When the zooplankton abundance was too high, we scanned only a sub-sample (in duplicates). Zooplankton was then identified using EcoTaxa (version 2.0; Picheral et al. 2017), a web application allowing the classification of objects based on algorithms learning set. This is a semi-automatic approach that entails automated classification of images followed by manual validation (Gorsky et al. 2010). Cladocerans were identified to the genus level (*Daphnia*, *Holopedium*, *Ceriodaphnia*, *Diphanosoma*, *Sida*, *Leptodora* and *Polyphemus*), with the exception of the family Bosminidae. The copepods were identified to the subclasses level (Calanoida and Cyclopoida). The copepod nauplii and small size copepodites (stage I-III) as well as rotifers were excluded from the analysis because they were too small to be identified by the software. All taxa were differentiated arbitrarily into three size classes based on a visual inspection of frequency histograms for the pooled data from the 17 lakes: small- (S; < 0.6 mm), medium- (M; 0.6 to 1.2 mm) and large-bodied (L; > 1.2 mm). Given too low numbers for other taxa, only *Daphnia*, *Holopedium*, Calanoida and Cyclopoida were kept for the analyses. The available size classes for the different taxa were thus: M and L for *Daphnia*, L for *Holopedium*, S, M, and L for Calanoida and S and M for Cyclopoida. Zooplankton abundance data were expressed as the number of organisms per cubic meter. *Chaoborus* were also found in zooplankton samples and counted and measured by the same software as the zooplankton. Whereas we did not identify *Chaoborus* species, it has been shown that in our study region *C. flavicans* occurs only in fish lakes, *C. americanus* is mostly restricted to fishless lakes, and *C. trivittatus* is found in both types of lakes (Drouin et al., 2009).

Vertical distribution of phytoplankton and zooplankton

In order to have a synthetic measure of the vertical distribution of both consumers and resources, we calculated the weighted mean depth (WMD) for zooplankton, chl-*a* and PUFA. WMD of zooplankton distribution at midday and midnight sampling in each lake for each taxon and size class were calculated as follows (Lagergren et al. 2008):

$$WMD = \frac{\sum(n_i \times d_i \times t_i)}{\sum(n_i \times t_i)}$$

where d_i is the depth stratum sampled, n_i is the number of organisms caught in d_i , and t_i is the number of meters between the samples represented by the i^{th} sample. The t_i values were included because sampling intervals were not the same over the water column. The value of t_i was calculated as the number of meters between the samples. WMD was also calculated for PUFA and chl-*a*, but in this case, the concentration was used instead of n_i . Given that in most daytime samples *Chaoborus* were absent or rare, we used their total night number per lake (i.e. summed of the 7 sampled depth for a total of 150L) as a proxy of invertebrate predation risk instead of their WMD.

Statistical Analysis

Linear models coupled with a multi-model inference approach (Burnham and Anderson 2002a) were used to explore the best set of independent predictors of the dependent variables (WMD of each zooplankton taxon retained) measured at both midday and midnight. We thus built a set of models with different combinations (see below) of the following independent variables: time (day or night), zooplankton size class (S, M, L), fish predation gradient (FC_{0-III}, an increasing gradient of fish zooplanktivory), *Chaoborus* total abundance (Chao), Kd_{PAR} (optical gradient), depth of the thermocline (Z_{th}; thermocline upper limit, used here as a proxy of the thermal habitat) and the WMD of resources, based on Chl-*a* (WMD_{Chla}) and PUFA data (WMD_{PUFA}). WMD_{PUFA} and WMD_{Chla} were included in the same models since they were not strongly correlated

(see Fig. 1). Overall, none of the variables were strongly correlated (Pearson's $r < 0.7$ in all cases). The effect of time was included to test that a DVM (direct or inverse) was present. The interaction between time and four variables (FC, WMD_{Chla} , WMD_{PUFA} , Z_{th}) was also tested to explore potential drivers of DVM. The interaction between time and FC was included to test the hypothesis that zooplankton vertical position in the water column is affected more strongly by fish during the day, when visual predation is strongest, whereas the interactions between time and potential resources (WMD_{Chla} , WMD_{PUFA} and Z_{th}) was included in order to test the hypothesis that the coupling with food and thermal resources is stronger during the night when fish predation does not drive zooplankton vertical distribution. The interaction between size class and FC was included to test the hypothesis that predation affects depth selection more heavily on large than small individuals. Finally, the interaction between size class and WMD_{Chla} was included to test the hypothesis that the coupling with food resources depends on zooplankton body size, with large individuals more dependent on resources. Note that, given the relatively low number of lakes in our study, these variables were not used all at the same time in a given model (see below) and no third-order interactions among the variables were taken into account.

Because a few FA samples were lost, it was not possible to calculate WMD_{FA} for four lakes. In order to cope with this issue, we analyzed the data with a two-step procedure. The first step consisted in building the models on the 13 lakes for which we had a complete data set. The second step was to replace the missing FA values with the values obtained in the same lake at the same depth, but at a different time of the day. The models were thus built with all the 17 lakes, including the four lakes with adjusted WMD_{FA} . If the results of the two sets of models were qualitatively similar, only the outcome of the latter was shown.

The linearity between dependent and independent variables was checked graphically. Before building the models, we verified the collinearity between the independent variables by calculating the variance inflation factor (VIF; *CAR* library in R). Multi-model inference was conducted by using the *dredge* function in the R package *MuMIn* (Barton, 2012).

Dependent data were standardized before analysis in order i) to reduce collinearity problems when interaction terms were present in the models and ii) to allow direct comparison of the strength of the relationship between independent and dependent variables. The available biotic and abiotic variables (included the interaction mentioned above) were used to build all the possible models with a maximum model size corresponding to a ratio of 1:10 between the number of variables and the number of observations. Given that the size classes available differed among the zooplankton taxa and the number of lakes available, the maximum number of variables in a given models was constrained to 6, 3, 10 and 6 for, respectively, *Daphnia* (2 times of the day; 2 size classes; 68 observations), *Holopedium* (2 times of the day; 1 size class; 37 obs.), Calanoids (2 times of the day; 3 size classes; 102 obs.) and Cyclopoids (2 times of the day; 2 size classes; 68 obs.). In the case of Calanoida this threshold was reduced to 8 because of a collinearity problem. Models were ranked based on Akaike information criterium corrected for small sample size, which provides a relative strength of evidence to each model (AIC_C , Burnham & Anderson, 2002b). Akaike weights (w_i) were calculated based on AIC_C to estimate the relative importance of each model and of each variable. A 95% confidence interval set of models was calculated based on the cumulative w_i and used to make model averaging of the coefficients of the parameters and their 95% CI. Those parameters whose 95% CI did not include the zero values were considered significant. To get an estimate of the percent variation explained by the models, we calculated the adjusted determination coefficient of the most parsimonious model based on AIC_C values.

For all models with *Daphnia* as dependent variable, lake Noir (fishless) was excluded because of the relatively low abundance of *Daphnia* in this lake. The same occurred for *Holopedium* in lakes Geai and Noir, and Solitaire (all fishless) which were excluded from the models with *Holopedium* as dependent variable. $Z_{1\%320}$ and $Z_{1\%340}$, were not used in the models because they did not penetrate deep enough to have an influence on the DVM according to our sampling protocol, which did not allow to highlight fine-scale variations in the first meters (see also Leech et al. 2005a). In most cases, $Z_{1\%}$ for both UVR wavelengths was shallower than 1m, which is where was our first upper samples in the

water column. K_{dPAR} , which showed considerable variation across lakes, was at first kept in the models, because visible light can penetrate more in the water column and because it has been shown to have an influence, direct or indirect, on DVM (Kirk 1994). However, we had to exclude the variable K_{dPAR} from *Holopedium* model because it had a VIF > 10. In addition, as the variables depth of thermocline, K_{dPAR} and WMD_{chl-a} were collected only at daytime and because they are known to vary little over a 24 hour period (Williamson et al. 2011), we assumed that they were constant and the same values were used for nighttime in the models. *Chaoborus* WMD was also excluded from the models because we were not able to calculate the WMD for daytime due to a very low abundance of *Chaoborus* above 7m. Therefore, average *Chaoborus* population density per lake was used in the models to get an estimation of predation risk from invertebrates. In the models including a categorical variable, the reference conditions were: fishless lakes (F_0) for the variable FC; midday for the variable time; small size for the variable size class for Calanoida and Cyclopoida; medium size for the variable size class for *Daphnia*. *Holopedium* size class was not included in the model because WMD was calculated only for large individuals. These references conditions are to keep in mind when interpreting the model outputs because they are compared to the other categorical variables and are needed to make biologicals interpretation. All statistical analyses were performed in R version 3.3.2 (R Core Team 2018).

Results

Vertical distribution of resources and invertebrate predators

Chl-*a* concentrations per lake ranged on average between 0.43 and 43.7 mg L⁻¹, and its WMD ranged from 1.9 m to 5.8 m. PUFA concentrations per lake ranged on average between 0 and 6.29 µg L⁻¹ and their WMD average over day and night samples ranged from 2.0 m to 6.1 m (see table 2). PUFA and Chl-*a* concentrations correlated with water transparency (Secchi depth) and in general WMD_{PUFA} was located in the upper part of the metalimnion (Fig. 1). Only in one lake WMD_{chl-a} values included the epilimnion (i.e. WMD_{chl-a} in lake Bucheron), and 3 lakes in the hypolimnion (i.e. lakes Geai, Ledoux

and Noir). Also, the upper limit of the thermocline ranged from 18.6 to 23.5 °C, while the lower limit ranged from 6.16 to 15.4 °C.

Chaoborus abundance ranged from 1 to 86 ind L⁻¹ during the daytime and from 2 to 191 ind L⁻¹ during nighttime. The abundance of *Chaoborus* was particularly high (mean daily average 104 ind L⁻¹) in the three fishless lakes compared to fish lakes (11 ind L⁻¹). Seven lakes had no *Chaoborus* at noon in the upper 7 m (e.g Baie Verte, Croche, Fou, Oudiette, Simpson and Vertnez), and in one lake (Onze iles) we never found any *Chaoborus* either at noon or at midnight (Table 2). During the day the *Chaoborus* were very rare in the sampled portion of the water column, at night their WMD were nearly always recorded in or close to the thermocline, except for lake Coteau, Simpson and Vertnez where they were found in the hypolimnion at night. Moreover, *Chaoborus* abundance was clearly lower during the day (on average -77%) relatively to the night.

Zooplankton communities and determinants of their vertical distribution

Results were very different depending on the taxon, showing that abiotic and biotic factors are influencing differently each of them. The abundances were quite different between the lakes showing no clear tendency along the measured gradients, except for fishless lakes where the abundance of *Daphnia* and *Holopedium* were low (Table S2). The abundances were also very similar between day and night were nighttime values were 9% higher than daytime.

Daphnia

For *Daphnia*, the multi-model inference approach retained a total of 165 models that were within the 95%CI limits. The best of these models explained 31% of the variation in the data and had a relatively low weight ($w_i = 0.061$; Table S4). Despite this great deal of uncertainty to explain the variation of WMD in *Daphnia*, some patterns could be found. Unexpectedly, we did not find any clear DVM pattern for *Daphnia* (coefficients for time alone or in interaction not different from zero; Table S8; but see Fig. 2). The multi-model

inference approach showed that only body size and thermocline affected depth selection in this taxon (Table 3, Table S8). The multi-model inference approach showed that the relationship between *Daphnia* WMD and the depth of the thermocline was positive ($Z_{th} = 0.41$, Fig. 3) showing that *Daphnia* adjusted their depth to the thermal resources. Unexpectedly, large *Daphnia* selected shallow depths compared to medium sized *Daphnia* ($SizeL = -0.64$). Whereas the coefficient for fish predation was not significantly different from zero, this variable had a relatively high Akaike weight (0.76; Table S8) and we observed a tendency for *Daphnia* to be deeper in lakes with CACO (FC_{III}) (Fig. 2g, h).

Holopedium

The multi-model inference approach included only four models in the 95% CI set of models for *Holopedium* and the significant environmental variables explaining their vertical distribution included WMD_{chl-a} , Time and $WMD_{chl-a} \times Time$ (Table 3, Table S9). All significant models had a relatively similar structure since two explanatory variables (WMD_{chl-a} and Time) appeared in all models with other three additional variables (Chao, Z_{th} and $WMD_{chl-a} \times Time$) varying among them (Table S5). The best model had a considerable adjusted R^2 , explaining 68% of the variation in the data and the significant independent variables showing relatively high Akaike weights (Table S5). The results show a clear daily pattern of depth selection for *Holopedium*, for which the variable time of the day was significantly related to their WMD, both alone or in interaction with the average depth of Chl-*a* (WMD_{chl-a} ; Table 3). *Holopedium* performed in fact reverse DVM (negative coefficient for the variable Time) being relatively shallow in the metalimnion during the day and migrating deeper in the water column during the night either in the metalimnion or the hypolimnion (Fig. 2d, Fig. S1). The multi-model approach also showed that *Holopedium* was associated to WMD_{chl-a} during nighttime ($WMD_{chl-a} = 0.42$) and that this relationship was even stronger during daytime ($WMD_{chl-a} * Time_1 = 0.47$, giving a coefficient of $0.42 + 0.47 = 0.89$; Fig. 4c). Whereas none of the other variables showed significant relationships with *Holopedium* WMD, we observed a trend between increasing fish predation and *Holopedium* WMD, that tended to be deeper during the day in lakes with increasing predation pressure.

Whereas we did not analyze explicitly the relationships among the WMD of different zooplankton taxa, in the majority of our lakes the vertical displacement of *Daphnia* and *Holopedium* were out of phase (Fig. 6).

Calanoida

The multi-model inference approach included only three models in the 95%CI set of models for *Calanoida* and showed that their vertical distribution was affected by the combination of biotic and abiotic factors (Table 3, Table S6, Table S10). These models had a very similar structure since they shared seven explanatory variables with only two additional variables varying among them (Table S6). More precisely, the variables fish predation (FC), zooplankton body size (size), average depth of Chl-*a* (WMD_{chl_a}), time of the day (time), thermocline depth (Z_{th}), the interaction between WMD_{chl_a} and the time of the day (WMD_{chl_a}*time_I) and the interaction between WMD_{chl_a} and zooplankton body size (WMD_{chl_a}*size) all had a weight of 1 (i.e. they appeared in all the models of the 95%CI set), whereas the abundance of *Chaoborus* (Chao), and the interaction between thermocline depth and time of the day (Z_{th} *time_I) had, respectively, a weight of 0.66 and 0.26. Model averaging showed that nearly all these variables (with the exception of time) had coefficients significantly different from zero (i.e. with their CI not including the zero value; Table 3).

According to the absolute value of the standardized coefficients, the most important factor determining *Calanoida* vertical distribution was the increasing gradient of fish predation. This factor forced *Calanoida* to use deeper layers in the presence of FC_I and FC_{III} (but not FC_{II}) fish predation gradient. The strongest effect was observed with the highest expected level of predation (FC_{III}; Table 3, Fig. 2a, b, c). Body size resulted to be another significant predictor of *Calanoida* vertical distribution, with large individuals (> 2 mm) were found deeper than small and medium-sized individuals (< 0.6 mm to 1.2 mm; Table 3). *Calanoida* were also influenced by the vertical distribution of Chl-*a*, but with a rather complex pattern, influenced both by the time of the day and zooplankton body size (Table 3). The negative relationship between small *Calanoida* (the reference size class in

the model) and Chl-*a* was more pronounced at night (the coefficient for night is given by $WMD_{chl-a} = -0.78$; Table 3) than during the day ($WMD_{chl-a} * Time_1 = 0.44$; leading to a coefficient of $-0.78 + 0.44 = -0.34$, Fig. 4a, b). The relationship between Calanoida WMD and Chl-*a* was also significantly affected by size, with small and medium-sized individuals showing a negative relationship with Chl-*a* (-0.78 ; the slope of medium-sized individuals not significantly different from small ones; Table S10) and large individuals showing a relationship close to zero ($-0.78 + 0.67 = -0.11$). Despite the fact that we did not test explicitly the interaction between size and time of the day, these coefficients are calculated for the reference conditions for the time variable, which in this case is the night. Adding the effects of time to these slopes would lead to a negative slope for both small and medium-sized individuals ($-0.78 + 0.44 = -0.34$) and a positive coefficient for large individuals ($-0.11 + 0.44 = 0.33$) during the daytime (see Fig. 4a, b).

