

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

CROISSANCE DE L'ÉPINETTE NOIRE ET SÉQUESTRATION DU CARBONE  
DANS LES TOURBIÈRES FORESTIÈRES DE LA PESSIÈRE À MOUSSES DE  
L'OUEST DU QUÉBEC

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DE LA MAÎTRISE EN GÉOGRAPHIE

PAR

JOANNIE BEAULNE-RAYMOND

SEPTEMBRE 2020

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL  
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.10-2015). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

## REMERCIEMENTS

Je tiens d'abord à remercier ma directrice Michelle Garneau pour sa confiance, ses encouragements et son immense dévouement. Au cours de mon parcours universitaire, elle m'a offert d'innombrables opportunités pour lesquelles je lui serai toujours profondément reconnaissante. J'aimerais également remercier mon codirecteur Étienne Boucher pour sa grande disponibilité et son support essentiel alors que j'explorais toute la complexité de la dendrochronologie et des isotopes stables. Je remercie aussi sincèrement Gabriel Magnan qui, par ses connaissances, sa passion et sa grande générosité, est un précieux collègue et ami depuis mes débuts en recherche. Je tiens notamment à souligner son importante collaboration aux différentes étapes de ce projet.

Un merci spécial à Nicole Sanderson pour son aide avec la datation au plomb ainsi qu'à Pierre Grondin du Ministère des forêts, de la Faune et des Parcs (MFFP) pour sa contribution légendaire au travail de terrain. J'aimerais également souligner l'aide de Agnieszka Adamowicz et de Jean-François Hélie pour les analyses isotopiques. Je tiens à remercier Nolann Chaumont et Camille Lepage qui m'ont assistée avec enthousiasme à la fois sur le terrain et en laboratoire. Je remercie également les *Tourbeux.euses* pour leurs précieux conseils, leur grande aide et les nombreux échanges, notamment avec Éloïse, Gabriel, Guillaume, Léonie, Louis-Martin, Mylène, Nicole et Simon. Leur présence a définitivement été bénéfique à la réalisation de ce mémoire, tant au niveau académique que personnel.

Je souhaite remercier le Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG) ainsi que le Fonds de recherche du Québec – Nature et technologies

(FRQNT) qui grâce à leur soutien financier m'ont permis de me concentrer entièrement à la réalisation de ce projet de maîtrise.

À un niveau plus personnel, j'aimerais remercier mes parents, Claudine et Normand, pour leur support perpétuel. Ils sont pour moi une véritable source de bonheur et leur présence a été particulièrement précieuse au cours des trois dernières années. Je remercie également ma famille et mes ami.e.s qui ont su me soutenir et m'inspirer chacun.e à leur façon.

Et finalement, je tiens à souligner l'incroyable support de Sarah-Maude Cossette. Je la remercie pour sa grande écoute et sa simple présence qui aura su m'apaiser à maintes et maintes reprises. Je lui suis particulièrement reconnaissante d'avoir été aussi attentionnée et patiente dans les (trop) nombreux moments d'angoisse et de doute. C'est un véritable privilège de faire équipe au quotidien avec une personne aussi compréhensive. Merci pour tout, vraiment.

## AVANT-PROPOS

Ce mémoire est composé de cinq chapitres dont les trois premiers présentent la mise en contexte de la recherche, une description de la région d'étude ainsi que la méthodologie. Les résultats de la recherche et leurs interprétations sont présentés à l'intérieur de deux chapitres écrits sous la forme d'articles scientifiques. Le premier article, qui a été soumis à la revue *Forest Ecosystems* le 10 août 2020 (FECS-D-20-00236), présente les résultats relatifs à l'étude de la croissance de l'épinette noire en contexte de paludification par la combinaison des approches paléoécologique, dendrochronologique et géochimique. Le second article a été soumis à la revue *Scientific Reports* le 5 juin 2020. Ce dernier présente les résultats de l'évaluation du potentiel de séquestration du carbone des tourbières forestières boréales du Québec. J'ai moi-même rédigé l'ensemble des deux manuscrits, alors que Michelle Garneau, Étienne Boucher et Gabriel Magnan ont apporté commentaires et corrections sur les versions préliminaires.

## TABLE DES MATIÈRES

LISTE DES FIGURES.....	ix
LISTE DES TABLEAUX.....	xiv
LISTE DES ABRÉVIATIONS, SIGLES ET ACRONYMES .....	xv
LISTE DES SYMBOLES ET UNITÉS .....	xvii
RÉSUMÉ .....	xviii
CHAPITRE I.....	1
MISE EN CONTEXTE ET OBJECTIFS DE RECHERCHE .....	1
1.1 Contexte général .....	1
1.2 Processus de paludification.....	2
1.2.1 Définition et terminologie.....	2
1.2.2 Influence des facteurs autogènes et allogènes.....	4
1.2.3 Changement d'écosystème.....	6
1.3 Productivité forestière.....	7
1.4 Métabolisme des arbres .....	10
1.5 Séquestration du carbone.....	12
1.6 Objectifs de recherche .....	14
CHAPITRE II .....	16
RÉGION À L'ÉTUDE.....	16
2.1 Localisation de la région et du site d'étude .....	16
2.2 La pessière à mousses de la ceinture d'argile du Québec.....	18
2.2.1 Contexte géomorphologique .....	18
2.2.2 Climat, végétation et perturbations naturelles.....	21
2.2.3 Exploitation forestière.....	22

CHAPITRE III .....	23
MÉTHODOLOGIE.....	23
3.1 Sélection du site d'étude .....	23
3.2 Description du transect étudié .....	24
3.2.1 Acquisition des données topographiques .....	24
3.2.2 Relevés de végétation.....	24
3.3 Échantillonnage des carottes de tourbe.....	25
3.4 Traitements et analyses en laboratoire effectués sur les carottes de tourbe .....	25
3.4.1 Perte au feu.....	25
3.4.2 Analyse des macrorestes végétaux.....	26
3.4.3 Analyse des assemblages de thécamoebiens.....	27
3.4.4 Datations .....	29
3.4.5 Calculs du carbone des couches organiques du sol.....	30
3.5 Échantillonnage des arbres .....	31
3.6 Développement des séries dendrochronologiques.....	32
3.6.1 Préparation des échantillons.....	32
3.6.2 Mesure des largeurs de cerne .....	32
3.6.3 Interdatation .....	32
3.6.4 Standardisation.....	34
3.7 Données climatiques et relations cerne-climat .....	34
3.8 Analyses dendro-isotopiques.....	35
3.8.1 Préparation des échantillons.....	36
3.8.2 Extraction de l'alpha-cellulose.....	37
3.8.3 Mesure des ratios isotopiques .....	37
3.9 Calculs du carbone des arbres.....	38
 CHAPITRE IV .....	 40
PALUDIFICATION REDUCES BLACK SPRUCE GROWTH RATE BUT DOES NOT ALTER ECOPHYSIOLOGICAL MECHANISMS IN CANADIAN BOREAL FORESTED PEATLANDS .....	40
4.1 Background.....	42
4.2 Methods .....	44
4.2.1 Study area.....	44
4.2.2 Sampling .....	45
4.2.3 Peat-based paleoecohydrological reconstructions.....	46

4.2.4	Peat core chronologies .....	47
4.2.5	Black spruce radial growth analysis.....	47
4.2.6	Isotopic analysis of tree rings.....	48
4.3	Results .....	50
4.3.1	Paleoecohydrological reconstructions.....	50
4.3.2	Black spruce radial growth.....	51
4.3.3	Stem growth response to climate .....	52
4.3.4	Trends in $\delta^{13}\text{C}$ , $\delta^{18}\text{O}$ , and iWUE.....	52
4.4	Discussion.....	53
4.4.1	Synchronous changes in iWUE over time .....	54
4.4.2	Stem growth is decoupled from iWUE variations .....	56
4.4.3	A shift in tree response to climate in the 1980s .....	58
4.5	Conclusions .....	60
4.6	Declarations.....	61
4.7	References.....	62
4.8	Figures .....	70
4.9	Supplementary material.....	75
CHAPITRE V .....		85
PEAT DEPOSITS STORE MORE CARBON THAN TREES IN FORESTED PEATLANDS OF THE BOREAL BIOME.....		85
5.1	Introduction.....	86
5.2	Results .....	88
5.2.1	Peat and tree chronologies .....	88
5.2.2	Tree aboveground biomass .....	89
5.2.3	Carbon accumulation data.....	90
5.3	Discussion.....	91
5.4	Methods .....	95
5.4.1	Study area.....	95
5.4.2	Fieldwork .....	96
5.4.3	Peat core chronologies .....	97
5.4.4	Identification of past fire events.....	97
5.4.5	Tree-ring analysis.....	98
5.4.6	Carbon data from organic layers and tree aboveground biomass .....	98
5.5	References.....	99