Calanoida were also influenced by temperature, since they showed a positive relationship with the depth of the thermocline during the night ($Z_{th} = 0.34$) and a less strong relationship during the day ($Z_{th} * Time_1 = -0.25$; giving a coefficient of $0.34 - 0.25 = 0.11$) (Table 3, Fig. 4). *Chaoborus* abundance also had an influence on Calanoida depth selection with this latter found deeper when the *Chaoborus* abundance increased ($Chao = 0.22$). In conclusion, although Calanoida did not show any clear DVM pattern and the effects of fish predation seem not to vary with the time of the day, the relationship between their WMD and two of the independent variables (i.e. WMD of Chl-*a* and the depth of the thermocline) varied during the daily cycle (Table 3).

Cyclopoida

The multi-model inference approach retained a total of 144 models in the 95%CI set of models for Cyclopoida. The best of these models explained 27% of the variation in the data and had a relatively low weight ($w_i = 0.069$; Table S7). Despite this great deal of uncertainty to explain the variation of WMD in Cyclopoida, some patterns could be found. For this taxon *Chaoborus* abundance (Akaike weight = 0.97) seemed in fact to be a key driver of WMD patterns (Table 3, Table S11), with Cyclopoida being significantly

shallower in lakes with a relatively high abundance of these invertebrate predators. Similarly to Calanoida, size was also included in the model as a predictor of depth selection with the medium individuals (> 0.6 and < 1.2 mm) found deeper compared to the small ones that were the reference size in the models (< 0.6 mm; Table 3, Fig. 2). As expected, the interaction between time and WMD_{PUFA} was also significant suggesting a positive relationship between Cyclopoida WMD and food quality during the day (but not during the night when *Chaoborus* were in the water column; Table 3). This result is in accordance with the prediction that Cyclopoida select depth where food is of good quality (Fig. 5a, b).

Discussion

Our results show that both resources and predation were one of the major determinants of zooplankton vertical distribution in our 17 boreal lakes, with responses depending on both zooplankton taxon and body size. On the other hand, only one taxon had a clear daily migration pattern; *Holopedium* performed in fact a reverse DVM between the lower (night) and the upper (day) metalimnion of small amplitude (i.e. 0.05 to 3.5 m) driven by resource quantity (Fig. 2d, Table 3). For all other taxa the vertical position in the water column varied less between midday and midnight with highest abundance in the mid water column where the resources peaked (Table 2). This is consistent with earlier studies that have shown a metalimnetic DCM to drive zooplankton vertical distribution (Kettle et al. 1987; Rothhaupt 1991; Williamson et al. 1996). Our results further suggest that at least cyclopoids track variations of food quality in the water column, with this taxon being coupled to PUFA during the day (Fig. 5, Table 3). Additionally, an increasing predation risk from fish and *Chaoborus* made Calanoida to stay deeper in the water column (Fig. 2), which is consistent with our hypotheses and has also regularly been observed in other studies (Dupuch et al. 2014). Similarly, albeit the results are not significant, *Daphnia* tended to stay deeper in lakes with increasing fish predation, thus corroborating the idea that they tend to adopt strategies to reduce mortality. However, large-bodied *Daphnia* were always shallower than smaller individuals despite they should be more susceptible to visual predation than these latter (Brooks and Dodson 1965). In contrast,

the pattern observed for Calanoida, with larger individuals using deeper layers than smaller individuals, is in accordance with the predictions. We suggest that different anti-predator strategy among different *Daphnia* species may explain this puzzling pattern. Surprisingly, no correlation with solar radiation was found for both UVR and PAR, which could be explained by our sampling method and because UVR did not penetrate very deeply at the surface of the lakes.

Daphnia

In contrast to our expectations, *Daphnia* did not show either a strong DVM pattern or a clear response to fish intensity predation. We only observed that large *Daphnia* stayed higher in the water column than smaller individuals at both night and day (Table 3; Fig. 2g, h). This contrasts with the results of other studies which have shown that bigger *Daphnia*, more vulnerable to predators, occupy deeper layers (Hansson and Hylander 2009; Gelinas and Pinel-Alloul 2008). Large *Daphnia* showed only a non-significant tendency to have larger migration amplitudes (Fig. 2g) than small *Daphnia* (Fig. 2h), in accordance with the hypothesis that they should seek deeper depths during the day to escape from visual fish predation (Brooks and Dodson 1965).

The different depth distribution between large and small *Daphnia* may also be related to species-specific differences. Our taxonomic resolution did not distinguish between *Daphnia* species and did not therefore take into account the different anti-predator strategies among species to reduce vulnerability to predators, which can be used as alternatives to DVM (Havel 1987). In some of the study lakes we observed in fact the presence of tail spines and helmets in *Daphnia* (Corneille, Chute Noire and Fou) and a finer taxonomic/biometric analysis of our samples might eventually reveal other anti-predator defense strategies than DVM. Furthermore, small daphnids has lower food limitation thresholds than larger ones (Geller 1986) and might thus adopt a strategy of staying closer to the deep food-rich strata at both night and daytime instead of taking a metabolic advantage of warmer surface waters, thus observing the observed pattern.

Our results also showed that *Daphnia* vertical distribution was clearly correlated with thermal (but not food) structure in our study lakes (Fig. 3). Accordingly, a recent study of Vanderploeg et al. (2015) in Lake Michigan found that *Daphnia galeata mendotae* migration depends on the position of the thermocline and that this population consistently migrated to cold temperatures at daytime and then ascended to warmer epilimnetic waters at nighttime (Fig. 6). Our results are thus partly in agreement with many studies where temperature is the main driver of *Daphnia* migrating upwards at night (Williamson et al. 1996; Cole et al. 2002; Winder et al. 2003a; Park et al. 2004). At nightfall, warm surface layer potentially shifts to a safe zone because fish can no longer do visual predation due to darkness (Williamson et al. 1996). In our case, there is no significant difference between day and night use of the thermal resource. Given that *Daphnia* grazing rates are stimulated by warmer temperatures and become two to three times higher (Hansen et al. 1997) the observed thermal strategy should increase its fitness (Park et al. 2004).

Unexpectedly, food abundance was not an important driver for *Daphnia* in our study as observed elsewhere (Winder 2003a), but a similar decoupling from food resources was also found by Pannard et al. (2015) in a Boreal lake similar to ours. It is also surprising that none of the predators (fish or *Chaoborus*) influenced *Daphnia* distribution. However, according to some studies (Carpenter and Kitchell 1996; Drouin et al. 2009) one of this predator variable should have been important in depth selection for this taxon. Overall, these negative puzzling results suggest that a higher level of taxonomic resolution is needed for this taxon.

Holopedium

Our study clearly confirmed our prediction that *Holopedium* vertical distribution is strongly coupled with food abundance (Table 3). Also, in accordance with the literature (Tessier 1986, Magnan 1988), we observed for this taxon a clear pattern of reverse DVM in nearly all our study lakes (Fig. 2d). This led to an even stronger coupling of *Holopedium* with food resources during the day than during the night (Table 3). At the same time, they are feeding in the upper metalimnion at daytime, they also benefit from warmer

temperatures. On the other hand, they were never found in the epilimnion where the temperatures should be better in terms of growth. We argue there may be no selective advantage for *Holopedium* to migrate into the warmer surface water but to stay deeper where the food is abundant, like proposed by McLaren (1974) for marine copepods.

Although not statistically significant, the gradient of fish predation seemed to influence *Holopedium* depth selection during the day, pushing them deeper with the increase in predation intensity (Fig. 2d). This is consistent with the fact that *Holopedium* is a common prey for SAFO, as shown in Boreal lakes in our study region (Magnan 1988). *Chaoborus* abundance was not related to *Holopedium* WMD but the predation pressure by these invertebrates might had an impact on *Holopedium* abundance (Supplementary Table S2). *Holopedium* were in fact nearly absent in fishless lakes where *Chaoborus* had the highest abundances (Table 3), which is a pattern also observed in earlier studies (Drouin et al. 2009). In the absence of fish predation, *Chaoborus* can be abundant, which in turn controls the zooplankton community structure in fishless lakes (Drouin et al. 2009). Although *Holopedium* can increase the size of their jelly capsule to reduce the predation from *Chaoborus* (Stenson 1987), they can be still be a prey for the large-bodied individuals of this invertebrate predator (instar 4; Fedorenko 1975).

We suggest that another mechanism to explain *Holopedium* inverse DVM may be interspecific competition with *Daphnia*. Whereas we did not analyze explicitly the relationships among the WMD of different zooplankton taxa, in the majority of our lakes the vertical displacement of *Daphnia* and *Holopedium* were out of phase (Fig. 6). This might be viewed as an adaptive strategy to reduce interspecific competition. *Daphnia* are known to have a higher filtering rate ($3.6\text{--}14.4\text{ mL ind.}^{-1}\text{ day}^{-1}$) compared to *Holopedium* ($4.4\text{ mL ind.}^{-1}\text{ day}^{-1}$) (Gélinas and Pinel-Alloul 2008), making *Daphnia* potentially superior to *Holopedium* (Allan 1973; Tessier 1986; Jeziorski et al 2015). If other factors such as low calcium concentration (Jeziorski et al. 2015) are not limiting their growth, *Daphnia* normally outcompete *Holopedium* in Boreal lakes (Hessen et al. 2000). In conclusion, this intriguing pattern might thus be driven by neither UVR nor predation, suggesting niche segregation as a third, novel factor to be taken into account in

DVM studies. The coupling is stronger for *Holopedium* with food resources during the day than during the night and corroborates this view.

Calanoida

Among all taxa analyzed, Calanoida showed the most complex pattern, with a clear multifactorial control of their vertical habitat selection. First of all, our results showed that, even if this taxon is known to be effective in reducing fish predation by active fleeing (Drenner et al. 1978), increasing predation intensity affected their depth selection. The higher the predation intensity from fish the deeper Calanoida stayed in the lakes (Fig. 2a, b, c). The pattern is in accordance with the known increased use of pelagic prey by *Salvelinus fontinalis* (SAFO) in the presence of interspecific competition. In presence of *Catostomus commersonii* (CACO), SAFO are forced to switch their diet from benthic organisms to zooplankton to reduce interspecific competition (Magnan 1988; Lacasse and Magnan 1992) and increase their feeding in the epilimnion (Bourke et al. 1999). In addition, Calanoida vertical distribution was correlated to *Chaoborus* abundance (but with a relatively low weight; Table 3) since they were found on average deeper when the abundance of this invertebrate predator was higher. *Chaoborus* mainly feed at night when they migrate at the surface (Roth 1971) thus forcing Calanoida to use deeper layers.

Unfortunately, it has not been possible to include third-order interactions (e.g. $WMD_{chl-a} \times \text{time} \times \text{body size}$) in the model given the relatively low sample size. However, the fact that there is a significant difference between day and night for the average population depth of Calanoida and that there is a significant interaction between WMD_{chl-a} and body size, suggests that large Calanoida were the only size class positively correlated with Chl-*a*. In contrast, both small- and medium-sized individuals showed a negative relationship with this variable, suggesting, as in the case of *Daphnia* vs. *Holopedium* interactions discussed above, a pattern related to a reduction of niche overlapping. Alternatively, this result might be in agreement with DeMott (1995) who have found that starved Calanoida fed size-selectively, rather than on food quality. Although food conditions are better in deeper strata, for some species the warmer

temperatures in the surface waters may be the reason why they select shallower depths during the night. Warmer waters offer a fitness advantage, even if food resources are better in deeper strata, like increasing egg production rates (Williamson et al. 1996). Overall, we can conclude that the Calanoida vertical position in the water column was driven by a combination of factors, with fish predation and resources being most important. Across the lakes, the vertical position was deeper with increasing fish predation intensity while in individual lakes the migration amplitude was mainly driven by the location of Chl-*a* with a different impact to different size Calanoida.

Cyclopoida

Whereas we did not observe a clear DVM pattern for Cyclopoida, our results show that for this taxon *Chaoborus* abundance was the most important factor influencing their depth selection. However, in contrast to Calanoids, *Chaoborus* abundances were correlated to shallower WMD in Cyclopoida. Therefore, the opposite behaviors observed in Calanoida and Cyclopoida could be an indirect effect of *Chaoborus* predation at night (Roth 1971) on Calanoida, which in turn may have pushed Cyclopoida higher in the water column to avoid interspecific competition with Calanoida. However, this post-hoc explanation is only tentative and needs further scrutiny.

Our results also revealed that, on average, medium size Cyclopoida were found deeper than small ones. This pattern might be due to fish predation since bigger sized individuals are more vulnerable (Wissel and Ramacharan 2003). More interestingly, we observed that Cyclopoida selected their depth according to food quality rather to its quantity (Table 3). Seston lipid composition is known to drive zooplankton PUFA composition (Ravet et al. 2010, Grosbois et al. 2018) but no earlier studies have shown zooplankton vertical position in the water column to be driven by seston lipids. In accordance with our initial hypothesis, this could be explained by the fact that copepods are selective feeders (Peters and Downing 1984) and can select phytoplankton of good quality with high concentration of PUFA, with potential positive consequences in terms of somatic growth and reproduction

(Müller-Navarra 2008). At our knowledge, this is the first study to suggest a link between the well-know selectivity of copepods and their distribution patterns.

In conclusion, our results show clear and strong patterns for at least two taxa in our study lakes, showing that both *Holopedium* and Calanoida were, among other things, controlled by the abundance of food resources. We also observed a relatively clear relationship between *Daphnia* and temperature, with the depth of the thermocline being the main factor explaining their depth selection. Unexpectedly, no clear DVM pattern nor other anti-predation behavior was found in *Daphnia* suggesting that our coarse-resolution taxonomic analysis probably hide a greater complexity of anti-predator strategies, at least for this taxon. Intriguingly, our results also show that at least Cyclopoida vertical distribution was driven by the quality of resources. To our knowledge, this is the first evidence of the role of nutritional quality in driving the distribution of zooplankton taxon and we hope that it will open new avenues of research.

Acknowledgements

We would like to thank La Mauricie National Park of Canada and Réserve Mastigouche for access to the lakes and for helping with field logistics. We also would like to thank the staff of the Station de Biologie des Laurentides (University of Montréal) for field support and accommodation. We are grateful for Alexandre Terrigeol, Catherine Simard Dunn, Joëlle Guitard, Fan Qin, Angela Paquet-Walsh and Patricia Bolduc for the precious help in the field. Thanks to Pierre Magnan for sharing fish data. We acknowledge funding from the Fonds de recherche du Québec – Nature et technologies (FRQNT), Groupe de recherche interuniversitaire en limnologie et en environnement aquatique (GRIL), Centre de recherche sur les interactions bassins versants – écosystèmes aquatiques (RIVE), Canada Research Chairs programs and Canada Fondation for Innovation.

Tables

Table 1. Water transparency, fish predation gradient, physicochemical and morphometrics characteristics of the 17 lakes, including fish predation gradient (FC_{0-III}), thermocline depths, maximum depth of the lake ($Z_{\max}$), total nitrogen (TN), total phosphorus (TP), vertical extinction coefficient (K_d) for PAR (photosynthetic active radiation: 400-700 nm), depths of 1% surface irradiance ($Z_{1\%}$) for UV-B (320nm), UV-A(340nm) and PAR (Euphotic zone depth), dissolved organic carbon (DOC), and water transparency (Secchi depth), and were taken from the surface once (see text for more details).

Lakes	Fish predation gradient	Upper thermocline depth (m)	Lower thermocline depth (m)	$Z_{\max}$ (m)	TN ($\mu\text{g L}^{-1}$)	TP ($\mu\text{g L}^{-1}$)	K_d PAR	$Z_{1\%}$ 320nm (m)	$Z_{1\%}$ 340nm (m)	$Z_{1\%}$ PAR (m)	DOC (mg L^{-1})	Secchi depth (m)
Geai	0	1.5	4.5	8.0	365.1	12.1	2.0	0.2	0.2	2.3	9.7	1.6
Noir	0	1.0	4.0	10.0	380.9	8.8	1.5	0.1	0.1	3.1	12.1	1.6
Solitaire	0	3.5	7.0	35.0	227.4	5.1	0.3	2.0	2.8	17.7	3.2	9.6
Baie Verte	I	4.0	7.0	13.5	192.4	3.3	0.4	1.7	2.3	11.5	2.2	9.4
Bucheron	I	1.5	4.0	9.0	341.7	10.2	1.5	0.2	0.2	3.1	9.3	2.2
Chevaux	I	2.5	6.0	18.5	225.8	3.5	0.7	0.4	0.6	7.0	4.1	7.5
Chute Noire	I	4.5	5.5	10.5	281.1	3.9	1.0	0.2	0.3	4.6	5.4	4.3
Coteau	I	2.0	4.5	15.0	268.9	5.2	1.2	0.2	0.2	3.8	5.7	3.3
Ledoux	I	1.5	5.0	18.0	204.6	4.0	0.7	0.4	0.5	6.6	4.2	4.3
Onze îles	I	3.5	7.0	30.0	187.5	2.6	0.5	0.5	0.7	8.7	4.1	6.1
Simpson	I	2.5	4.5	10.0	283.1	6.0	1.0	0.2	0.3	4.7	5.6	4.0
Alphonse	II	3.0	5.5	14.0	233.3	4.0	0.6	0.4	0.6	7.2	4.1	5.4
Fou	II	2.0	4.5	30.0	305.8	7.6	1.2	0.2	0.2	3.7	9.3	2.0
Vertnez	II	4.0	6.5	34.0	258.4	7.4	0.7	0.4	0.5	6.4	4.6	5.4
Corneille	III	1.5	5.5	15.0	263.0	5.6	0.9	0.3	0.4	5.2	6.4	3.8
Croche	III	3.0	6.0	12.0	249.7	5.5	0.6	0.5	0.7	8.2	4.5	5.2
Oudiette	III	2.5	6.0	19.0	202.8	4.3	0.5	0.5	0.7	8.6	4.3	5.3

Table 2. Variations in weighted mean depth (WMD) of polyunsaturated fatty acid (PUFA), chlorophyll *a* (Chl-*a*) and *Chaoborus* together with *Chaoborus* cumulative population density for the whole water column (Chao; total individuals caught in the water column) and *Chaoborus* WMD, and between midday (Time = 1) and midnight (Time = 0) in each of the seventeen lakes grouped by fish predation gradient from fishless lakes to high intensity predation.

Lakes	Time	Fish predation gradient	WMD PUFA (m)	WMD Chl- <i>a</i> (m)	Chao	WMD Chao (m)
Geai	1	0	2.9	5.0	86	3.9
	0	0	3.9	-	74	2.0
Noir	1	0	2.5	4.7	82	4.3
	0	0	2.6	-	168	3.3
Solitaire	1	0	4.5	4.2	25	6.3
	0	0	2.8	-	191	4.1
Baie Verte	1	I	4.7	5.0	0	-
	0	I	4.6	-	4	4.8
Bucheron	1	I	2.5	1.9	20	4.7
	0	I	3.7	-	28	3.9
Chevaux	1	I	5.8	5.7	15	4.9
	0	I	2.0	-	41	5.8
Chute Noire	1	I	2.9	2.8	1	5.5
	0	I	3.2	-	3	6.0
Coteau	1	I	3.5	2.6	1	7.0
	0	I	3.6	-	6	6.0
Ledoux	1	I	4.9	5.3	16	6.5
	0	I	3.0	-	108	4.7
Onze îles	1	I	4.2	5.0	0	-
	0	I	3.6	-	0	-
Simpson	1	I	2.8	3.2	0	-
	0	I	3.1	-	5	5.8
Alphonse	1	II	4.8	5.3	2	6.3
	0	II	4.0	-	19	5.8
Fou	1	II	3.5	2.4	0	-
	0	II	3.6	-	9	4.7
Vertnez	1	II	3.1	4.4	0	-
	0	II	4.1	-	2	7.0
Corneille	1	III	3.5	4.0	1	1.0
	0	III	4.5	-	21	4.7
Croche	1	III	5.1	5.2	0	-
	0	III	4.6	-	4	5.9
Oudiette	1	III	2.9	5.8	0	-
	0	III	5.3	-	6	2.4

Table 3. Results of the multi-model approach predicting variation in depth selection (WMD) for zooplankton taxa. The relationship with the different variables is expressed by the standardized coefficients weighted across all the models included in the 95% CI set of models (see text for explanations). The lower and upper confidence interval (CI) for the coefficients are also shown, together with the Akaike weight for each variable (w_i) and the adjusted R^2 for the best model. Note that only significant coefficients are shown here (for the full output including non-significant variables, see Supp. table S8 to S11).

Taxon	Variables	Weighted coefficient	Lower CI	Upper CI	w_i	$R^2_{adj.}$
<i>Daphnia</i>	Z_{th}	0.41	0.10	0.72	0.96	0.31
	SizeL	-0.64	-1.26	-0.01	0.99	
<i>Holopedium</i>	Time _I	-1.18	-1.67	-0.69	1.00	0.68
	WMD _{chla}	0.42	0.05	0.78	1.00	
	WMD _{chla} *Time _I	0.47	0.03	0.90	0.61	
Calanoida	FC _I	0.89	0.22	1.56	1.00	0.52
	FC _{III}	1.45	0.65	2.26	1.00	
	SizeL	0.31	0.04	0.59	1.00	
	WMD _{chla}	-0.78	-1.01	-0.54	1.00	
	WMD _{chla} *Time _I	0.44	0.21	0.67	1.00	
	WMD _{chla} *SizeL	0.67	0.40	0.95	1.00	
	Z_{th}	0.34	0.18	0.49	1.00	
	Z_{th} *Time _I	-0.25	-0.48	-0.02	0.26	
	Chao	0.22	0.05	0.40	0.66	
Cyclopoida	Chao	-0.41	-0.73	-0.09	0.97	0.27
	SizeM	0.46	0.05	0.88	0.82	
	WMD _{PUFA} *Time _I	0.62	0.08	1.15	0.14	

FC_{I-III} fish predation gradient (I, low; III, high); Size M, medium-sized zooplankton; Size L, large-sized zooplankton; WMD_{chla}, weighted mean depth of chlorophyll-a; WMD_{PUFA}, weighted mean depth of polyunsaturated fatty acids; Time_I, sampling time at midday; Z_{th} , depth of upper thermocline; Chao, sum of *Chaoborus* across the whole water columns.

The reference variables are: for FC are the fishless lakes; for time is midnight, and for size class is the small-bodied zooplankton for Calanoida and Cyclopoida, and size medium for *Daphnia*.

Weighted coefficient was first standardized to allow comparison between different predictors.

Figures

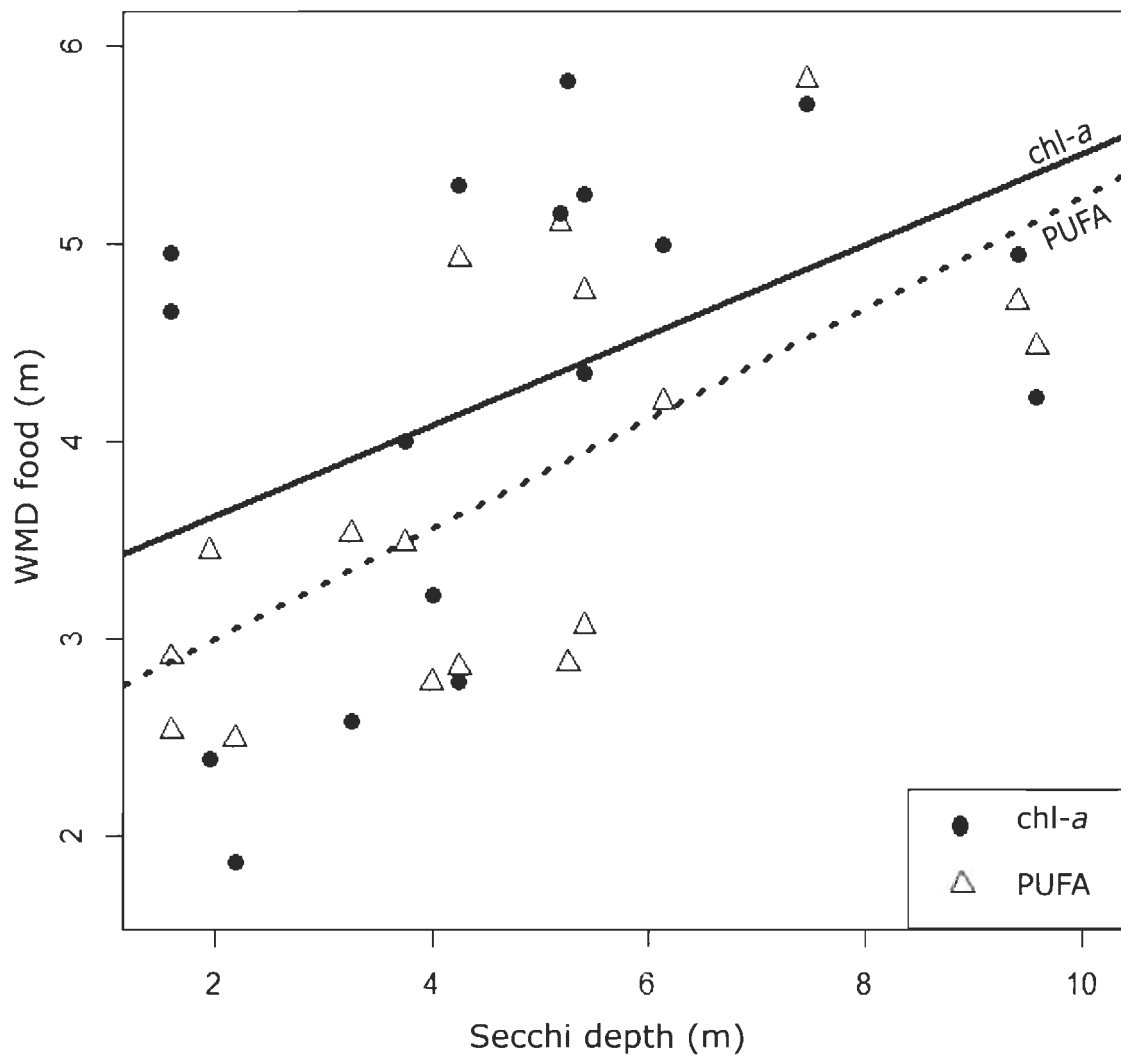


Fig. 1. Comparisons between weighted mean depth (WMD) of food quantity (chl-*a*) and food quality (PUFA; polyunsaturated fatty acids) through a transparency gradient (day data only). The regression lines for WMD_{chl-a} (continuous) and WMD_{PUFA} (dotted) are also shown. Dots that are vertically aligned are measures taken from the same lake.

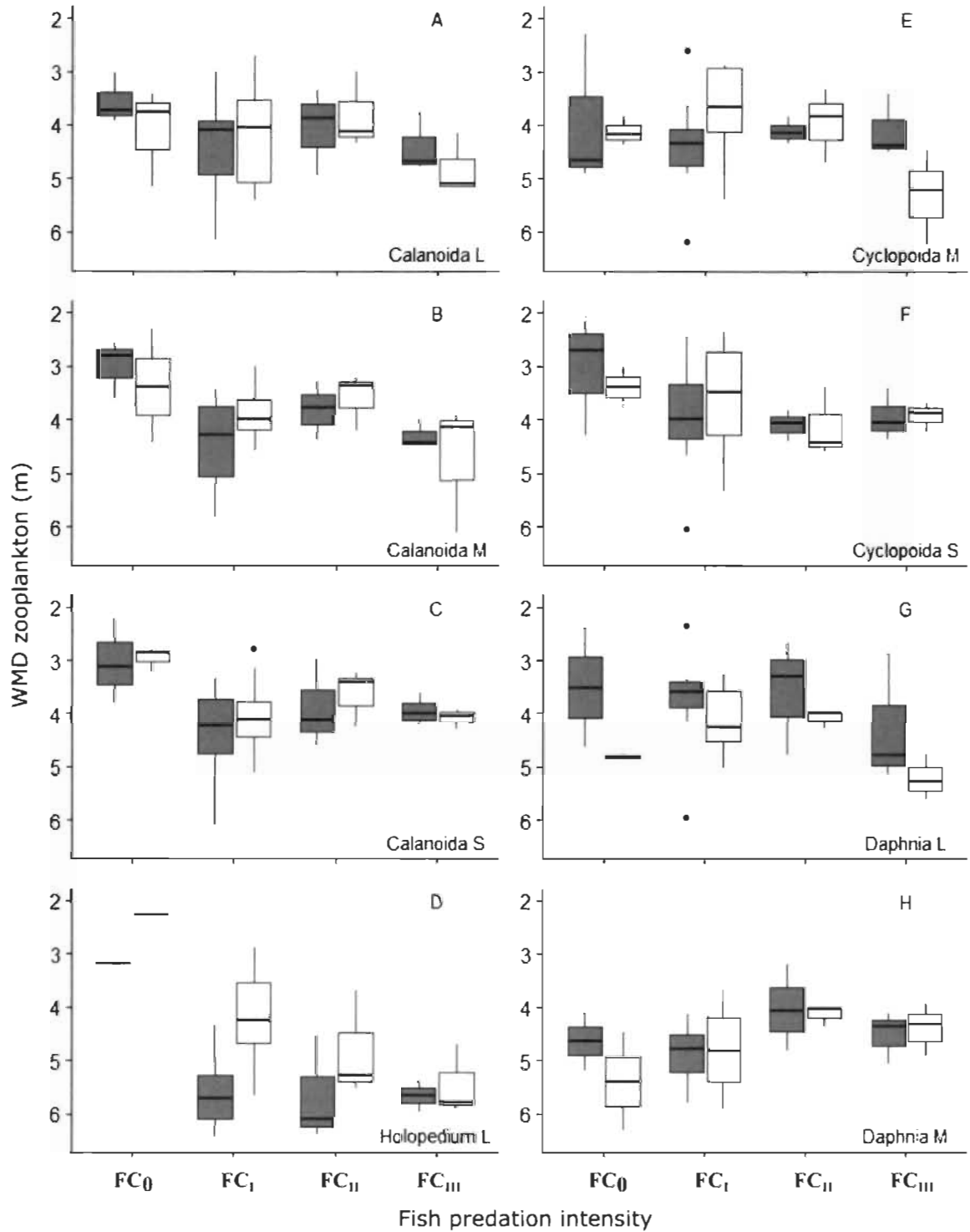


Fig. 2. Relationship between fish predation gradient and weighted mean depth (WMD) of zooplankton. Gray boxes, nighttime; white boxes, daytime. Fish predation gradient ranges from fishless lakes (FC₀) to increasing brook trout (SAFO) predation from FC_I to FC_{III}. S is for small taxa; M for medium; L for large. Note the reverse y axis.