5.6 Acknowledgements.....	104
5.7 Figures .....	105
5.8 Supplementary material .....	110
CONCLUSION.....	113
ANNEXE A .....	119
DÉVELOPPEMENT D'UNE FONCTION DE TRANSFERT BASÉE SUR LES THÉCAMOEBIENS .....	119
ANNEXE B.....	122
DONNÉES CLIMATIQUES DE LA RÉGION D'ÉTUDE.....	122
ANNEXE C.....	124
NOTIONS THÉORIQUES SUR les RATIOS ISOTOPIQUES DU CARBONE ( $\delta^{13}\text{C}$ ) ET DE L'OXYGÈNE ( $\delta^{18}\text{O}$ ) .....	124
RÉFÉRENCES.....	126

## LISTE DES FIGURES

- Figure 1.1 Diminution de la croissance en hauteur des arbres (*site index*) en lien avec l'épaisseur de matière organique au sol (Simard *et al.*, 2009)..... 8
- Figure 1.2 Comparaison des réserves de carbone de la biomasse aérienne des arbres (épinette noire) et du sol organique dans la ceinture d'argile de l'ouest du Québec (Modifié de Magnan *et al.*, 2020). Les sites L1 et V1 correspondent à des milieux relativement ouverts (tourbières forestières), alors que les sites L4 et V4 sont davantage forestiers (forêts en voie de paludification). ..... 13
- Figure 2.1 (a) Localisation du site d'étude Casa (point rouge) dans la ceinture d'argile (ligne pointillée) de la pessière à mousses de l'ouest du Québec et (b) photo prise au site Casa..... 17
- Figure 2.2 Schématisation de la déglaciation dans la région des basses-terres de l'Abitibi et de la baie James vers 8 000 cal a BP (Modifié de Roy *et al.*, 2015).19
- Figure 2.3 Extrait de la carte des dépôts de surface du secteur Villebois, Val-Paradis, Beaucanton montrant la limite sud de la répartition du till de Cochrane (Modifié de GRES-UQAT, 2013)..... 20
- Figure 3.1 Schématisation de l'échantillonnage des arbres au sein des trois sites étudiés. Les éléments représentés ne sont pas à l'échelle. .... 31
- Figure 4.1 Location of the studied Casa boreal forested peatland (red dot). ..... 70

- Figure 4.2 Schematic of the three sites along the study transect. Relative altitude of the organic layer (green) and the mineral surface (grey) are shown. Black rectangles represent the locations of the sampled peat cores. The dotted blue line indicates the water table level measured on the field. Trees are not to scale but are representative of variations in canopy openness along the transect..... 71
- Figure 4.3 WTD reconstructions for the post-fire period based on testate amoeba records. Error bars of both WTD reconstructions and age-depth modelling are shown by pale thin lines..... 71
- Figure 4.4 Mean annual basal area increment of black spruce trees since their establishment after the last fire event. The decrease in sample depth at CAS100 since 2000 is explained by some trees for which the latest rings were partly absent. See Fig. S4.4 for basal area increment (BAI) distribution..... 72
- Figure 4.5 Pearson correlations between (a) standardized ring-width and monthly temperature, and (b) standardized ring-width and monthly precipitation for the periods 1950-1980 and 1981-2013. Correlation coefficients were calculated from March to September of the current year and the year preceding ring formation. Months from the previous year of stem growth are marked with an asterisk and significant correlations ( $p < 0.05$ ) are marked with crosses. Results from CAS0, CAS50, and CAS100 are shown in black, red, and blue respectively. .... 73
- Figure 4.6 Black spruce ecophysiological response to rising  $c_a$  based on five-year resolution  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{18}\text{O}$  analyses for the period 1919-2018. (a) Tree-ring  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{13}\text{C}$ -derived ecophysiological parameter values ( $c_i$ ,  $c_i/c_a$ ,  $c_a - c_i$ ,  $i\text{WUE}$ ); (b) tree-ring  $\delta^{18}\text{O}$  values. Results from CAS0, CAS50, and CAS100 are shown in black, red, and blue respectively. .... 74

- Figure S4.1 Photographs of the Casa forested peatland showing sites CAS100 (top) and CAS0 (bottom). ..... 78
- Figure S4.2 Plant macrofossil diagrams of three peat cores analysed. Data are presented in percentages (silhouettes) and in counts (bars, except for charcoals). The main peat components (%) are shown in the left column: *Sphagnum* (green), non-*Sphagnum* mosses (black), ligneous material (brown), Pteridophyte (orange), and *Cyperaceae* (white). The visual decay index, the dry density of peat, and the water table depth (WTD) reconstructions from testate amoeba assemblages (see Fig. S4.3) are also presented in the right columns. .... 79
- Figure S4.3 Testate amoeba diagrams. Diagrams show the abundance (%) of the dominant taxa in the three peat cores analysed. The water table depth (WTD) values inferred from testate amoeba records are presented in the right column (high values indicate dry conditions). Blanks in WTD reconstructions are due to exceptionally low test concentrations in some horizons, where the minimum count (20 tests) was not reach. The main peat components (%) are shown in the left column: *Sphagnum* (green), non-*Sphagnum* mosses (black), ligneous material (brown), Pteridophyte (orange), and *Cyperaceae* (white). ..... 80
- Figure S4.4 Basal area increment distribution between the 25<sup>th</sup> and the 75<sup>th</sup> quantiles. Sites CAS0, CAS50, and CAS100 are shown in black, red, and blue respectively. The solid line represents the mean annual values of each site. .... 81
- Figure S4.5 Raw tree-ring-width series and standardized ring-width series. Sites CAS0, CAS50, and CAS100 are shown in black, red, and blue respectively. .... 81

- Figure S4.6 March to September climate trends in the study area for the period 1950-2013. (a) precipitation, (b) temperature, and (c) growing degree days ( $>0^{\circ}\text{C}$ ). Linear trends are shown by dotted lines. Data were extracted from McKenney et al. (2011). ..... 82
- Figure 5.1 (a) Location of the studied boreal forested peatland (red dot) in the Clay Belt of eastern Canada. (b) Photograph of the sampling site CAS100..... 105
- Figure 5.2 Schematic representation of the transect and characteristics of the three study sites. The relative altitude of the organic layer and the mineral surfaces are shown in brown and grey respectively. Black rectangles correspond to the peat cores sampled and the dotted blue line illustrates the water table level measured on the field. Trees are not to scale but are representative of the variation in canopy openness with peat thickening. Tree counting was performed within a  $10\times 10$  m plot at each site..... 106
- Figure 5.3 Peat organic matter (OM) density, carbon accumulation rates (CAR) and charcoal records from the three studied peat cores along the transect. Dashed lines indicate the last fire event above which RERCA were calculated..... 107
- Figure 5.4 Mean annual cumulative biomass of twenty black spruce trees per site. Results from CAS0, CAS50 and CAS100 are presented in black, red, and blue respectively. .... 108
- Figure 5.5 (a) C stocks accumulated since peat initiation and (b) the last 200 years (post-fire). In brown, C stocks in peat deposits and in black, tree aboveground biomass at each site. Peat basal ages are 1255, 7667 and 7522 cal yr BP for sites CAS0, CAS50 and CAS100 respectively. Tree minimal age is 180 years old for the three sites..... 108