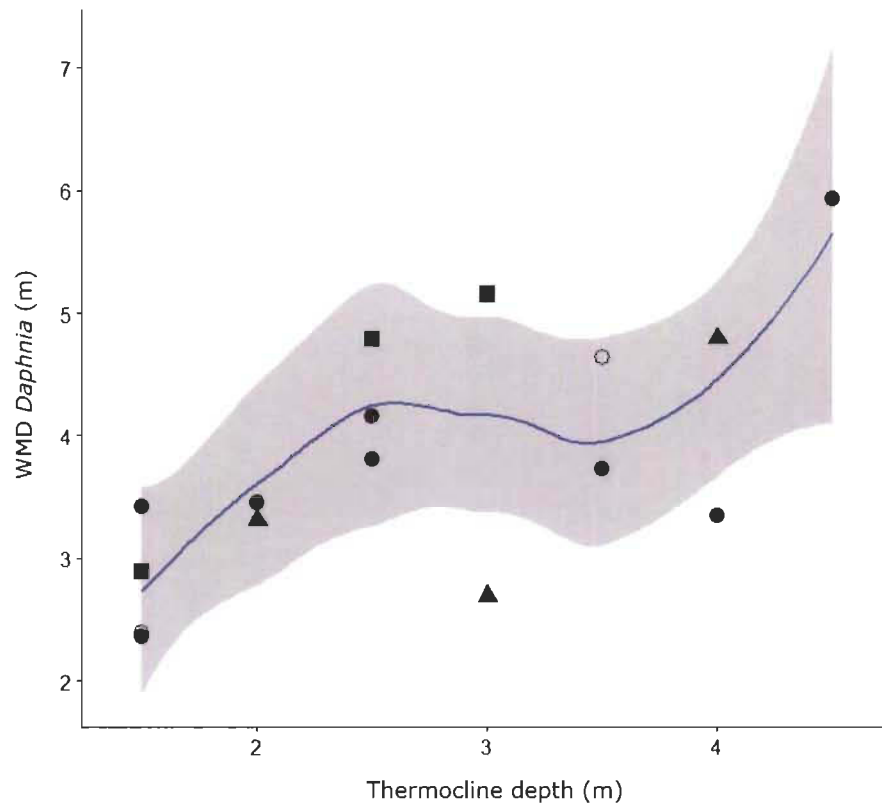


Fig. 3. Relationship between thermocline depth and WMD of large *Daphnia* for nighttime. Open circles are fishless lake, full-circle SAFO lakes, triangles SEAT lakes and squares CACO lakes. See text for details. Note the reverse y axis.

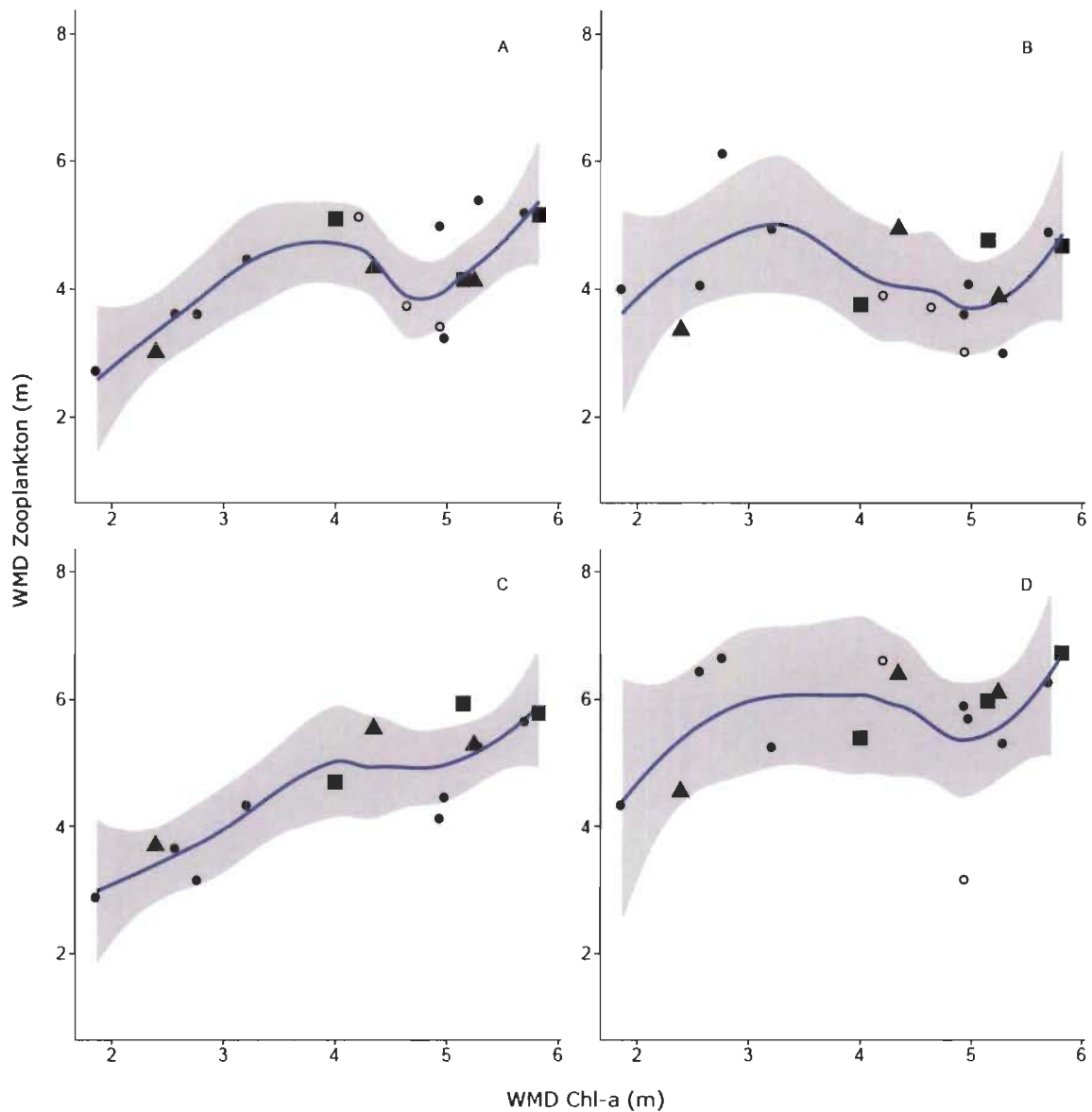


Fig. 4. Relationship between weighted mean depth (WMD) of chlorophyll-a and WMD of zooplankton. (A) Is for large Calanoida at daytime and (B) at nighttime, (C) is for large *Holopedium* at daytime and (D) at nighttime. Open circles are fishless lake, full-circle SAFO lakes, triangles SEAT lakes and squares CACO lakes. See text for details.

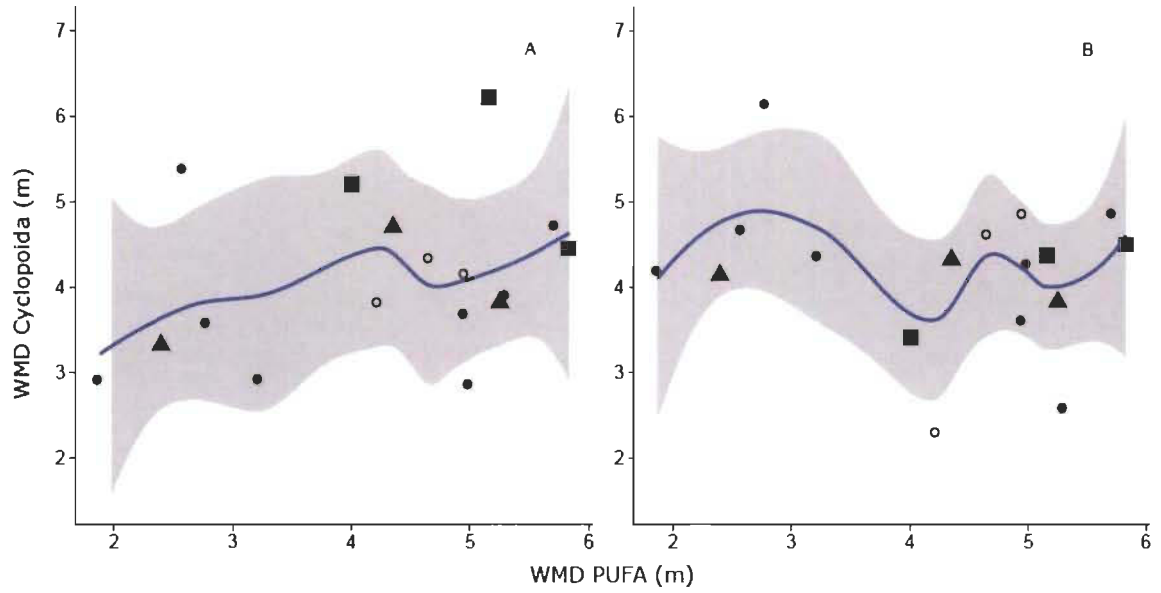


Fig. 5. Relationship between weighted mean depth (WMD) of polyunsaturated fatty acids (PUFA) and WMD of Cyclopoida of medium size. (A) Is for daytime and (B) for nighttime. Open circles are fishless lake, full-circle SAFO lakes, triangles SEAT lakes and squares CACO lakes. See text for details.

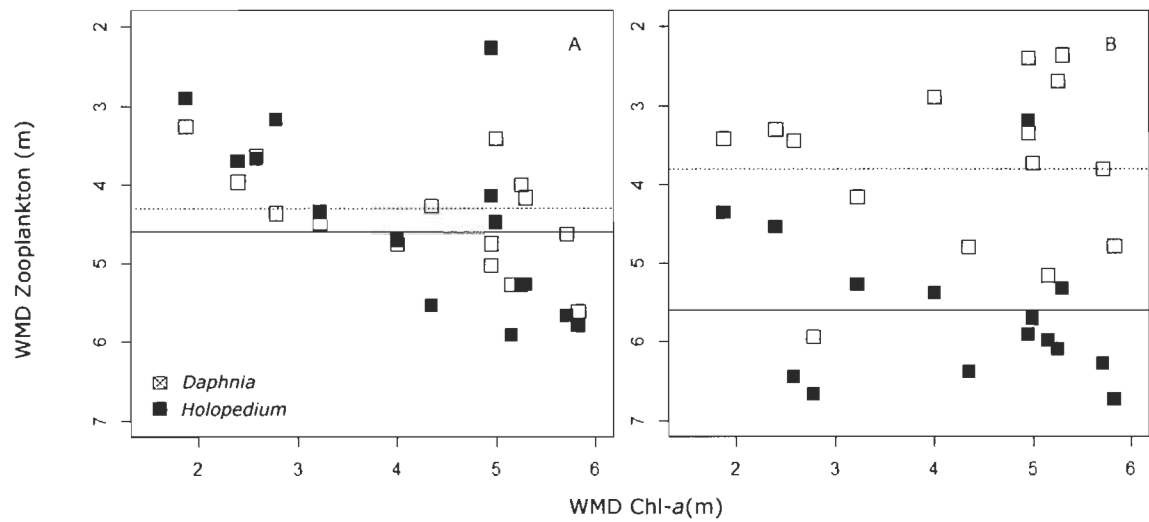


Fig. 6. Relationship between weighted mean depth (WMD) of chlorophyll-a (chl-a) and WMD of zooplankton showing interspecific competition between large *Daphnia* and large *Holopedium*, during the day (A) and the night (B). The dotted line indicates the average WMD for *Daphnia* across all lakes and the full line the average for *Holopedium*. Note that only the 15 lakes with both taxa are displayed. Note the reverse y axis.

Supplementary material

Table S1. Fish community in the study lakes.

Lakes	SAFO	SANA	PHEO	SEAT	CACO	LEGI	Fish predation gradient
Geai							0
Noir							0
Solitaire							0
Baie Verte	X						I
Bucheron	X						I
Chevaux	X						I
Chute Noire	X		X				I
Coteau	X		X				I
Ledoux	X						I
Onze iles	X						I
Simpson	X						I
Alphonse	X			X			II
Fou	X			X			II
Vertnez	X			X			II
Corneille	X		X	X	X		III
Croche	X	X	X	X	X	X	III
Oudiette	X		X	X	X		III

Salvelinus fontinalis (SAFO), *Semotilus atromaculatus* (SEAT), *Salvelinus namaycush* (SANA), *Phoxinus eos* (PHEO), *Catostomus commersoni* (CACO) and *Lepomis gibbosus* (LEGI).

See text for explanations.

Table S2. Total abundance of each zooplankton taxon including daytime and nighttime.

Taxa	Abundance (ind m ⁻³)								
	Calanoida			Cyclopoida		Cladocerans			Total zooplankton
	Small	Medium	Large	Small	Medium	<i>Daphnia</i> Medium	<i>Daphnia</i> Large	<i>Holopedium</i>	
Geai	2100	12167	16156	4578	8600	511	211	267	44589
Noir	8711	38078	21733	24211	4578	0	56	0	97367
Solitaire	37989	75311	3744	400	489	2711	1578	400	122622
Baie Verte	40878	101767	1267	19789	5000	9633	19578	1978	199889
Bucheron	46000	89700	4056	2456	7833	38800	27644	25167	241656
Chevaux	16133	20211	2367	12044	16967	23044	18178	5422	114367
Chute Noire	5711	1689	600	933	878	10733	29156	900	50600
Coteau	31778	33111	2289	3989	1889	27378	48989	22711	172133
Ledoux	68489	53744	2000	2267	2756	25344	10100	31356	196056
Onze îles	94533	139633	1200	45167	8200	5733	13700	2800	310967
Simpson	20522	35500	7333	5900	2611	7911	13500	8322	101600
Alphonse	70900	195400	2600	13500	30567	35633	36067	1967	386633
Fou	56733	72389	3933	9522	10478	11433	9900	5200	179589
Vertnez	88922	80111	589	8222	16667	13322	39722	589	248144
Corneille	74333	58356	5433	2544	6411	28956	29978	18733	224744
Croche	7478	38978	611	2589	2689	36467	21044	4222	114078
Oudiette	250467	99700	2667	7600	2867	5800	10133	9467	388700

Table S3. Variation in weighted mean depth (WMD) of zooplankton between midday (Time = 1) and midnight (Time = 0) in each of the seventeen lakes along the fish predation gradient.

Lakes	Time	Fish predation gradient	WMD zooplankton (m)							
			Small Calanoida	Small Cyclopoida	Medium Calanoida	Medium Cyclopoida	Medium Daphnia	Large Calanoida	Large Daphnia	Large Holopedium
Geai	1	0	2.85	3.79	3.40	4.17	4.50	3.43	4.75	2.27
	0	0	2.22	4.31	2.56	4.89	4.11	3.03	2.40	3.19
Noir	1	0	2.80	3.01	2.30	4.36	-	3.76	1.71	-
	0	0	3.11	2.72	2.82	4.65	-	3.74	-	-
Solitaire	1	0	3.21	1.56	4.42	3.84	6.33	5.15	4.86	-
	0	0	3.80	2.07	3.60	2.32	5.21	3.92	4.64	6.63
Baie Verte	1	I	3.99	4.31	3.67	3.71	4.03	5.00	5.03	4.14
	0	I	3.82	3.47	3.74	3.64	4.41	3.63	3.35	5.91
Bucheron	1	I	4.14	2.35	4.15	2.94	4.78	2.73	3.26	2.90
	0	I	4.66	2.99	4.99	4.21	4.58	4.02	3.42	4.35
Chevaux	1	I	2.78	3.89	3.53	4.74	3.67	5.22	4.63	5.66
	0	I	3.33	4.10	3.44	4.89	4.16	4.92	3.81	6.28
Chute Noire	1	I	4.75	2.64	3.95	3.60	4.87	3.63	4.37	3.18
	0	I	6.10	6.04	5.82	6.17	5.82	6.14	5.94	6.67
Coteau	1	I	4.34	5.35	4.02	5.41	4.27	3.63	3.63	3.67
	0	I	5.05	4.66	5.24	4.70	4.83	4.08	3.45	6.45
Ledoux	1	I	4.10	2.77	4.25	3.93	5.73	5.41	4.17	5.27
	0	I	3.72	2.45	4.16	2.61	5.15	3.02	2.36	5.33
Onze îles	1	I	3.15	3.07	3.01	2.88	5.91	3.25	3.42	4.48
	0	I	3.70	3.88	3.76	4.30	4.76	4.10	3.73	5.71
Simpson	1	I	5.13	4.27	4.58	2.94	5.31	4.48	4.49	4.35
	0	I	4.62	4.25	4.43	4.39	5.48	4.96	4.16	5.27
Alphonse	1	II	3.25	4.60	3.36	3.83	4.03	4.12	4.00	5.28
	0	II	2.98	4.08	3.31	3.84	3.22	3.89	2.69	6.10
Fou	1	II	3.42	3.38	3.22	3.33	4.04	3.00	3.97	3.70
	0	II	4.11	3.82	3.79	4.16	4.09	3.36	3.31	4.55
Vertnez	1	II	4.26	4.42	4.21	4.71	4.36	4.33	4.27	5.54
	0	II	4.59	4.41	4.38	4.33	4.83	4.95	4.80	6.40

Lakes	Time	Fish predation gradient	WMD zooplankton (m)							
			Small Calanoida	Small Cyclopoida	Medium Calanoida	Medium Cyclopoida	Medium Daphnia	Large Calanoida	Large Daphnia	Large Holopedium
Corneille	1	III	4.29	4.24	3.91	5.21	4.94	5.10	4.75	4.71
	0	III	4.20	3.42	4.00	3.41	4.37	3.75	2.89	5.38
Croche	1	III	4.04	3.86	6.11	6.23	4.32	4.15	5.27	5.92
	0	III	3.60	4.07	4.44	4.38	4.13	4.78	5.15	5.98
Oudiette	1	III	3.91	3.69	4.15	4.46	3.93	5.15	5.61	5.79
	0	III	4.00	4.38	4.47	4.51	5.08	4.69	4.78	6.74

Table S4. Summary of the models retained in the 95% confidence interval (CI) set for *Daphnia*. The coefficients are shown for each of the continuous explanatory variables together with the degrees of freedom (df) AIC_c and Δ AIC_c values associated with the model and both its weight (w_i) and cumulative weight (Cum w_i). The “+” indicates the categorical variables also present in a given model. The models are ranked based on their AIC_c value. A total of 165 models were included in the 95% CI set of models. For simplicity, only models with a Δ AIC_c < 4 are shown. The best model (i.e. the one with the lowest AIC_c value) had a adjusted R²adj of 0.31.

FC	Kd _{PAR}	Size	WMD PUFA	WMD chla	Time _l	Z _{th}	Chao	FC * Size	Z _{th} * Time	WMD chla * Time	WMD chla * Size	df	AIC _c	Δ AIC _c	w_i	Cum. w_i
+		+			+	0.520			+			9	152.7	0.0	0.061	0.061
+		+			+	0.520		+	+			12	152.7	0.1	0.059	0.120
+		+		-0.132	+	0.551			+			10	153.3	0.6	0.044	0.164
+		+			+	0.541	0.175		+			10	153.5	0.8	0.041	0.204
+		+			+	0.332						8	154.3	1.6	0.027	0.232
+		+			+	0.332		+				11	154.6	2.0	0.023	0.255
+		+		-0.169	+	0.399	0.228					10	154.6	2.0	0.023	0.277
		+			+	0.480	0.146		+			7	154.7	2.0	0.022	0.299
+		+		-0.132	+	0.363						9	154.9	2.3	0.019	0.319
+		+		-0.269	+	0.363				+		10	155.0	2.4	0.019	0.337
		+			+	0.455			+			6	155.1	2.4	0.018	0.356
+		+			+	0.353	0.175					9	155.1	2.4	0.018	0.374
+		+				0.332						7	155.1	2.5	0.018	0.392
+		+	-0.047		+	0.523			+			10	155.2	2.6	0.017	0.409
+		+		-0.132	+	0.363		+				12	155.3	2.7	0.016	0.424
+		+		-0.259	+	0.363					+	10	155.4	2.8	0.015	0.440
+	-0.027	+			+	0.503			+			10	155.4	2.8	0.015	0.455
+		+			+	0.353	0.175	+				12	155.5	2.9	0.014	0.469
+		+		-0.169		0.399	0.228					9	155.6	2.9	0.014	0.484
+		+				0.3319		+				10	155.6	3.0	0.014	0.497

FC	Kd _{PAR}	Size	WMD _{PUFA}	WMD _{chla}	Time _l	Z _{th}	Chao	FC * Size	Z _{th} * Time	WMD _{chla} * Time	WMD _{chla} * Size	df	AIC _c	ΔAIC _c	w _i	Cum. w _i
+	0.293	+			+	0.5678	0.4247					10	155.7	3.1	0.013	0.511
+		+		-0.132		0.3632						8	155.8	3.2	0.013	0.523
+		+				0.3530	0.1755					8	156.0	3.3	0.012	0.535
		+			+	0.2916	0.1463					6	156.0	3.4	0.011	0.546
+		+		-0.169		0.3993	0.2276	+				12	156.1	3.4	0.011	0.557
+		+		-0.296		0.3993	0.2276				+	10	156.1	3.4	0.011	0.568
		+			+	0.2666						5	156.3	3.7	0.010	0.578
+		+		-0.259		0.3632					+	9	156.3	3.7	0.010	0.588
+		+		-0.132		0.3632		+				11	156.4	3.7	0.009	0.597
+	-0.153	+		-0.192	+	0.2807						10	156.5	3.9	0.009	0.606
+		+				0.3530	0.1755	+				11	156.6	3.9	0.009	0.615
+		+	-0.060		+	0.3401						9	156.6	3.9	0.009	0.623

FC, fish predation gradient; Kd_{PAR}, diffuse attenuation coefficient of PAR; Size, zooplankton size; WMD_{chla}, weighted mean depth of chlorophyll-a; WMD_{PUFA}, weighted mean depth of polyunsaturated fatty acids; Time_l, sampling time at midday; Z_{th}, depth of upper thermocline; Chao, sum of *Chaoborus* across the whole water columns; « + » mean significative correlation. The coefficients are shown for each of the explanatory variables together with the degrees of freedom (df) AIC_c and ΔAIC_c values associated with the model and both its weight (w_i) and cumulative weight (Cum w_i). df is for regression degrees of freedom.

Table S5. Summary of the models retained in the 95% confidence interval set for *Holopedium*. The coefficients are shown for each of the continuous explanatory variables together with the degrees of freedom (df) AIC_c and ΔAIC_c values associated with the model and both its weight (w_i) and cumulative weight (Cum w_i). The “+” indicates the categorical variables also present in a given model. The models are ranked based on their AIC_c value. The best model (i.e. the one with the lowest AIC_c value) had a adjusted R^2_{adj} of 0.68.

Chao	Time ₁	Z _{th}	WMD _{chla}	WMD _{chla} * Time	df	AIC_c	ΔAIC_c	w_i	Cum. w_i
	+		0.3240	+	5	60.0	0.0	0.561	0.561
	+		0.5570		4	62.1	2.1	0.194	0.755
-0.2648	+		0.5917		5	63.4	3.4	0.101	0.856
	+	0.124	0.5352		5	64.1	4.1	0.071	0.927

See Table S4 for details.

Table S6. Summary of the models retained in the 95% confidence interval set for Calanoida. The coefficients are shown for each of the continuous explanatory variable together with the degrees of freedom (df), AIC_c and ΔAIC_c values associated with the model and both its weight (w_i) and cumulative weight (Cum w_i). The “+” indicates the categorical variables also present in a given model. The models are ranked based on their AIC_c value. The best model (i.e. the one with the lowest AIC_c value) had a adjusted R^2_{adj} of 0.52.

FC	Size	WMD _{chla}	Time _I	Z _{th}	Chao	Z _{th} * Time	WMD _{chla} * Time	WMD _{chla} * Size	df	AIC_c	ΔAIC_c	w_i	Cum. w_i
+	+	-0.786	+	0.318	0.221		+	+	14	194.7	0.0	0.611	0.611
+	+	-0.760	+	0.399		+	+	+	14	196.6	1.9	0.238	0.848
+	+	-0.748	+	0.275			+	+	13	199.0	4.3	0.071	0.919

See Table S4 for details.

Table S7. Summary of the models retained in the 95% confidence interval (CI) set for Cyclopoida. The coefficients are shown for each of the continuous explanatory variables together with the degrees of freedom (df) AIC_c and ΔAIC_c values associated with the model and both its weight (w_i) and cumulative weight (Cum w_i). The “+” indicates the categorical variables also present in a given model. The models are ranked based on their AIC_c value. A total of 144 models were included in the 95% CI set of models. For simplicity, only models with a $\Delta AIC_c < 4$ are shown. The best model (i.e. the one with the lowest AIC_c value) had a adjusted R^2_{adj} of 0.27.

FC	Kd _{PAR}	Size	WMD PUFA	WMD _{chla}	Time ₁	Z _{th}	Chao	WMD	WMD	WMD	df	AIC_c	ΔAIC_c	w_i	Cum. w_i
								PUFA *	chla *	chla *					
								Time	Time	Size					
	0.256	+		0.217			-0.383				6	173.3	0.0	0.069	0.069
+		+	-0.418		+		-0.766	+			10	173.6	0.3	0.059	0.128
	0.256	+		0.037	+		-0.383		+		8	174.0	0.8	0.047	0.175
	0.367	+		0.243		0.164	-0.351				7	174.2	0.9	0.043	0.218
	0.156	+					-0.343				5	174.6	1.4	0.035	0.253
		+					-0.332				4	174.7	1.5	0.033	0.286
	0.256	+		0.217	+		-0.383				7	175.1	1.9	0.027	0.313
	0.260	+	-0.150		+		-0.386	+			8	175.3	2.1	0.025	0.337
	0.274	+	0.067	0.198			-0.370				7	175.4	2.1	0.024	0.361
	0.256	+		0.181			-0.383			+	7	175.6	2.3	0.021	0.383
	0.204	+	0.120				-0.327				6	175.8	2.6	0.019	0.402
	0.367	+		0.243	+	0.164	-0.351				8	176.1	2.9	0.016	0.418
	0.398	+	0.084	0.221		0.176	-0.333				8	176.2	2.9	0.016	0.434
		+		0.094			-0.346				5	176.2	3.0	0.016	0.450
	0.221	+				0.109	-0.319				6	176.4	3.1	0.015	0.464
+		+					-0.570				7	176.4	3.2	0.014	0.479
	0.156	+			+		-0.343				6	176.4	3.2	0.014	0.493
	0.256			0.217			-0.383				5	176.5	3.2	0.014	0.507

FC	Kd _{PAR}	Size	WMD _{PUFA}	WMD _{chla}	Time ₁	Z _{th}	Chao	WMD _{PUFA} *	WMD _{chla} *	WMD _{chla} *	df	AIC _c	ΔAIC _c	w _i	Cum. w _i
		+			+		-0.332				5	176.5	3.3	0.014	0.520
	0.367	+		0.207		0.164	-0.351			+	8	176.6	3.4	0.013	0.533
		+				-0.038	-0.342				5	176.9	3.7	0.011	0.544
		+	0.034				-0.326				5	177.0	3.7	0.011	0.555
		+		-0.085	+		-0.346		+		7	177.2	3.9	0.010	0.564

See Table S4 for details.

Table S8. Results of the multi-model approach predicting variation in depth selection (WMD) for *Daphnia*. The relationship with the different variables is expressed by the standardized coefficients weighted across all the models included in the 95% CI set of models (see text for explanations). The lower and upper confidence interval (CI), and bold indicates the significant variables.

Variables	Weighted coefficient	Lower CI	Upper CI	Variable weight
FC _I	-0.15	-1.11	0.81	0.75
FC _{II}	-0.75	-1.87	0.36	0.75
FC _{III}	0.10	-1.20	1.39	0.75
Chao	0.20	-0.12	0.52	0.33
SizeL	-0.64	-1.26	-0.01	0.99
WMD _{chla}	-0.17	-0.44	0.09	0.38
WMD _{PUFA}	-0.05	-0.29	0.19	0.14
Z_{th}	0.41	0.10	0.72	0.96
Kd _{PAR}	-0.06	-0.53	0.42	0.19
Time _I	0.36	-0.05	0.76	0.73
WMD _{chla} * SizeL	0.25	-0.12	0.62	0.07
WMD _{PUFA} * SizeL	0.18	-0.22	0.58	0.02
WMD _{chla} * Time _I	0.29	-0.08	0.66	0.05
WMD _{PUFA} * Time _I	0.11	-0.35	0.56	0.00
Z _{th} * Time _I	-0.38	-0.76	0.01	0.36
FC _I * SizeL	-0.03	-1.16	1.10	0.21
FC _{II} * SizeL	0.63	-0.67	1.94	0.21
FC _{III} * SizeL	1.18	-0.12	2.48	0.21

FC_{I-III} fish predation gradient (I, low; III, high); Size M, medium-sized zooplankton; Size L, large-sized zooplankton; WMD_{chla} = weighted mean depth of chlorophyll *a*; WMD_{PUFA}, weighted mean depth of polyunsaturated fatty acids; Time_I = sampling time at midday; Z_{th} = depth of upper thermocline; Chao, sum of *Chaoborus* across the whole water columns.

The reference values are: for FC are the fishless lakes; for time is midnight, and for size class is the medium-bodied zooplankton.

Weighted coefficient were first standardized to allow comparison between different predictors.

Table S9. Results of the multi-model approach predicting variation in depth selection (WMD) for *Holopedium*. The relationship with the different variables is expressed by the standardized coefficients weighted across all the models included in the 95% CI set of models (see text for explanations). The lower and upper confidence interval (CI), and bold indicates the significant variables.

Variables	Weighted coefficient	Lower CI	Upper CI	Variable weight
Chao	-0.27	-0.71	0.18	0.11
WMD_{chla}	0.42	0.05	0.78	1.00
Z _{th}	0.12	-0.15	0.40	0.08
Time₁	-1.18	-1.67	-0.69	1.00
WMD_{chla} * Time₁	0.47	0.03	0.90	0.61

Note that only one size class (i.e. large) was analyzed for *Holopedium*. Because there was only one fishless lake with *Holopedium*, lakes FC₀ were not included in the analysis; thus lakes FC₁ are the reference value here. See table S8 for details.

Table S10. Results of the multi-model approach predicting variation in depth selection (WMD) for Calanoida. The relationship with the different variables is expressed by the standardized coefficients weighted across all the models included in the 95% CI set of models (see text for explanations). The lower and upper confidence interval (CI), and bold indicates the significant variables.