Figure S5.1 Age-depth models for each peat core developed using the rbacon package in R (version 2.3.9.1; Blaauw & Christen, 2019). Dotted grey lines indicate the 95% confidence intervals and the blue shapes show the calibrated ages. Dashed lines indicate the last fire event. ....	110
Figure B.1 Données climatiques annuelles de la région d'étude pour la période 1950-2013 : (a) précipitations totales, (b) températures moyennes et (c) nombre de degrés-jour de croissance > 0°C. Les données ont été extraites de la base de données de McKenney <i>et al.</i> (2011). ....	122
Figure B.2 Températures annuelles moyennes par saison de la région d'étude pour la période 1950-2013. Les données ont été extraites de la base de données de McKenney <i>et al.</i> (2011). ....	123

## LISTE DES TABLEAUX

Table 4.1 Characteristics of the three study sites.....	75
Table S4.1 Radiocarbon ( $^{14}\text{C}$ ) dates.....	83
Table 5.1 Long-term apparent rate of carbon accumulation (LORCA) and recent apparent rate of carbon accumulation (RERCA) data for the three study sites.....	109
Table S5.1 Radiocarbon ( $^{14}\text{C}$ ) date results.....	111
Table S5.2 Results of $^{210}\text{Pb}$ dating.....	112

## LISTE DES ABRÉVIATIONS, SIGLES ET ACRONYMES

<i>a</i>	Fractionnement isotopique du carbone lors de la diffusion du CO <sub>2</sub> à travers les stomates (4,4‰)
<i>A</i>	Taux de photosynthèse
AMS	<i>Accelerator mass spectrometry</i> (spectrométrie de masse par accélérateur de particules)
<i>b</i>	Fractionnement isotopique du carbone lors de sa fixation par l'enzyme Rubisco (27‰)
BAI	<i>Basal area increment</i> (accroissement en surface terrière)
BP	<i>Before present</i> (avant l'actuel)
<i>c<sub>a</sub></i>	Concentration de CO <sub>2</sub> atmosphérique
<i>c<sub>i</sub></i>	Concentration de CO <sub>2</sub> intercellulaire de la feuille
cal BP	<i>Calibrated years before present</i> (années étalonnées avant l'actuel)
C	Carbone
CAR	<i>Carbon accumulation rate</i> (taux d'accumulation du carbone)
CCA	<i>Canonical correspondence analysis</i> (analyse canonique des correspondances)
CE	<i>Common era</i> (ère commune)
CH <sub>3</sub> COOH	Acide acétique
CH <sub>4</sub>	Méthane
CO <sub>2</sub>	Dioxyde de carbone
CPRS	Coupe avec protection de la régénération et des sols
DBH	<i>Diameter at breast height</i> (diamètre à hauteur de poitrine)
DCA	<i>Detrended correspondence analysis</i> (analyse factorielle des correspondances redressées)
DHP	Diamètre à hauteur de poitrine
e.g.	<i>exempli gratia</i> (par exemple)
<i>et al.</i>	<i>et alius</i> (et autres)
ex.	Exemple
GEOTOP	Centre de recherche sur la dynamique du système Terre



GRES	Groupe de Recherche sur l'Eau Souterraine
$g_s$	Conductance stomatique
H <sub>2</sub> O <sub>2</sub>	Peroxyde d'hydrogène
HCl	Chlorure d'hydrogène
HNO <sub>3</sub>	Acide nitrique
i.e.	<i>id est</i> (c'est-à-dire)
iWUE	<i>Intrinsic water use efficiency</i> (efficacité intrinsèque de l'utilisation de l'eau)
KOH	Hydroxyde de potassium
LORCA	<i>Long-term apparent rate of carbon accumulation</i> (taux apparent d'accumulation du carbone à long terme)
NaClO <sub>2</sub>	Chlorite de sodium
NaOH	Hydroxyde de sodium
O	Oxygène
Pb	Plomb
Po	Polonium
PVC	Polychlorure de vinyle
RERCA	<i>Recent apparent rate of carbon accumulation</i> (taux apparent récent d'accumulation du carbone)
RMSEP	<i>Root mean square error</i> (erreur quadratique moyenne)
s.d.	Sans date
SLAP	<i>Standard Light Antarctic Precipitation</i>
SMA	Spectrométrie de masse par accélérateur
spp.	Sous-espèce
UQAM	Université du Québec à Montréal
UQAT	Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue
VPDB	<i>Vienna Pee Dee Belemnite</i>
VSMOW	<i>Vienna Standard Mean Ocean Water</i>
WA.inv.tol	<i>Weighted average with tolerance down-weighting and inverse deshrinking</i>
WTD	<i>Water table depth</i> (profondeur de la nappe phréatique)

## LISTE DES SYMBOLES ET UNITÉS

$<$	Inférieur à
$\leq$	Inférieur ou égal à
$>$	Supérieur à
$\Delta$	Delta
$\sim$	Environ
$\approx$	Presque égal à
$\pm$	Plus ou moins
$\delta$	Delta
$\text{‰}$	Pour mille
$\Delta\text{‰}$	Fractionnement isotopique
$\%$	Pourcentage
a	Année
$^{\circ}\text{C}$	Degré Celsius
cm	Centimètre
$\text{cm}^3$	Centimètre cube
g	Gramme
Gt	Gigatonne
ka	Millier d'années
kg	Kilogramme
km	Kilomètre
m	Mètre
$\text{m}^2$	Mètre carré
mg	Milligramme
mm	Millimètre
$\text{mm}^2$	Millimètre carré
$n$	Nombre
$p$	$p$ -value
$R^2$	Coefficient de détermination
$\mu\text{m}$	Micromètre
yr	<i>Year</i> (an)

## RÉSUMÉ

Les tourbières forestières, mises en place par le processus de paludification, sont largement répandues dans les régions boréales de l'hémisphère nord. Ces écosystèmes pourraient jouer un rôle majeur dans le cycle du carbone et l'atténuation des changements climatiques, mais leur fonction de séquestration du carbone ainsi que les mécanismes écophysologiques qui soutiennent la croissance des arbres dans ces milieux demeurent très peu documentés. Cette étude vise dans un premier temps à caractériser la croissance de l'épinette noire au sein des tourbières forestières boréales, en s'attardant aux mécanismes écophysologiques impliqués, puis à évaluer le potentiel de séquestration du carbone de ces écosystèmes. Trois sites représentant différents degrés de paludification (épaisseurs de tourbe) ont été sélectionnés dans une tourbière forestière de la pessière à mousses de l'ouest du Québec. Trois carottes de tourbe et soixante épinettes noires ont été analysées en combinant les approches paléoécophysologique (perte au feu, macrorestes végétaux, thécamoebiens, datations  $^{14}\text{C}$  et  $^{210}\text{Pb}$ ), dendrochronologique (croissance radiale) et géochimique ( $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{18}\text{O}$ ).

Les résultats montrent un déclin significatif de la croissance de l'épinette noire avec l'accumulation de couches organiques au sol. Les résultats n'ont toutefois montré aucune relation directe entre les variations du niveau de la nappe phréatique et la croissance des tiges. L'analyse des cernes d'arbre a révélé des tendances très similaires entre les trois sites en ce qui a trait aux relations cernes-climat et au comportement écophysologique de l'épinette noire. Ces résultats suggèrent que le métabolisme de celle-ci ainsi que sa réponse au climat sont très peu altérés par le degré de paludification. Une importante augmentation de l'efficacité intrinsèque d'utilisation de l'eau par les arbres de l'ordre de 40% a notamment été observée aux trois sites avec l'augmentation de la concentration de  $\text{CO}_2$  atmosphérique, mais cela ne s'est pas traduit par une croissance accrue des tiges. L'absence de stimulation de croissance pourrait s'expliquer par une allocation préférentielle du carbone aux racines plutôt qu'à la tige afin d'assurer une meilleure absorption des nutriments et un meilleur ancrage des arbres dans la tourbe. Une diminution de la sensibilité des arbres au climat et à l'augmentation de la concentration de  $\text{CO}_2$  atmosphérique a toutefois été observée à partir des années 1980. Celle-ci pourrait s'expliquer par l'âge du peuplement, un changement de stratégie dans l'allocation du carbone, l'abaissement apparent de la nappe phréatique observé récemment aux trois sites et/ou une diminution de la disponibilité des nutriments qui pourrait avoir limité l'assimilation du carbone.