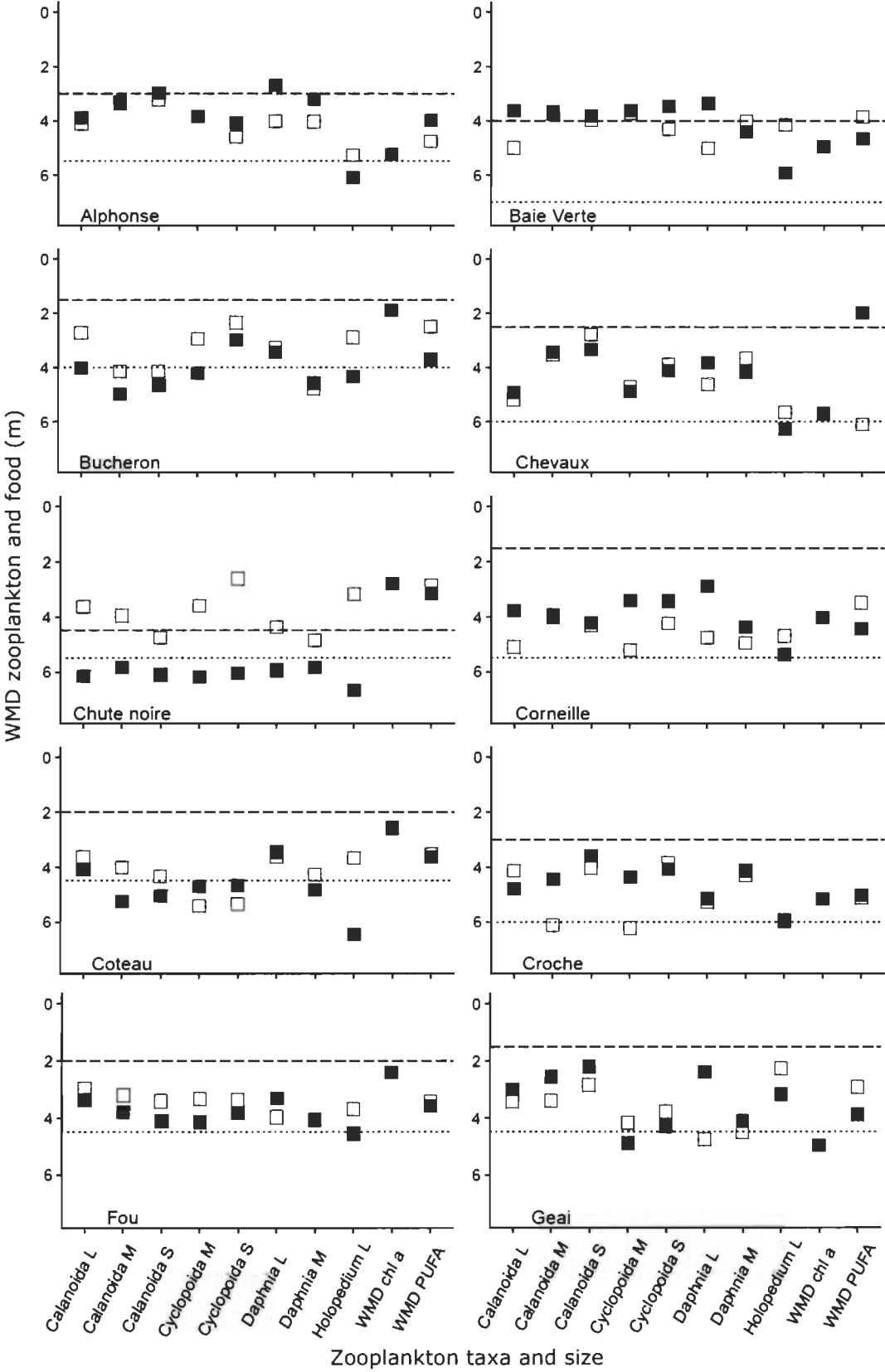
Variables	Weighted coefficient	Lower CI	Upper CI	Variable weight
FC_I	0.89	0.22	1.56	1.00
FC _{II}	0.46	-0.30	1.23	1.00
FC_{III}	1.45	0.65	2.26	1.00
Chao	0.22	0.05	0.40	0.66
SizeM	0.09	-0.18	0.37	1.00
SizeL	0.31	0.04	0.59	1.00
WMD_{chla}	-0.78	-1.01	-0.54	1.00
Z_{th}	0.34	0.18	0.49	1.00
Time _I	-0.11	-0.33	0.12	1.00
WMD _{chla} * SizeM	0.22	-0.06	0.50	1.00
WMD_{chla} * SizeL	0.67	0.40	0.95	1.00
WMD_{chla} * Time_I	0.44	0.21	0.67	1.00
Z_{th} * Time_I	-0.25	-0.48	-0.02	0.26

The reference values are for size class is the small-bodied zooplankton. See table S8 for details.

Table S11. Results of the multi-model approach predicting variation in depth selection (WMD) for Cyclopoida. The relationship with the different variables is expressed by the standardized coefficients weighted across all the models included in the 95% CI set of models (see text for explanations). The lower and upper confidence interval (CI), and bold indicates the significant variables.

Variables	Weighted coefficient	Lower CI	Upper CI	Variable weight
FC _I	-0.90	-2.72	0.91	0.20
FC _{II}	-0.87	-2.75	1.02	0.20
FC _{III}	-0.47	-2.54	1.61	0.20
Chao	-0.41	-0.73	-0.09	0.97
SizeM	0.46	0.05	0.88	0.82
WMD _{chla}	0.16	-0.15	0.47	0.53
WMD _{PUFA}	-0.08	-0.59	0.43	0.35
Z _{th}	0.15	-0.24	0.54	0.28
Kd _{PAR}	0.28	-0.05	0.62	0.64
Time _I	-0.15	-0.55	0.25	0.44
WMD _{chla} * SizeM	0.07	-0.33	0.47	0.07
WMD _{chla} * Time _I	0.36	-0.04	0.76	0.09
WMD _{PUFA} * SizeM	0.01	-0.40	0.41	0.03
WMD_{PUFA} * Time_I	0.62	0.08	1.15	0.14
Z _{th} * Time _I	-0.32	-0.73	0.09	0.03
FC _I * SizeM	-0.86	-1.96	0.25	0.004
FC _{II} * SizeM	-1.24	-2.57	0.09	0.004
FC _{III} * SizeM	-0.38	-1.71	0.95	0.004

The reference values are for size class is the small-bodied zooplankton. See table S8 for details.



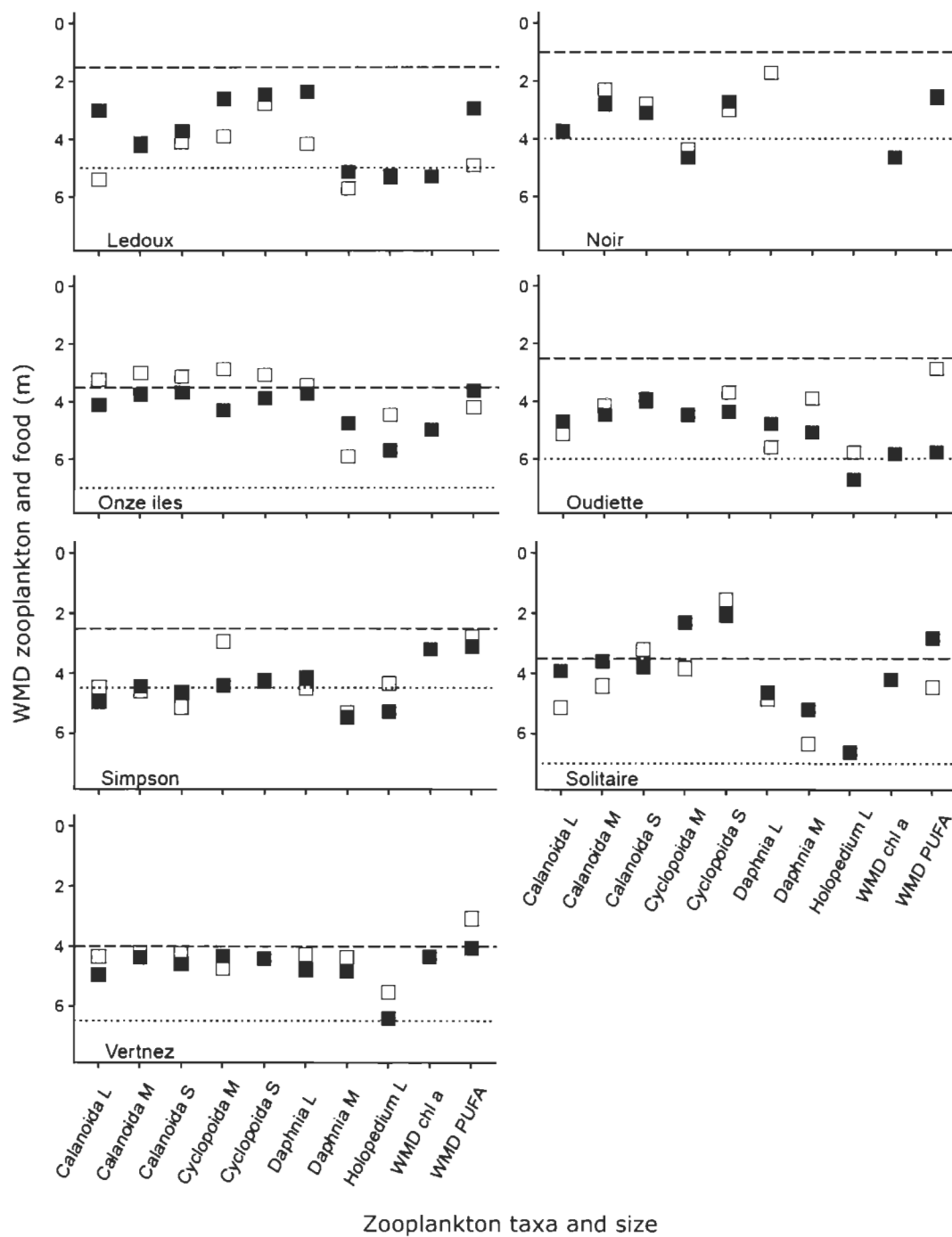


Figure S1. Weighted mean depth (WMD) of zooplankton of different sizes and taxa in each lake between daytime and nighttime. WMD of chlorophyll a (chl-a) and polyunsaturated fatty acids (PUFA) are also diagrammed. The two dotted lines represent the metalimnion zone.

CHAPITRE III

CONCLUSION GÉNÉRALE

Dans leur ensemble, nos résultats confirment la complexité des patrons de distribution verticale du zooplancton, ainsi que la nature multifactorielle de leur contrôle. Bien que notre approche ait montré certaines limites, dues notamment à la faible résolution taxonomique reliée à l'acquisition d'images par scanneur et à la faible résolution spatiale de la colonne d'eau pour tester l'effet des RUV, nos analyses ont néanmoins permis de mettre en évidence des phénomènes très clairs. Par exemple, nos résultats démontrent clairement des hypothèses basées sur les connaissances que nous avons sur le zooplancton, tel le couplage de certains taxons avec les ressources, thermiques ou trophiques, ou l'évitement des prédateurs. De plus, nos résultats suggèrent aussi de nouvelles pistes de recherche autour de phénomènes tels l'évitement de la compétition interspécifique et le couplage avec les ressources de haute qualité alimentaire.

Un des résultats les plus inattendus de cette recherche est le fait que *Daphnia* n'a pas montré de patron clair de DVM, ni de réponse claire à la prédation. Comme mentionné plus haut, la faible résolution taxonomique de notre approche pourrait expliquer pourquoi peu de variables montrent une relation significative avec la distribution verticale de ce taxon. La présence de plusieurs espèces ou de différentes stratégies anti-prédateurs n'est pas à exclure et nous avons en fait observé dans de nombreux lacs la présence d'individus avec des épines ou des protubérances céphaliques (casque). Malgré le fait que la prédation par les poissons ne montre pas d'effets directs chez ce taxon dans notre étude, ce développement morphologique a été démontré comme un moyen de protection contre la prédation par les planctivores et pourrait potentiellement être un effet indirect. Étonnement, les *Daphnia* de grosses tailles se retrouvent plus en surface que celles de taille moyenne. Cela reste à démontrer, mais ça pourrait également être relié à la présence de ces défenses morphologiques qui permettrait aux *Daphnia* d'utiliser des zones à risque de prédation. Bien que nous n'ayons pas trouvé de relation

avec les ressources trophiques, la relation avec la ressource thermique semble être plus claire. Effectivement, ce taxon est influencé par la profondeur de la thermocline et par le fait même amène ce taxon à avoir une augmentation de la température ambiante, ce qui fait augmenter leur taux métabolique, ce qui résulte à une augmentation de leur croissance. Cela concorde donc avec les résultats des autres études qui ont aussi montré que la croissance, notamment des juvéniles, est reliée à leur valeur sélective (Lampert, 1989).

Un des résultats les plus clairs a été obtenu pour *Holopedium*. Le fait que ce genre est représenté dans notre région par une seule espèce a probablement contribué à rendre le phénomène plus simple à analyser. Ce taxon a en fait montré un patron de migration inverse très clair, en accord avec la littérature (Tessier 1986, Magnan 1988) et une relation très claire avec les ressources alimentaires. Aussi bien le jour que la nuit on le retrouve en fait associer au pic de chlorophylle-a. La raison possible pour laquelle ce taxon est influencé par le positionnement du pic d'abondance des ressources de nourriture, et non du pic de ressources de meilleure qualité, est qu'il est un filtreur non-sélectif. Par ailleurs, ce taxon est aussi le seul à avoir démontré un patron clair de migration, inverse, dans les lacs à l'étude. L'absence de relation avec les prédateurs suggère que d'autres facteurs pourraient expliquer ce patron. Nous suggérons que la migration inverse retrouvée chez l'*Holopedium* pourrait être la conséquence de l'évitement de la compétition interspécifique avec les *Daphnia* car ce dernier taxon est connu pour être un plus fort compétiteur (Allan 1973; Tessier 1986, Jeziorski *et al.* 2015). Cela pousserait *Holopedium* à migrer plutôt en profondeur la nuit au lieu d'aller vers la surface pour tirer avantage des températures plus élevées. Bien que ces deux taxons soient connus pour s'alterner dans la saison en termes de biomasse dans lacs (Tessier 1986), le phénomène que nous suggérons, qui serait relié à une réduction du chevauchement de niche par ségrégation spatiale dans la colonne d'eau, est à notre connaissance nouveaux.

Nos résultats sont également assez clairs pour les Calanoida, bien que pour ce taxon les patrons soient bien plus complexes que chez *Holopedium*. Nous avons en fait montré qu'ils répondent fortement à la prédation par les poissons, la profondeur de la thermocline et aux ressources alimentaires. L'augmentation d'intensité de prédation par les poissons

amène ce taxon à se retrouver plutôt en profondeur. En plus de montrer l'importance de la prédation pour un taxon zooplanctonique que nous pensions être relativement bien protégés à cause de son comportement de fuite, ce résultat confirme aussi l'hypothèse selon laquelle la compétition interspécifique entre les différentes espèces de poissons dans les lacs boréaux pousserait SAFO à utiliser davantage la zone pélagique pour se nourrir sur le zooplancton. Même si nous n'avons pas pu mesurer directement le niveau de planctivorie des poissons dans les lacs, notre classification d'intensité de prédation démontre qu'elle a bien été faite même si elle était basée sur la présence des compétiteurs pour SAFO. Nos résultats concordent avec d'autres études faites dans des systèmes similaires (Magnan 1988; Filifon *et al.* 2019) confirmant que l'augmentation de compétition interspécifique pour SAFO lui impose de changer son alimentation plutôt vers la planctivorie. De plus, la prédation par les poissons est aussi en accord avec la différence observée entre les sélections de profondeur entre les classes de taille de ce taxon, due au fait que les plus gros sont plus vulnérables à la prédation par les poissons et se retrouvent plus en profondeur. Par ailleurs, la pression exercée par l'abondance des *Chaoborus* pourrait s'expliquer par le fait que la propre migration de ce prédateur vers le haut du lac, pousse ce taxon à se réfugier plutôt en profondeur pour éviter de se faire manger. Une analyse explicite plus complète des patrons de distribution verticale de *Chaoborus* pourrait apporter plus de réponses quant à l'effet de ces prédateurs. De plus, les Calanoida de grosses tailles ont démontré un avantage à sélectionner les profondeurs où les ressources de nourriture sont abondantes. Bien qu'une analyse taxonomique fine serait nécessaire pour confirmer ce point, nos résultats suggèrent que nous avons ici préférentiellement des Calanoida herbivores, plutôt que carnivores. Par contre, nos résultats montrent que ceux-ci semblent préférer les profondeurs où il y a des pics d'abondance plutôt que des pics de qualité de phytoplancton, à l'inverse de notre hypothèse du départ.