Les données générées indiquent également que les tourbières forestières renferment des quantités importantes de carbone. Les taux apparents récents d'accumulation du carbone (RERCA) obtenus pour les trois sites ( $83,5-91,3 \text{ g C m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ ) sont très similaires aux valeurs observées dans les tourbières boréales non forestières. Toutefois, les faibles taux apparents d'accumulation à long terme du carbone (LORCA) des trois sites ( $6,0-18,0 \text{ g C m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ ) indiquent que les tourbières forestières sont des puits de carbone moins efficaces que les tourbières non forestières sur des échelles de temps millénaires. Les résultats suggèrent en effet une décomposition de la tourbe plus élevée et une combustion des horizons organiques plus importante lors de feux, considérant la plus grande biomasse ligneuse des tourbières forestières. La comparaison des stocks de carbone de la biomasse aérienne des arbres et des couches organiques du sol a révélé des valeurs significativement plus élevées dans les horizons de tourbe ( $22,6-66,0 \text{ kg m}^{-2}$ ) que dans les arbres ( $2,3-4,5 \text{ kg m}^{-2}$ ) pour tous les sites. La comparaison de ces données sur une période de temps équivalente (200 dernières années) a montré que les couches organiques peuvent avoir une plus grande capacité de stockage du carbone que les arbres, et ce, même dans une perspective à court terme (échelles de temps centenaires). Cette étude a permis de mieux comprendre la croissance de l'épinette noire et la dynamique du carbone au sein des tourbières forestières boréales et de souligner l'importance de l'accumulation de matière organique au sol pour la séquestration du carbone.

Mots-clés : biome boréal, carbone, écophysiologie, épinette noire, isotope stable, paléoécologie, paludification, productivité forestière, tourbière forestière

## CHAPITRE I

### MISE EN CONTEXTE ET OBJECTIFS DE RECHERCHE

#### 1.1 Contexte général

Couvrant plus du tiers de la superficie du Québec, la forêt boréale constitue un écosystème fondamental à l'échelle planétaire, et ce, tant au niveau environnemental que socioéconomique (Bertrand et Levac, 2010). Elle contribue notamment à régulariser le climat en séquestrant une quantité importante de carbone dans ses sols et sa végétation (Brandt *et al.*, 2013; Kurz *et al.*, 2013), en plus de participer à d'autres cycles biogéochimiques comme celui de l'azote (Sponseller *et al.*, 2016). Cette vaste zone de végétation constitue également un réservoir de biodiversité et fournit des ressources renouvelables, tout en étant le lieu d'activités récréatives et économiques (Brandt, 2009).

Au Québec, la forêt boréale abrite notamment le domaine bioclimatique de la pessière à mousses qui est grandement mis en valeur par la prédominance de l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) BSP). Cette importante source de bois explique d'ailleurs la forte présence d'activités forestières sur le territoire. Les peuplements d'épinette noire sont entrecoupés de tourbières forestières qui occupent une superficie grandissante, particulièrement dans le sous-domaine de la pessière à mousses de l'ouest du Québec (Saucier *et al.*, 2009; Nappi, 2013). Ces tourbières ont une fonction écosystémique importante puisqu'elles permettent la séquestration d'une quantité significative de carbone par l'accumulation de matière organique au sol (Zoltai et Martikainen, 1996;

Lavoie *et al.*, 2005a; Magnan *et al.*, 2020). Elles sont toutefois caractérisées par une faible productivité ligneuse, ce qui pose un défi pour l'industrie forestière du Québec qui perd des superficies de coupe avec l'entourbement des forêts (Lavoie *et al.*, 2005b; Simard *et al.*, 2007).

Les tourbières forestières sont mises en place par le processus de paludification, lequel mène à la conversion graduelle des forêts en tourbières par l'accumulation de matière organique au sol (Payette, 2001). Ces écosystèmes, qui sont généralement caractérisés par un couvert forestier fermé à semi-ouvert et un horizon organique ayant une épaisseur de plus de 30 cm, sont largement répandus dans le biome boréal à l'échelle mondiale (Zoltai et Martikainen, 1996; Lavoie *et al.*, 2005b). Au Canada, près de la moitié des tourbières nordiques seraient forestières, ce qui représente approximativement 4% du territoire national (Webster *et al.*, 2018). Toutefois, leurs fonctions écosystémiques demeurent très peu documentées à ce jour. Dans le contexte actuel de crise climatique, il apparaît nécessaire de mieux comprendre la dynamique de ces écosystèmes afin de mieux orienter les pratiques d'aménagement au sein du biome boréal.

## 1.2 Processus de paludification

### 1.2.1 Définition et terminologie

La paludification fait référence à l'entourbement d'un site terrestre où la production de matière organique au niveau du sol excède sa décomposition (Charman, 2002). Cela se traduit par l'accumulation de matière organique, sous forme de tourbe, directement sur le substrat minéral ou encore sur des sites étant initialement relativement bien drainés et déjà colonisés par une végétation forestière. C'est le mode de formation et

d'expansion des tourbières le plus répandu en zone boréale (Payette, 2001; Charman, 2002).

L'accumulation de matière organique directement sur le substrat minéral fait référence à une paludification de type primaire ou édaphique (Payette, 2001). Celle-ci s'est majoritairement produite suite à l'exondation des terres subséquente au retrait des glaciers, des mers postglaciaires ou encore des lacs proglaciaires (Kuhry et Turunen, 2006; Ryden et Jeglum, 2006). La paludification primaire a lieu au sein de dépressions topographiques où le sol minéral saturé en eau ne permet pas la mise en place d'une végétation forestière (Korhola *et al.*, 2010). Ce type de paludification est jugé irréversible puisqu'il est principalement contrôlé par les conditions intrinsèques du milieu, soit la topographie et le type de substrat minéral (Laamrani *et al.*, 2014, 2015).

La paludification secondaire, ou successionnelle, est plutôt caractérisée par une accumulation de matière organique sur des sites forestiers étant initialement relativement bien drainés (Payette, 2001; Crawford *et al.*, 2003). Ce type d'entourbement s'explique par un changement des conditions hydrologiques induit par des facteurs allogènes (ex. climat, feu, coupe forestière) ou simplement par la succession autogène de l'écosystème (Charman, 2002; Ruppel *et al.*, 2013; Le Stum-Boivin *et al.*, 2019). La paludification secondaire participe à la fois au développement initial de tourbières et à l'expansion latérale de celles-ci (Korhola, 1996; Charman, 2002). Les tourbières forestières du biome boréal sont notamment mises en place par ce type de paludification. Ce processus est réversible puisque le passage d'un feu de sévère intensité peut éliminer la couche organique du sol et permettre le retour à un peuplement forestier sur substrat minéral (Lecomte *et al.*, 2006a; Simard *et al.*, 2007).

### 1.2.2 Influence des facteurs autogènes et allogènes

Le processus de paludification est influencé par une combinaison de facteurs autogènes, c'est-à-dire le type de substrat minéral et la topographie, et de facteurs allogènes, soit le climat et les feux.

La nature du substrat minéral est un élément clé pour l'initiation de l'entourbement puisqu'elle détermine la capacité de rétention en eau d'un site (Charman, 2002). Un sol à granulométrie très fine possède une imperméabilité qui limite le drainage et assure le maintien de conditions humides propices à l'accumulation de matière organique (Gorham, 1957). La topographie participe également au développement de tourbières en influençant le drainage de surface (Gorham, 1991; Lavoie *et al.*, 2007). Les dépressions topographiques sont d'abord une source de paludification primaire (Payette, 2001; Charman, 2002), alors que la topographie adjacente est déterminante dans l'expansion latérale de la tourbe, par son contrôle sur l'écoulement de l'eau (Emili *et al.*, 2006; Korhola *et al.*, 2010).