Pour les Cyclopoida, les résultats obtenus sont nettement moins clairs que pour les Calanoida, avec un R^2 ajusté relativement faible ($R^2_{\text{adj.}} = 0.27$) et une grande incertitude dans le choix des modèles. Des patrons très intéressants semblent néanmoins se dégager pour ce taxon. Tout d'abord *Chaoborus* semble avoir le plus gros impact sur la distribution

verticale des Cyclopoida, en poussant ces derniers à migrer vers la surface. Cela pourrait s'expliquer d'un côté qu'il y a évitement de ce prédateur, mais éventuellement par le fait même qu'il y a évitement de compétition interspécifique avec Calanoida, qui sont poussés plus en profondeur lorsque l'abondance de *Chaoborus* est grande. La prédation par les poissons semble aussi avoir un effet indirect sur ce taxon, résultant par une sélection de couches plus en profondeur par les Cyclopoida de grande taille afin d'éviter d'être consommée. Mais le résultat le plus intéressant est que, en accord avec nos prédictions, ce taxon semble avoir la capacité à adapter sa position dans la colonne d'eau afin de pouvoir sélectionner la nourriture de bonne qualité. Malgré le fait que dans ce taxon on pourrait retrouver à la fois des carnivores et des herbivores, l'importance des herbivores semble être très importante dans nos lacs (au tout de moins pendant l'été, car d'autres espèces pourraient dominer à d'autres moments de l'année). En montrant que du zooplancton à la capacité de sélectionner les profondeurs où se trouvent les phytoplanctons de bonne qualité nous semble être un résultat très novateur qui mérite une attention particulière.

Les limites de notre approche en termes de résolution taxonomique peuvent probablement expliquer le grand degré d'incertitude dans l'explication des patrons de distribution de *Daphnia* et des Cyclopidés. Dans le premier cas, il est possible que la présence de plusieurs espèces ait été reliée à la présence de stratégies anti-prédateur autres que la DVM, qui pourraient être aussi bien morphologiques (p. ex. présence d'épines) qu'au niveau des traits de vie (p. ex. réduction de la taille à la première reproduction). Dans le deuxième cas, la présence non détectée de plusieurs espèces aurait pu cacher une diversité trophique importante, étant donné que chez les Cyclopidés différents régimes alimentaires sont connus, dépendamment de l'espèce et du stade ontogénétique. Malgré ces limitations, notre analyse a néanmoins permis de mettre en évidence des liens entre la sélectivité du zooplancton et la qualité alimentaire, qui est un résultat tout à fait novateur. Le problème de la résolution taxonomique ne se posant pas pour *Holopedium*, représentée par une seule espèce, il serait intéressant de vérifier la diversité taxonomique pour les Calanoida, pour lesquels nos modèles permettent d'expliquer une grande partie de la variation dans les données. Nonobstant ces limitations, notre approche a permis de

mettre en évidence des patrons clairs suggérant que l'utilisation de l'approche par scanner pour ce type d'études peut être viable.

En conclusion, nos résultats montrent qu'autant les facteurs structurels (température et ressource alimentaires) et dynamiques (prédation) affectent la distribution des zooplanctons dans nos lacs, mais chacun de manière différente selon le taxon. Nos résultats ont démontré un patron robuste relativement à la distribution de la quantité de nourriture chez *Holopedium* et Calanoida, ainsi qu'un patron, bien que moins fort relativement à la qualité de la nourriture chez les Cyclopoida. *Daphnia* a aussi démontré une grande dépendance à la température pour son choix de sélection de profondeur. Somme tout étonnant, nous n'avons pas observé d'effet direct des propriétés optiques de l'eau (K_{dPAR}) dans nos modèles. En revanche, la distribution des ressources est clairement affectée par la transparence de l'eau (Fig. 1 – Chapitre II), montrant qu'il y a un effet indirect de la transparence des lacs sur la sélection de la profondeur par le zooplancton. En somme, cette étude démontre comment les interactions entre facteurs biotiques et abiotiques, aussi bien de nature ascendante (*bottom-up*) ou descendante (*top-down*) affectent le comportement du zooplancton qui au bout de la ligne n'est pas un joueur passif au sein des réseaux trophiques lacustres, tel que l'origine de son nom (plancton, du grec πλαγκτός, « à la dérive ») laisserait croire.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Adrian, R., and Frost, T. M. (1993). Omnivory in cyclopoid copepods: comparisons of algae and invertebrates as food for three, differently sized species. *Journal of Plankton Research*, 15(6), 643-658.
- Allan, J. D. (1973). Competition and the relative abundances of two cladocerans. *Ecology*, 54(3), 484-498.
- Alonso, C., Rocco, V., Barriga, J. P., Battini, M. A., and Zagarese, H. (2004). Surface avoidance by freshwater zooplankton: Field evidence on the role of ultraviolet radiation. *Limnology and Oceanography*, 49(1), 225-232.
- Bancroft, B. A., Baker, N. J., and Blaustein, A. R. (2007). Effects of UVB radiation on marine and freshwater organisms: a synthesis through meta-analysis. *Ecology Letters*, 10(4), 332-345.
- Barton K. 2012. CRAN – Package MuMIn. R package version.
- Bertolo, A., Carignan, R., Magnan, P., Pinel-Alloul, B., Planas, D., and Garcia, E. (2005). Decoupling of pelagic and littoral food webs in oligotrophic Canadian Shield lakes. *Oikos*, 111(3), 534-546.
- Bertolo, A., Pépino, M., Adams, J., and Magnan, P. (2011). Behavioural thermoregulatory tactics in lacustrine brook charr, *Salvelinus fontinalis*. *PLoS One*, 6(4), e18603.
- Bianchi, D., Galbraith, E. D., Carozza, D. A., Mislán, K. A. S., and Stock, C. A. (2013). Intensification of open-ocean oxygen depletion by vertically migrating animals. *Nature Geoscience*, 6(7), 545-548.
- Boily, V., Bertolo, A., Magnan, P., Martinoli, M. G., and Thérien, H. M. (2011). The effects of UVR irradiance and spectral composition on yellow perch (*Perca flavescens*) larvae survival. *Aquatic sciences*, 73(3), 345-354.
- Bollens, S. M., Rollwagen-Bollens, G., Quenette, J. A., and Bochdansky, A. B. (2011). Cascading migrations and implications for vertical fluxes in pelagic ecosystems. *Journal of Plankton Research*, 33(3), 349-355.
- Bottrell, H. H. (1975). The relationship between temperature and duration of egg development in some epiphytic Cladocera and Copepoda from the River Thames, Reading, with a discussion of temperature functions. *Oecologia*, 18(1), 63-84.

- Bourke, P., Magnan, P., and Rodríguez, M. A. (1999). Phenotypic responses of lacustrine brook charr in relation to the intensity of interspecific competition. *Evolutionary Ecology*, 13(1), 19-31.
- Brett, M. T., Kainz, M. J., Taipale, S. J., and Seshan, H. (2009). Phytoplankton, not allochthonous carbon, sustains herbivorous zooplankton production. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(50), 21197-21201.
- Brett, M., and Muller-Navarra, D. (1997). The role of highly unsaturated fatty acids in aquatic foodweb processes. *Freshwater Biology*, 38(3), 483-499.
- Brooks, J. L., and Dodson, S. I. (1965). Predation, body size, and composition of plankton. *Science*, 150(3692), 28-35.
- Burnham, K. P., and Anderson, D. R. 2002a. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach (Édition re; Springer-Verlag, ed.). New York: Springer-Verlag.
- Burnham, K. P., and Anderson, D. R. (2002b). Formal inference from more than one model: multimodel inference (MMI). *Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach*, 2nd ed. Springer-Verlag, New York, New York, 149-203.
- Camacho, A., Vicente, E., and Miracle, M. R. (2000). Ecology of a deep-living *Oscillatoria* (= *Planktothrix*) population in the sulphide-rich waters of a Spanish karstic lake. *Archiv für Hydrobiologie*, 148(3), 333-355.
- Carpenter, S. R., and Kitchell, J. F. (1996). The trophic cascade in lakes. Cambridge University Press. MA, USA Google Scholar.
- Cole, P. C., Luecke, C., Wurtsbaugh, W. A., and Burkart, G. (2002). Growth and survival of *Daphnia* in epilimnetic and metalimnetic water from oligotrophic lakes: the effects of food and temperature. *Freshwater Biology*, 47(11), 2113-2122.
- Dawidowicz, P., Pijanowska, J., and Ciechomski, K. (1990). Vertical migration of *Chaoborus* larvae is induced by the presence of fish. *Limnology and Oceanography*, 35(7), 1631-1637.
- De Meester, L., and Weider, L. J. (1999). Depth selection behavior, fish kairomones, and the life histories of *Daphnia hyaline* × *galeata* hybrid clones. *Limnology and Oceanography*, 44(5), 1248-1258.
- DeMott, W. R. (1986). The role of taste in food selection by freshwater zooplankton. *Oecologia*, 69(3), 334-340.

- DeMott, W. R. (1995). Food selection by calanoid copepods in response to between-lake variation in food abundance. *Freshwater Biology*, 33(2), 171-180.
- DeMott, W. R., Edington, J. R., and Tessier, A. J. (2004). Testing zooplankton food limitation across gradients of depth and productivity in small stratified lakes. *Limnology and Oceanography*, 49(4part2), 1408-1416.
- Dickman, E. M., Newell, J. M., González, M. J., and Vanni, M. J. (2008). Light, nutrients, and food-chain length constrain planktonic energy transfer efficiency across multiple trophic levels. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(47), 18408-18412.
- Dini, M. L., O'donnell, J., Carpenter, S. R., Elser, M. M., Elser, J. J., and Bergquist, A. M. (1987). *Daphnia* size structure, vertical migration, and phosphorus redistribution. *Hydrobiologia*, 150(2), 185-191.
- Dodson, S. (1988). The ecological role of chemical stimuli for the zooplankton: Predator-avoidance behavior in *Daphnia*. *Limnology and oceanography*, 33(6part2), 1431-1439.
- Dodson, S. (1990). Predicting diel vertical migration of zooplankton. *Limnology and Oceanography*, 35(5), 1195-1200.
- Drenner, R. W., Strickler, J. R., and O'Brien, W. J. (1978). Capture probability: the role of zooplankton escape in the selective feeding of planktivorous fish. *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 35(10), 1370-1373.
- Drouin, A., Sirois, P., and Archambault, P. (2009). Discriminating zooplankton communities in lakes with brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and in fishless lakes. *Ecoscience*, 16(3), 271-281.
- Dupuch, A., Magnan, P., Bertolo, A., Dill, L. M., and Proulx, M. (2009). Does predation risk influence habitat use by northern redbelly dace *Phoxinus eos* at different spatial scales? *Journal of Fish Biology*, 74(7), 1371-1382.
- Dupuch, A., Bertolo, A., Magnan, P. and Dill, L.M., (2014). Indirect effects of asymmetrical competition among top predators determine spatial patterns of predation risk for prey. *Aquatic sciences*, 76(4), 543-552.
- Fedorenko, A. Y. (1975). Instar and species-specific diets in two species of Chaoborus. *Limnology and Oceanography*, 20(2), 238-249.

- Filion, A., Rainville, V., P  pino, M., Bertolo, A., and Magnan, P. (2019). Alternative host identity and lake morphometry drive trematode transmission in brook charr. *Oecologia*, 190(4), 879-889.
- Gauthier, S., and Boisclair, D. (1997). The energetic implications of the diel onshore-offshore migration by dace (*Phoxinus eos* x *P. neogaeus*) in a small oligotrophic lake. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54(9), 1996-2006.
- Gelinas, M., and Pinel-alloul, B. (2008). Summer depth selection in crustacean zooplankton in nutrient-poor boreal lakes is affected by recent residential development. *Freshwater Biology*, 53(12), 2438-2454.
- Geller, W. (1986). Diurnal vertical migration of zooplankton in a temperate great lake (L. Constance): A starvation avoidance mechanism? *Archiv fuer Hydrobiologie, Supplement*, 74(1), 1-60.
- Gliwicz, M. Z. (1986). Predation and the evolution of vertical migration in zooplankton. *Nature*, 320(6064), 746-748.
- Gorsky, G., Ohman, M. D., Picheral, M., Gasparini, S., Stemmann, L., Romagnan, J. B., ... and Prejger, F. (2010). Digital zooplankton image analysis using the ZooScan integrated system. *Journal of plankton research*, 32(3), 285-303.
- Goyer, K., Bertolo, A., P  pino, M., and Magnan, P. (2014). Effects of lake warming on behavioural thermoregulatory tactics in a cold-water stenothermic fish. *PloS one*, 9(3), e92514.
- Grad, G., Williamson, C. E., and Karapelou, D. M. (2001). Zooplankton survival and reproduction responses to damaging UV radiation: a test of reciprocity and photoenzymatic repair. *Limnology and Oceanography*, 46(3), 584-591.
- Grosbois G, Mariash H, Schneider T. and Rautio M. (2017). Under-ice availability of phytoplankton lipids is key to freshwater zooplankton winter survival. *Scientific Reports* 7(1). 1-11.
- H  der, D. P., Kumar, H. D., Smith, R. C., and Worrest, R. C. (2007). Effects of solar UV radiation on aquatic ecosystems and interactions with climate change. *Photochemical & Photobiological Sciences*, 6(3), 267-285.
- Haney, J. F. and Hall, D. J. (1973). Sugar coated *Daphnia*: a preservation technique for Cladocera. *Limnology and Oceanography*, 18, 331-333.
- Hansen, P. J., Bj  rnsen, P. K., and Hansen, B. W. (1997). Zooplankton grazing and growth: Scaling within the 2-2,-  m body size range. *Limnology and oceanography*, 42(4), 687-704.

- Harden-Jones, F. R. (1968). Fish migration. Edward Arnold.
- Hansson, L. A. (2000). Induced pigmentation in zooplankton: a trade-off between threats from predation and ultraviolet radiation. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 267(1459), 2327-2331.
- Hansson, L.A. and Hylander, S., (2009). Size-structured risk assessments govern *Daphnia* migration. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1655), pp. 331-336.
- Havel J.E. (1987). Predator-induced defenses: A review. In: Kerfoot WC, Sih A (eds) *Predation, direct and indirect impacts on aquatic communities*. University Press of New England, Hanover, N.H., pp. 263-278.
- Hays, G. C. (2003). A review of the adaptive significance and ecosystem consequences of zooplankton diel vertical migrations. In *Migrations and Dispersal of Marine Organisms* (pp. 163-170). Springer Netherlands.
- Hessen, D. O., Alstad, N. E., and Skardal, L. (2000). Calcium limitation in *Daphnia magna*. *Journal of Plankton Research*, 22(3), 553-568.
- Hylander, S., Souza, M. S., Balseiro, E., Modenutti, B., and Hansson, L. A. (2012). Fish-mediated trait compensation in zooplankton. *Functional Ecology*, 26(3), 608-615.
- Jeziorski, A., Tanentzap, A. J., Yan, N. D., Paterson, A. M., Palmer, M. E., Korosi, J. B., ... and Cairns, A. (2015). The jellification of north temperate lakes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1798), 1-9.
- Kessler, K., and Lampert, W. (2004). Depth distribution of *Daphnia* in response to a deep-water algal maximum: the effect of body size and temperature gradient. *Freshwater Biology*, 49(4), 392-401.
- Kessler, K., Lockwood, R. S., Williamson, C. E., and Saros, J. E. (2008). Vertical distribution of zooplankton in subalpine and alpine lakes: Ultraviolet radiation, fish predation, and the transparency-gradient hypothesis. *Limnology and Oceanography*, 53(6), 2374-2382.
- Kettle, W. D., Moffett, M. F., and deNoyelles Jr, F. (1987). Vertical distribution of zooplankton in an experimentally acidified lake containing a metalimnetic phytoplankton peak. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 44(S1), s91-s95.