Le développement de milieux tourbeux est également étroitement lié à la présence de conditions fraîches et humides ainsi qu'à une faible évapotranspiration (Yu *et al.*, 2009). Le climat est donc un facteur important du processus de paludification puisqu'il détermine si le niveau d'humidité est suffisant pour mettre en place des conditions anaérobies favorables à l'accumulation de matière organique. Le climat interfère également sur le processus d'entourbement par son influence sur les feux (Lecomte *et al.*, 2005; Payette *et al.*, 2013; Pluchon *et al.*, 2014). Dans le contexte actuel des changements climatiques, il est possible que le réchauffement des températures engendre une plus grande production de matière organique, notamment par l'allongement de la saison de croissance, mais aussi un taux de décomposition et d'évapotranspiration plus élevé, dépendamment du régime des précipitations (Lavoie



*et al.*, 2005a). Étant donné la grande incertitude des prévisions des modèles climatiques en ce qui a trait aux précipitations d'une région donnée, les effets des changements climatiques sur le processus d'entourbement et l'évolution des tourbières forestières demeurent encore incertains (Lavoie *et al.*, 2005a; Bergeron *et al.*, 2010; Froking *et al.*, 2011).

Les feux influencent également l'entourbement d'un site en fonction des conditions climatiques, de la disponibilité des combustibles ligneux et de l'épaisseur de matière organique accumulée au sol (Kuhry, 1994; Zoltai *et al.*, 1998; Hellberg *et al.*, 2004; Camill *et al.*, 2009). Les tourbières forestières sont plus particulièrement sujettes au passage des feux en raison des conditions plus sèches et de la présence considérable de matière ligneuse comparativement aux tourbières non forestières (Zoltai *et al.*, 1998; Magnan *et al.*, 2012; van Bellen *et al.*, 2012). La sévérité du feu, définie par la couche de matière organique résiduelle (non brûlée), est déterminante dans l'évolution du processus de paludification (Nguyen-Xuan *et al.*, 2000; Fenton *et al.*, 2005). Les feux sévères, caractérisés par l'élimination complète de la matière organique (<5 cm résiduels), favorisent le retour au stade initial d'entourbement sur le substrat minéral ou encore la régénération des peuplements forestiers (Lecomte *et al.*, 2006b; Simard *et al.*, 2007). Les feux légers, qui ne consomment que partiellement la tourbe, permettent également un retour à des stades de paludification antérieurs, mais ils mettent en place des conditions propices à une accumulation rapide de matière organique (Lecomte *et al.*, 2005; 2006b; Simard *et al.*, 2007). La présence d'une couche organique résiduelle et la grande luminosité générée par l'ouverture de la canopée faciliteraient l'établissement et la croissance des sphaignes, qui à leur tour favorisent le développement d'un sol organique épais et la hausse des nappes phréatiques (Turetsky, 2003; Fenton *et al.*, 2005; Lecomte *et al.*, 2005; Fenton et Bergeron, 2006). L'absence prolongée de feux influence aussi le processus de paludification en permettant une accumulation de matière organique continue. Les longs cycles de feux constituent ainsi un facteur accentuant l'entourbement des forêts (Lecomte *et al.*, 2005; Simard *et al.*,

2007; Lafleur *et al.*, 2018). Le processus de paludification peut alors devenir irréversible puisque la combustion de la tourbe est généralement limitée aux premiers 15 cm de la surface du sol (Zoltai *et al.*, 1998; Lavoie *et al.*, 2005b).

### 1.2.3 Changement d'écosystème

En plus d'être caractérisé par une accumulation de matière organique au sol, le processus de paludification est associé à une remontée des nappes phréatiques ainsi qu'à l'établissement et l'expansion des sphaignes, ce qui engendre une diminution de la température du sol et de la disponibilité des nutriments (Heinselman, 1963; Van Cleve et Viereck, 1981; Bonan et Shugart, 1989; Fenton *et al.*, 2005). Il se crée alors une boucle de rétroaction positive qui contribue à la poursuite et à l'intensification de l'entourbement (Antonovsky *et al.*, 1987). Cela s'explique notamment par la capacité des sphaignes à modifier leur environnement afin de favoriser leur croissance aux dépens des autres végétaux présents (van Breemen, 1995). Pour ce faire, les sphaignes participent à rendre le milieu acide, pauvre en nutriments, frais et humide ainsi qu'anoxique (Klinger et Mankiewicz, 1990; van Breemen, 1995; Turetsky, 2003). Elles contribuent également à la remontée des nappes phréatiques en retenant l'eau par capillarité (Noble *et al.*, 1984; Malmer, 1993; Fenton et Bergeron, 2006) et permettent une accumulation de matière organique importante grâce à leur faible taux de décomposition (Moore *et al.*, 2007; Lang *et al.*, 2009; Fenton *et al.*, 2010). La paludification, qu'elle soit primaire ou secondaire, induit donc des changements importants au niveau de l'écosystème, lesquels affectent les fonctions écosystémiques des milieux touchés.

### 1.3 Productivité forestière

L'entourbement des forêts engendre de nouvelles conditions édaphiques qui peuvent rendre la croissance des arbres difficile. L'épinette noire, qui est prédominante dans les régions sujettes à l'entourbement, développe un système racinaire adventif qui demeure confiné aux premiers 20-30 cm de la surface du sol (Lieffers et Rothwell, 1987a; Simard *et al.*, 2009). Une accumulation importante de matière organique peut donc mener à un enracinement complet dans la tourbe où la quantité et la disponibilité des nutriments, notamment le phosphore et l'azote, sont très faibles (Van Cleve et Viereck, 1981; Taylor *et al.*, 1988; Prescott *et al.*, 2000). Cette situation peut entraîner des conséquences considérables sur la croissance des arbres puisque l'azote est déjà le nutriment le plus limitant dans les sols boréaux canadiens (Macdonald et Lieffers, 1990; Tamm, 1991; Vitousek et Howarth, 1991). Les conditions édaphiques fraîches et humides engendrées par le développement d'un horizon organique épais limitent également le développement et l'activité racinaire (Tryon et Chapin, 1983; Lafleur *et al.*, 2011a).

Ces conditions de croissance sont responsables d'une diminution de la productivité ligneuse qui est particulièrement observée dans l'ouest de la forêt boréale québécoise (Boudreault *et al.*, 2002; Harper *et al.*, 2003; Fenton *et al.*, 2005; Lavoie *et al.*, 2005b; Lecomte *et al.*, 2006a; Simard *et al.*, 2007). Une perte de productivité des forêts d'épinette noire de l'ordre de 50 à 80% a notamment été enregistrée au sein des basses-terres de l'Abitibi et de la baie James en lien avec le processus de paludification (Fig. 1.1; Simard *et al.*, 2007, 2009).

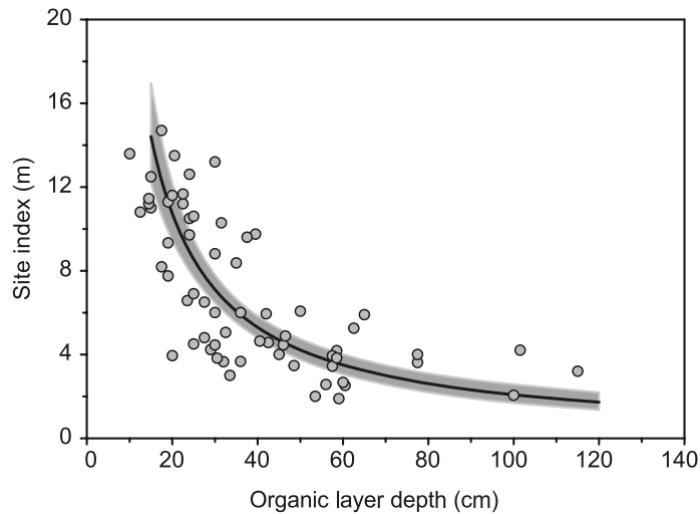


Figure 1.1 Diminution de la croissance en hauteur des arbres (*site index*) en lien avec l'épaisseur de matière organique au sol (Simard *et al.*, 2009).

La présence d'un substrat organique de quelques centimètres d'épaisseur est également suffisante pour nuire à l'établissement et la régénération des arbres (Zasada *et al.*, 1987; Greene *et al.*, 1999; Charron et Greene, 2002; Prescott *et al.*, 2000). Les conditions humides associées à l'entourbement peuvent mener à la mortalité des plantules lorsque les nappes phréatiques sont élevées (Lavoie *et al.*, 2005b) et la croissance rapide des sphaignes peut restreindre le développement des plants en entraînant leur enfouissement (Hörnberg *et al.*, 1997). Le processus d'entourbement peut ainsi limiter la croissance des arbres de cohortes successives et affecter la régénération d'un site lorsque la matière organique n'est pas consommée par un feu de sévère intensité (Foster, 1985; Zasada *et al.*, 1987). Cette situation peut d'ailleurs mener au retrait et à la disparition de forêts (Klinger, 1996; Crawford *et al.*, 2003). En effet, dans certaines régions, la limite des arbres se trouve à des latitudes où les conditions thermiques sont propices à la croissance des arbres, mais où la régénération est freinée par l'accumulation de matière organique au sol (Crawford *et al.*, 2003). Dans le contexte des changements climatiques, un allongement de la saison de croissance jumelé à un bilan hydrique positif (précipitations > évapotranspiration) pourrait favoriser

l'expansion des tourbières et ainsi mener au recul de l'interface tundra-taïga. Payette *et al.* (2013) ont d'ailleurs attribué le retrait du pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.) dans le nord-est du Québec au processus de paludification suscité par un changement des conditions hydroclimatiques. L'entourbement des forêts induit donc non seulement un déclin au niveau de la croissance des arbres, mais également une transformation de la dynamique spatiotemporelle des paysages.

Le développement de tourbières forestières engendre présentement une perte de volume de bois pour l'industrie forestière du Québec. Ainsi, diverses pratiques sylvicoles ont été mises de l'avant afin de limiter l'entourbement et assurer le rendement des peuplements forestiers. Suite à une conscientisation écologique amorcée dans les années 1990, la pratique des coupes à blanc a été remplacée par les coupes avec protection de la régénération et des sols (CPRS; Simard *et al.*, 2008). Bien que cette méthode respecte davantage l'intégrité des écosystèmes, elle favorise l'entourbement des forêts en limitant la perturbation et la dégradation de la matière organique (Fenton *et al.*, 2005; Lavoie *et al.*, 2005b; Nappi, 2013). Conséquemment, le drainage des sols a été envisagé comme solution, mais bien qu'il favorise la décomposition de la matière organique par l'abaissement de la nappe phréatique et l'aération du sol, il demeure très peu efficace en raison de la faible conductivité hydraulique des horizons organiques (Lieffers et Rothwell, 1987b; Prévost *et al.*, 1997; Jutras *et al.*, 2007). La fertilisation des sols, qui est peu pratiquée au Québec, n'est également pas garante d'un accroissement de la productivité forestière puisque les arbres peuvent demeurer déficients en nutriments (McLaren et Jeglum, 1998). Une telle pratique peut également être favorable à la croissance des sphaignes et ainsi accentuer l'entourbement (Rocheffort *et al.*, 1990; Vitt *et al.*, 2003). Le scarifiage, qui consiste à brasser mécaniquement le sol, permet de réduire l'épaisseur de la couche organique, d'augmenter la température du sol, de rendre disponibles certains éléments propices à la croissance des arbres et de mettre en place un substrat favorable à la germination et au développement des jeunes plants (Prévost, 1992; Prévost et Dumais, 2003). Cette

méthode de préparation de terrain est actuellement privilégiée au Québec, car son efficacité pour améliorer la croissance des arbres et la régénération des sites a été démontrée (Prévost et Dumais, 2003; Lafleur *et al.*, 2011b; Prévost et Dumais, 2018).

Ces techniques sylvicoles, qui favorisent la décomposition des couches organiques du sol, ne considèrent que très rarement la fonction de séquestration du carbone des écosystèmes tourbeux. Conséquemment, l'aménagement des sites sujets à l'entourbement implique généralement des conséquences environnementales importantes, notamment par le lessivage des nutriments et le relâchement par voie aquatique et atmosphérique du carbone séquestré dans les couches organiques du sol depuis parfois plusieurs milliers d'années (voir section 1.5).

#### 1.4 Métabolisme des arbres

Au cours des dernières années, plusieurs études se sont attardées à documenter les effets du processus de paludification sur la productivité forestière (ex. Lecomte *et al.*, 2006; Simard *et al.*, 2007, 2009) et à développer des pratiques d'aménagement pour réduire ou même inverser ce processus dans les régions boréales touchées (ex. Lavoie *et al.*, 2005; Bergeron *et al.*, 2007; Fenton *et al.*, 2009; Lafleur *et al.*, 2011b). Toutefois, les répercussions d'un tel processus sur le métabolisme des arbres, c'est-à-dire sur les échanges gazeux entre les feuilles et l'atmosphère, demeurent mal connues. De plus, l'influence d'une concentration de CO<sub>2</sub> atmosphérique élevée sur la croissance des arbres n'a jamais été étudiée dans les tourbières forestières boréales.

En forêts non paludifiées, une amélioration de l'efficacité intrinsèque de l'utilisation de l'eau (iWUE) par les arbres en lien avec la hausse de la concentration du CO<sub>2</sub> atmosphérique a été couramment observée à l'échelle globale, mais cela ne s'est pas

nécessairement traduit par une meilleure croissance des tiges (Peñuelas *et al.*, 2011; Lévesque *et al.*, 2014; van der Sleen *et al.*, 2014; Giguère-Croteau *et al.*, 2019). L'efficacité intrinsèque de l'utilisation de l'eau, définie par le rapport entre le carbone assimilé et l'eau perdue par transpiration, est à la fois fonction de la photosynthèse et de la conductance stomatique des arbres (Farquhar *et al.*, 1989; Ehleringer *et al.*, 1993). Une augmentation de l'iWUE peut ainsi être associée à un taux d'assimilation de carbone plus élevé, une fermeture des stomates ou encore une combinaison des deux (McCarroll *et al.*, 2009). L'absence de stimulation de croissance avec l'augmentation de la concentration de CO<sub>2</sub> atmosphérique peut s'expliquer par une allocation du carbone à d'autres composantes que la tige (ex. système racinaire; Vicca *et al.*, 2012; Fernández-Martínez *et al.*, 2014), par un stress hydrique (Silva et Horwath, 2013; Saurer *et al.*, 2014) ou encore par une limitation des nutriments (Norby *et al.*, 2010, Wieder *et al.*, 2015). Ainsi, une meilleure efficacité intrinsèque d'utilisation de l'eau par les arbres ne suffit pas pour générer une croissance accrue des tiges et ne se traduit pas nécessairement par une meilleure efficacité d'utilisation du carbone (Manzoni *et al.*, 2018). Les conditions édaphiques locales semblent effectivement avoir un rôle déterminant en ce qui a trait à la réponse des arbres à l'augmentation de la concentration du CO<sub>2</sub> atmosphérique (Peñuelas *et al.*, 2011; Lévesque *et al.*, 2014). L'étude des interactions entre la croissance des arbres et les conditions abiotiques du site est donc essentielle pour interpréter les changements au niveau du métabolisme des arbres. Les changements édaphiques induits par le processus d'entourbement pourraient modifier le comportement écophysologique des arbres des tourbières forestières boréales et altérer leur efficacité d'utilisation de l'eau et du carbone (Kreuzwieser et Gessler, 2010; Fernández-Martínez *et al.*, 2014).

## 1.5 Séquestration du carbone

Bien que le processus de paludification induise une perte de productivité forestière, il permet en contrepartie une grande séquestration du carbone par le développement d'un sol organique épais.

Au sein de la forêt boréale, le carbone est stocké à la fois dans la biomasse aérienne des végétaux et dans le sol. En présence de jeunes peuplements (<150 ans) non paludifiés où le sol organique est très mince, le carbone est principalement séquestré par les arbres (Nalder et Wein, 1999; Lecomte *et al.*, 2006b; Lafleur *et al.*, 2018). Toutefois, avec l'entourbement des forêts et la perte de biomasse aérienne qui lui est associée, la couche organique du sol devient éventuellement la principale réserve de carbone (Lecomte *et al.*, 2006b; Lafleur *et al.*, 2018). En étudiant les forêts en voie de paludification (<30 cm de matière organique) ainsi que les tourbières forestières boréales de l'ouest du Québec, Magnan *et al.* (2020) ont récemment observé des stocks de carbone de deux à cent fois plus élevés dans les sols organiques que dans la biomasse aérienne des arbres (Fig. 1.2). Ces résultats s'ajoutent à ceux de nombreuses études démontrant l'importance des milieux tourbeux comme puits de carbone (ex. Gorham, 1991; Bhatti *et al.*, 2003; Garneau *et al.*, 2014; Turetsky *et al.*, 2015). Garneau et van Bellen (2016) ont d'ailleurs noté que bien qu'elles occupent seulement ~10% de la superficie du Québec, les tourbières séquestrent neuf fois plus de carbone que les forêts, qui elles occupent 46% du territoire québécois. C'est plus de la moitié du carbone terrestre du Québec qui est stocké dans les tourbières de la province, ce qui représente 39,5 Gt équivalents de CO<sub>2</sub> et près de 500 ans d'émissions anthropiques au rythme actuel (Garneau et van Bellen, 2016).