- Kirk, J. T. (1994). Light and photosynthesis in aquatic ecosystems. Cambridge university press.
- Lacasse, S., and Magnan, P. (1992). Biotic and abiotic determinants of the diet of brook trout, *Salvelinus fontinalis*, in lakes of the Laurentian Shield. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 49(5), 1001-1009.
- Lagergren, R., Leberfinger, K., and Stenson, J. A. (2008). Seasonal and ontogenetic variation in diel vertical migration of *Chaoborus flavicans* and its effect on depth-selection behavior of other zooplankton. Limnology and Oceanography, 53(3), 1083-1092.
- Lampert, W. (1989). The adaptive significance of diel vertical migration of zooplankton. Functional Ecology, 3(1), 21-27.
- Lampert, W. (1993). Ultimate causes of diel vertical migration of zooplankton: new evidence for the predator-avoidance hypothesis. In Diel vertical migration of zooplankton, 79-88.
- Larsson, P., and Lampert, W. (2011). Experimental evidence of a low-oxygen refuge for large zooplankton. Limnology and Oceanography, 56(5), 1682.
- Lass, S., and Spaak, P. (2003). Chemically induced anti-predator defences in plankton: a review. Hydrobiologia, 491(1-3), 221-239.
- Leech, D. M., and Williamson, C. E. (2001). In situ exposure to ultraviolet radiation alters the depth distribution of *Daphnia*. Limnology and Oceanography, 46(2), 416-420.
- Leech, D. M., Padeletti, A., and Williamson, C. E. (2005a). Zooplankton behavioral responses to solar UV radiation vary within and among lakes. Journal of Plankton Research, 27(5), 461-471.
- Leech, D. M., Williamson, C. E., Moeller, R. E., and Hargreaves, B. R. (2005b). Effects of ultraviolet radiation on the seasonal vertical distribution of zooplankton: a database analysis. Arch. Hydrobiologie, 162(4), 445-464.
- Leibold, M. A. (1990). Resources and predators can affect the vertical distributions of zooplankton. Limnology and Oceanography, 35(4), 938-944.
- Le Jeune, A. H., Bourdiol, F., Aldamman, L., Perron, T., Amyot, M., and Pinel-Alloul, B. (2012). Factors affecting methylmercury biomagnification by a widespread aquatic invertebrate predator, the phantom midge larvae *Chaoborus*. Environmental pollution, 165, 100-108.

- Levitan, O., Dinamarca, J., Zelzion, E., Lun, D. S., Guerra, L. T., Kim, M. K., . . . Falkowski, P. G. (2015). Remodeling of intermediate metabolism in the diatom *Phaeodactylum tricornutum* under nitrogen stress. *Proc Natl Acad Sci USA*, 112(2), 412-417.
- Loose, C. J., Von Elert, E., and Dawidowicz, P. (1993). Chemically-induced diel vertical migration in *Daphnia*: a new bioassay for kairomones exuded by fish. *Archiv für Hydrobiologie*, 126(3), 329-337.
- Loose, C. J., and Dawidowicz, P. (1994). Trade-offs in diel vertical migration by zooplankton: the costs of predator avoidance. *Ecology*, 75(8), 2255-2263.
- Lorenzen, C. J. (1967). Determination of chlorophyll and pheopigments: spectrophotometric equations. *Limnology and oceanography*, 12(2), 343-346.
- Lundsgaard, C., Olesen, M., Reigstad, M., and Olli, K. (1999). Sources of settling material: aggregation and zooplankton mediated fluxes in the Gulf of Riga. *Journal of marine systems*, 23(1), 197-210.
- Magnan, P. (1988). Interactions between brook charr, *Salvelinus fontinalis*, and non salmonid species: ecological shift, morphological shift, and their impact on zooplankton communities. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 45(6), 999-1009.
- Mariash, H. L., Cazzanelli, M., Kainz, M. J., and Rautio, M. (2011). Food sources and lipid retention of zooplankton in subarctic ponds. *Freshwater Biology*, 56(9), 1850-1862.
- Martin-Creuzburg, D., Sperfeld, E., and Wacker, A. (2009). Colimitation of a freshwater herbivore by sterols and polyunsaturated fatty acids. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1663), 1805-1814.
- Martin-Creuzburg, D. and Von Elert, E. (2009). Ecological significance of sterols in aquatic food webs. In *Lipids in Aquatic Ecosystems* (pp. 43-64). Springer New York.
- Morris, D.P., Zagarese, H., Williamson, C.E., Balseiro, E.G., Hargreaves, B.R., Modenutti, B. et al. (1995). The attenuation of solar UV radiation in lakes and the role of dissolved organic carbon. *Limnol. Oceanogr.*, 40, 1381-1391.
- Müller-Navarra, D. C. (2008). Food web paradigms: the biochemical view on trophic interactions. *International Review of Hydrobiology*, 93(4-5), 489-505.

- Murray, J., Hjort, J., Appellöf, A., Gran, H. H., and Helland-Hansen, B. (1912). The Depth of the Ocean: A General Account of the Modern Science of Oceanography Based Largely on the Scientific Researches of the Norwegian Steamer Michael Sars in the North Atlantic (Vol. 37). Macmillan.
- Neale, P. J., Davis, R. F., and Cullen, J. J. (1998). Interactive effects of ozone depletion and vertical mixing on photosynthesis of Antarctic phytoplankton. *Nature*, 392(6676), 585-589.
- Padisák, J., Barbosa, F. A. R., Koschel, R., and Krienitz, L. (2003). Deep layer cyanoprokaryota maxima in temperate and tropical lakes. *Archiv Für Hydrobiologie Beiheft Advances in Limnology*, 58, 175-199.
- Pannard, A., Planas, D., and Beisner, B. E. (2015). Macrozooplankton and the persistence of the deep chlorophyll maximum in a stratified lake. *Freshwater biology*, 60(8), 1717-1733.
- Park, S., Chandra, S., Müller-Navarra, D. C., and Goldman, C. R. (2004). Diel and vertical variability of seston food quality and quantity in a small subalpine oligomesotrophic lake. *Journal of Plankton Research*, 26(12), 1489-1498.
- Pastorok, R. A. (1981). Prey vulnerability and size selection by *Chaoborus* larvae. *Ecology*, 62(5), 1311-1324.
- Persaud, A. D., Moeller, R. E., Williamson, C. E., and Burns, C. W. (2007). Photoprotective compounds in weakly and strongly pigmented copepods and co-occurring cladocerans. *Freshwater Biology*, 52(11), 2121-2133.
- Peters, R. H., and Downing, J. A. (1984). Empirical analysis of zooplankton filtering and feeding rates. *Limnology and Oceanography*, 29(4), 763-784.
- Picheral, M., Colin, S., and Irisson, J. O. EcoTaxa, a tool for the taxonomic classification of images; 2017.
- Pinel-Alloul, B., Ghadouani, A., and Gélina, M. (2008). Development and persistence of deep chlorophyll maxima in oligotrophic lakes over the summer season. *Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie: Verhandlungen*, 30(3), 409-415.
- Pommier, J., Frenette, J. J., Massicotte, P., Lapierre, J. F., and Glémet, H. (2012). Seston fatty acid composition and copepod RNA: DNA ratio with respect to the underwater light climate in fluvial Lac Saint-Pierre. *Aquatic sciences*, 74(3), 539-553.

- Provencher, C., Bertolo, A., Magnan, P., and Martinoli, M. G. (2014). Modulation of specific apoptotic DNA fragmentation after short term exposure to natural UVR in fish larvae. *Open Journal of Apoptosis*, 2014.
- R Development Core Team. 2018. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0.
- Rautio, M., and Korhola, A. (2002). UV-induced pigmentation in subarctic *Daphnia*. *Limnology and Oceanography*, 47(1), 295-299.
- Rautio, M., and Tartarotti, B. (2010). UV radiation and freshwater zooplankton: damage, protection and recovery. *Freshwater Reviews: A Journal of the Freshwater Biological Association*, 3(2), 105-131.
- Ravet, J. L., Brett, M. T., and Arhonditsis, G. B. (2010). The effects of seston lipids on zooplankton fatty acid composition in Lake Washington, Washington, USA. *Ecology*, 91(1), 180-190.
- Reichwaldt, E. S., Wolf, I. D., and Stibor, H. (2005). Effects of a fluctuating temperature regime experienced by *Daphnia* during diel vertical migration on *Daphnia* life history parameters. *Hydrobiologia*, 543(1), 199-205.
- Ringelberg, J. (1981). On the variation in carotenoid content of copepods. *Limnol. Oceanogr.* 26, 995-997.
- Ringelberg, J. (1991). A mechanism of predator-mediated induction of diel vertical migration in *Daphnia hyalina*. *Journal of Plankton Research*, 13(1), 83-89.
- Ringelberg, J. (1999). The photobehaviour of *Daphnia* spp. as a model to explain diel vertical migration in zooplankton. *Biological Reviews*, 74(4), 397-423.
- Ringelberg, J. (2009). *Diel vertical migration of zooplankton in lakes and oceans: causal explanations and adaptive significances*. Springer Science & Business Media.
- Rodríguez-Ruiz, J., Belarbi, E.-H., Sánchez, J. L. G., and Alonso, D. L. (1998). Rapid simultaneous lipid extraction and transesterification for fatty acid analyses. *Biotechnology Techniques*, 12(9), 689-691.
- Roth, J. C. (1971). *The food of Chaoborus, a plankton predator in a southern Michigan lake* (Doctoral dissertation, University of Michigan).

- Rothhaupt, K. O. (1991). Variations on the zooplankton menu: A reply to the comment by Smith I. *Limnology and Oceanography*, 36(4), 824-827.
- Schneider, T., Grosbois, G., Vincent, W. F., and Rautio, M. (2016). Carotenoid accumulation in copepods is related to lipid metabolism and reproduction rather than to UV-protection. *Limnology and Oceanography*, 61(4), 1201-1213.
- Scully, N. M., and Lean, D. R. S. (1994). The attenuation of ultraviolet radiation in temperate lakes. *Ergebnisse der Limnologie*, 43, 135-135.
- Snucins, E., and Gunn, J. (2000). Interannual variation in the thermal structure of clear and colored lakes. *Limnology and Oceanography*, 45(7), 1639-1646.
- Stanley, D. R., and Wilson, C. A. (2004). Effect of hypoxia on the distribution of fishes associated with a petroleum platform off coastal Louisiana. *North American Journal of Fisheries Management*, 24(2), 662-671.
- Stenson, J. A. (1987). Variation in capsule size of *Holopedium gibberum* (Zaddach): a response to invertebrate predation. *Ecology*, 68(4), 928-934.
- Sterner, R. W., Elser, J. J., Fee, E. J., Guildford, S. J., and Chrzanowski, T. H. (1997). The light: nutrient ratio in lakes: the balance of energy and materials affects ecosystem structure and process. *The American Naturalist*, 150(6), 663-684.
- Stich, H.-B. and W. Lampert, (1984). Growth and reproduction of migrating and non-migrating *Daphnia* species under simulated food and temperature conditions of diurnal vertical migration. *Oecologia* 61, 192-196.
- Taipale, S., Strandberg, U., Peltomaa, E., Galloway, A. W., Ojala, A., and Brett, M. T. (2013). Fatty acid composition as biomarkers of freshwater microalgae: analysis of 37 strains of microalgae in 22 genera and in seven classes. *Aquatic Microbial Ecology*, 71(2), 165-178.
- Taipale, S. J., Brett, M. T., Hahn, M. W., Martin-Creuzburg, D., Yeung, S., Hiltunen, M., ... and Kankaala, P. (2014). Differing *Daphnia magna* assimilation efficiencies for terrestrial, bacterial, and algal carbon and fatty acids. *Ecology*, 95(2), 563-576.
- Tessier, A. J. (1986). Comparative population regulation of two planktonic cladocera (*Holopedium gibberum* and *Daphnia catawba*). *Ecology*, 67(2), 285-302.
- Thorp, J. H., and Covich, A. P. (2009). *Ecology and classification of North American freshwater invertebrates*. Academic press.

- Tiberti, R., and R. Iacobuzio. (2013). Does the fish presence influence the diurnal vertical distribution of zooplankton in high transparency lakes? *Hydrobiologia* 709, 27-39.
- Urmy, S. S., Williamson, C. E., Leach, T. H., Schladow, S. G., Overholt, E. P., and Warren, J. D. (2016). Vertical redistribution of zooplankton in an oligotrophic lake associated with reduction in ultraviolet radiation by wildfire smoke. *Geophysical Research Letters*, 43(8), 3746-3753.
- Vanderploeg, H. A., Pothoven, S. A., Krueger, D., Mason, D. M., Liebig, J. R., Cavaletto, J. F., ... and Ptacníková, R. (2015). Spatial and predatory interactions of visually preying nonindigenous zooplankton and fish in Lake Michigan during midsummer. *Journal of Great Lakes Research*, 41, 125-142.
- Vos, M., Flik, B. J., Vijverberg, J., Ringelberg, J., and Mooij, W. M. (2002). From inducible defences to population dynamics: modelling refuge use and life history changes in *Daphnia*. *Oikos*, 99(2), 386-396.
- Weider, L. J., and Lampert, W. (1985). Differential response of *Daphnia* genotypes to oxygen stress: respiration rates, hemoglobin content and low-oxygen tolerance. *Oecologia*, 65(4), 487-491.
- Wetzel, R. G. 2001. *Limnology: lake and river ecosystems*. Gulf Professional Publishing.
- Wilkinson, G. M., Carpenter, S. R., Cole, J. J., and Pace, M. L. (2014). Use of deep autochthonous resources by zooplankton: Results of a metalimnetic addition of ^{13}C to a small lake. *Limnology and Oceanography*, 59(3), 986-996.
- Williamson, C. E., and Magnien, R. E. (1982). Diel vertical migration in *Mesocyclops edax*: Implications for predation rate estimates. *Journal of Plankton Research*, 4(2), 329-339.
- Williamson, C. E., Sanders, R. W., Moeller, R. E., and Stutzman, P. L. (1996). Utilization of subsurface food resources for zooplankton reproduction: Implications for diel vertical migration theory. *Limnology and Oceanography*, 41(2), 224-233.
- Williamson, C. E., Olson, O. G., Lott, S. E., Walker, N. D., Engstrom, D. R., and Hargreaves, B. R. (2001). Ultraviolet radiation and zooplankton community structure following deglaciation in Glacier Bay, Alaska. *Ecology*, 82(6), 1748-1760.
- Williamson, C. E., Fischer, J. M., Bollens, S. M., Overholt, E. P., and Breckenridge, J. K. (2011). Toward a more comprehensive theory of zooplankton diel vertical migration: integrating ultraviolet radiation and water transparency into the biotic paradigm. *Limnology and Oceanography*, 56(5), 1603-1623.

- Winder, M., Boersma, M., and Spaak, P. (2003a). On the cost of vertical migration: are feeding conditions really worse at greater depths? *Freshwater Biology*, 48(3), 383-393.
- Winder, M., Buergi, H. R., and Spaak, P. (2003b). Seasonal vertical distribution of phytoplankton and copepod species in a high-mountain lake. *Arch. Hydrobiologie*, 158(2), 197-213.
- Wissel, B., and Ramacharan, C. W. (2003). Plasticity of vertical distribution of crustacean zooplankton in lakes with varying levels of water colour. *Journal of Plankton Research*, 25(9), 1047-1057.
- Yurista, P. M. (1999). Temperature-dependent energy budget of an Arctic Cladoceran, *Daphnia middendorffiana*. *Freshwater biology*, 42(1), 21-34.
- Zaret, T. M., and Suffern, J. S. (1976). Vertical migration in zooplankton as a predator avoidance mechanism. *Limnology and oceanography*, 21(6), 804-8.