Étant moins susceptibles aux feux que les forêts, les milieux tourbeux constituent également des puits de carbone d'une plus grande efficacité à long terme (Magnan *et*



*al.*, 2020). Les nappes phréatiques élevées et le maintien de conditions humides assurés par la capacité de rétention en eau des sphaignes protègent le sol des sécheresses et limitent la combustion en profondeur de l'horizon organique du sol lors d'un feu (Shetler *et al.*, 2008; Turetsky *et al.*, 2010; Terrier *et al.*, 2014). Ainsi, bien que les tourbières forestières contiennent une biomasse ligneuse relativement importante, elles demeurent moins fréquemment perturbées par les feux que les forêts environnantes sur sol minéral (Remy *et al.*, 2018). Les milieux tourbeux peuvent donc accumuler du carbone sur une période de plusieurs milliers d'années, contrairement aux forêts dont la capacité de séquestration du carbone est limitée par la longévité des arbres et le passage de feux qui rejette une quantité importante de CO<sub>2</sub> dans l'atmosphère (Urbanski, 2014; Körner, 2017). Le changement d'écosystème induit par l'entourbement des forêts peut donc mener à une modification des cycles de feux et avoir des répercussions considérables sur le cycle du carbone.

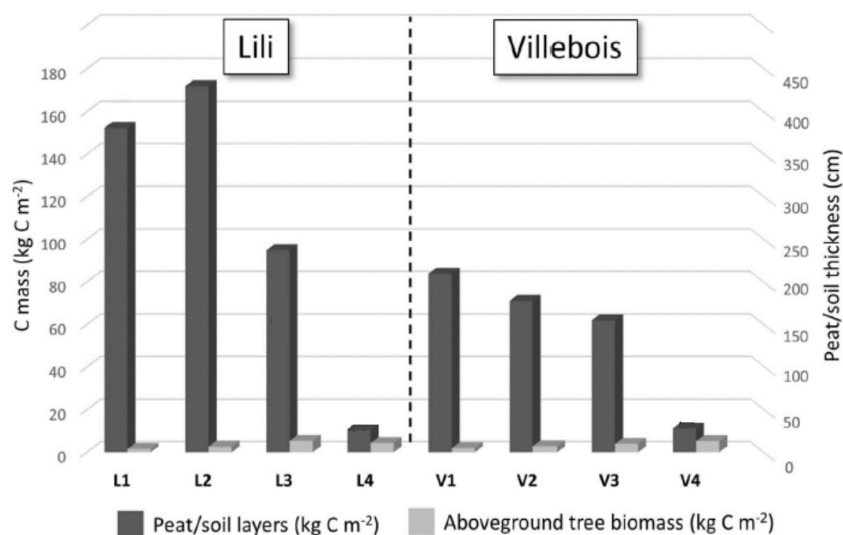


Figure 1.2 Comparaison des réserves de carbone de la biomasse aérienne des arbres (épinette noire) et du sol organique dans la ceinture d'argile de l'ouest du Québec (Modifié de Magnan *et al.*, 2020). Les sites L1 et V1 correspondent à des milieux relativement ouverts (tourbières forestières), alors que les sites L4 et V4 sont davantage forestiers (forêts en voie de paludification).

Dans le contexte des changements climatiques, le développement et la conservation de puits de carbone apparaissent nécessaires. En ce sens, plusieurs études se sont récemment concentrées sur le potentiel de séquestration du carbone des arbres (ex. Griscom *et al.*, 2017; Yosef *et al.*, 2018; Levis *et al.*, 2019; Bastin *et al.*, 2019). Toutefois, la restauration des forêts ainsi que les pratiques de boisement sont très coûteuses (Grainger, 1990; Chang, 1999) et l'effet fertilisant de l'augmentation de la concentration du CO<sub>2</sub> atmosphérique sur les arbres est négligeable (Peñuelas *et al.*, 2011; Lévesque *et al.*, 2014; van der Sleen *et al.*, 2014; Giguère-Croteau *et al.*, 2019). De leur côté, les tourbières forestières pourraient jouer un rôle naturel important dans le cycle du carbone et participer à réduire les efforts d'atténuation des changements climatiques. Cependant, la fonction de séquestration du carbone de ces écosystèmes demeure très peu documentée et elle est ainsi rarement prise en considération dans l'aménagement écosystémique de la forêt boréale (Simard *et al.*, 2008; Lafleur *et al.*, 2018).

## 1.6 Objectifs de recherche

Comme exposé dans le présent chapitre, la paludification engendre des changements importants au niveau de l'écosystème. Une perte de productivité forestière a déjà été documentée en lien avec l'accumulation de matière organique au sol et le développement de tourbières forestières dans la zone boréale. Toutefois, plusieurs incertitudes demeurent quant à la dynamique des tourbières forestières et au rôle qu'elles pourraient jouer dans le contexte des changements climatiques. Une meilleure compréhension de la croissance des arbres et de la séquestration du carbone dans ces écosystèmes en lien avec le processus d'entourbement est pourtant nécessaire afin de mieux orienter les pratiques d'aménagement au sein du biome boréal.

En ce sens, ce mémoire vise à caractériser le métabolisme de l'épinette noire au sein des tourbières forestières boréales de la pessière à mousses de l'ouest du Québec et à évaluer le potentiel de séquestration du carbone de ces écosystèmes à court et à long terme. Plus spécifiquement, les objectifs de l'étude sont de (1) évaluer la croissance de l'épinette noire en lien avec l'évolution des conditions du milieu, (2) caractériser la réponse écophysiological de l'épinette noire face à l'augmentation de la concentration atmosphérique de CO<sub>2</sub>, et (3) évaluer et comparer les stocks de carbone de l'horizon organique du sol et de la biomasse aérienne des arbres. Afin d'atteindre ces objectifs, une démarche novatrice combinant les approches paléoécophysiological, dendrochronologique et géochimique a été priorisée. Celles-ci permettent notamment de reconstituer les conditions d'entourbement à partir d'analyses effectuées sur des carottes de tourbe et d'étudier les interactions entre la croissance de l'épinette noire et les conditions du site. L'approche géochimique permet quant à elle d'étudier le comportement écophysiological de l'épinette noire, notamment par l'analyse des isotopes stables du carbone et de l'oxygène, et ainsi évaluer la réponse des arbres face aux changements climatiques dans un contexte de paludification.

## CHAPITRE II

### RÉGION À L'ÉTUDE

#### 2.1 Localisation de la région et du site d'étude

La région d'étude est située dans la partie supérieure de la province naturelle des basses-terres de l'Abitibi au sud de la baie James, dans l'ouest du Québec (Fig. 2.1). Ce territoire est modelé par une grande plaine argileuse (ceinture d'argile) dont l'altitude demeure en deçà de 400 mètres (Li *et al.*, 2014). La zone d'étude se trouve au sein du vaste domaine bioclimatique de la pessière à mousses, plus précisément dans la région écologique 6a (Plaine du lac Matagami), où le paysage plutôt homogène est fortement dominé par l'épinette noire (Blouin et Berger, 2005).

Le site d'étude Casa (49°33'06"N, 78°59'10"O; Fig. 2.1) est situé sur le territoire d'Eeyou Istchee Baie-James à 85 km au nord de la ville de La Sarre et à 100 km à l'ouest de la ville de Matagami. Le site Casa se trouve au sein d'une tourbière forestière qui est caractérisée par un gradient d'entourbement, le long duquel le couvert arborescent s'ouvre graduellement avec l'épaississement de la couche organique. L'horizon organique du sol varie entre 40 cm et plus d'un mètre d'épaisseur.

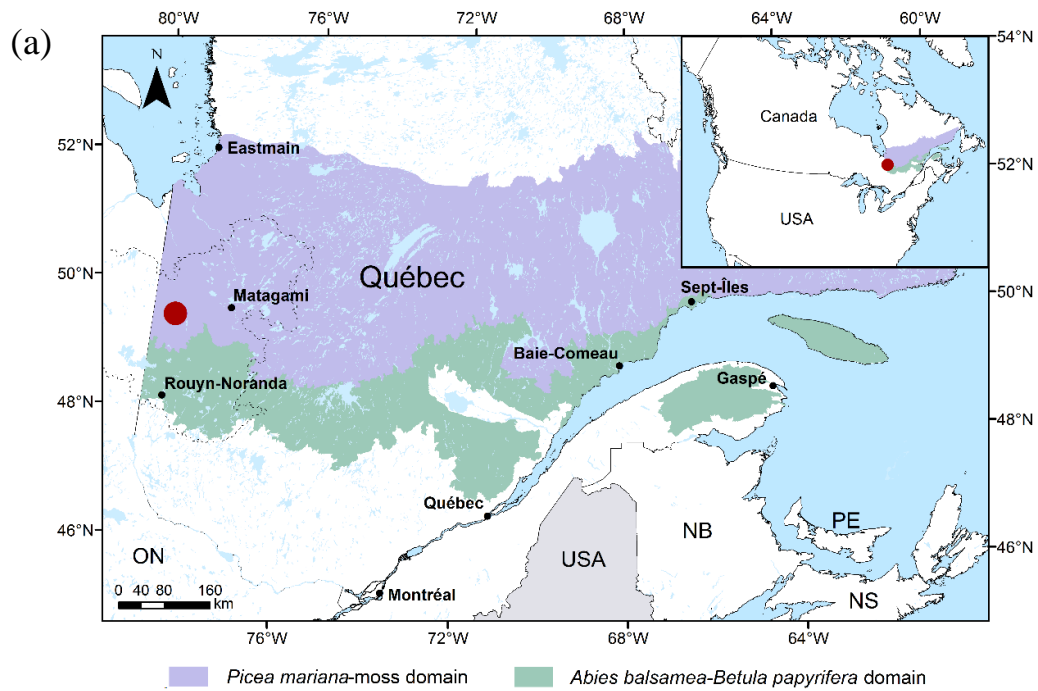


Figure 2.1 (a) Localisation du site d'étude Casa (point rouge) dans la ceinture d'argile (ligne pointillée) de la pessière à mousses de l'ouest du Québec et (b) photo prise au site Casa.

## 2.2 La pessière à mousses de la ceinture d'argile du Québec

La pessière à mousses de la ceinture d'argile du Québec est une région de prédilection pour étudier l'entourbement des forêts puisque le processus de paludification y est fortement répandu (Simard *et al.*, 2008; Nappi, 2013). Plusieurs chercheurs et chercheuses travaillant sur le sujet ont d'ailleurs déjà privilégié la ceinture d'argile de l'ouest du Québec comme lieu d'étude (ex. Fenton *et al.*, 2005; Lavoie *et al.*, 2007; Simard *et al.*, 2007; Laamrani *et al.*, 2014; Jacobs *et al.*, 2015; Le Stum-Boivin *et al.*, 2019; Magnan *et al.*, 2019). Les forêts de la région sont sujettes à l'entourbement en raison du climat relativement froid et humide, du relief plat, de la présence de dépôts de surface imperméables (argile et till de Cochrane) et du cycle de feux qui est relativement long (Bergeron *et al.*, 2004; Fenton *et al.*, 2005; Lavoie *et al.*, 2005b; Nappi, 2013). Tous ces éléments, détaillés dans la présente section, favorisent le maintien de conditions humides au niveau du sol et participent ainsi à l'entourbement des forêts.

### 2.2.1 Contexte géomorphologique

La dernière glaciation, survenue au cours du Wisconsinien supérieur, a modelé le territoire québécois avec le passage de l'Inlandsis laurentidien (secteur du Labrador). À la suite du dernier maximum glaciaire vers 21 ka cal a BP, la marge du glacier s'est progressivement retirée vers le nord avec le réchauffement graduel des températures (Dyke, 2004). Dans la région des basses-terres de l'Abitibi et de la baie James, une grande quantité d'eau de fonte s'est accumulée dans une dépression comprise entre la marge du glacier au nord et la ligne de partage des eaux entre les bassins versants du Saint-Laurent et de la baie James au sud (Fig. 2.2; Ménard, 2012; Roy *et al.*, 2015).

Cette accumulation d'eau a permis la formation du lac proglaciaire Ojibway vers 9 500 cal a BP (Veillette, 1994; Roy *et al.*, 2015). Ce dernier s'est déployé vers le nord suivant le retrait graduel de la marge glaciaire, jusqu'à occuper une grande partie des basses-terres de la baie James (Veillette, 1997; Roy *et al.*, 2011). Ayant atteint une profondeur de plus de 200 mètres (Veillette, 1994, Roy *et al.*, 2015), le lac Ojibway a permis le dépôt d'argiles glaciolacustres au-dessus du till déjà en place sur le territoire (Roy *et al.*, 2011). Vers 8 200 cal a BP, le recul de la marge glaciaire a finalement libéré la baie d'Hudson de son couvert de glace, menant à un drainage rapide du lac Ojibway dans la mer de Tyrrell (Vincent et Hardy, 1977; Roy *et al.*, 2015).

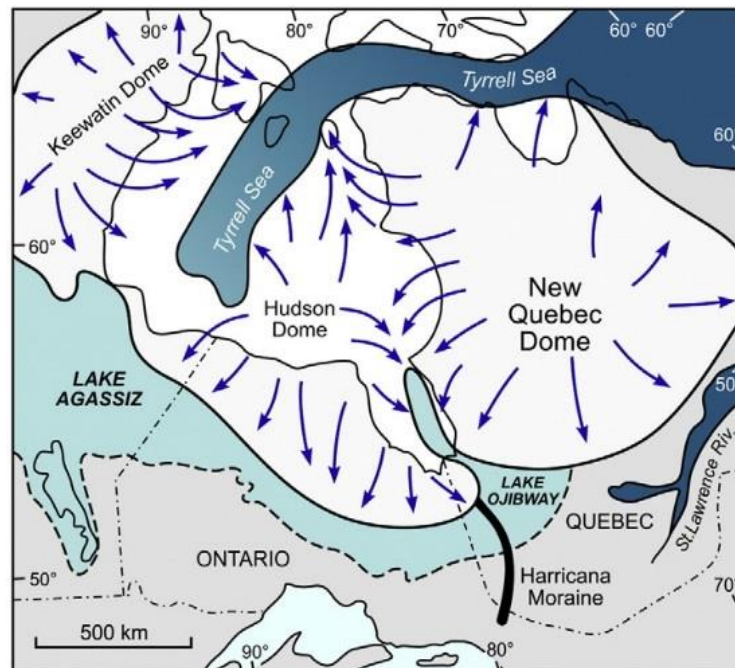


Figure 2.2 Schématisation de la déglaciation dans la région des basses-terres de l'Abitibi et de la baie James vers 8 000 cal a BP (Modifié de Roy *et al.*, 2015).

Parallèlement au développement du lac Ojibway, la fonte des glaces a mené à la scission de l'Inlandsis laurentidien en deux grands dômes : le dôme du Nouveau-

Québec et le dôme d'Hudson (Fig. 2.2; Hardy, 1977). Ce dernier a subi trois réavancées près de 400 ans avant la vidange du lac proglaciaire Ojibway, soit les épisodes de Cochrane I, Rupert et Cochrane II (Hardy, 1977; Roy *et al.*, 2015). Ces réavancées glaciaires ont laissé en place des dépôts compacts correspondant au till de Cochrane. Ce till possède une matrice silto-argileuse très fine en raison de l'avancée du glacier d'Hudson dans les sédiments glaciolacustres du bassin Ojibway (Roy *et al.*, 2011). Le site d'étude Casa se trouve au nord de la limite sud de la répartition du till de Cochrane (Fig. 2.3), ce qui confirme l'imperméabilité de son substrat argileux.

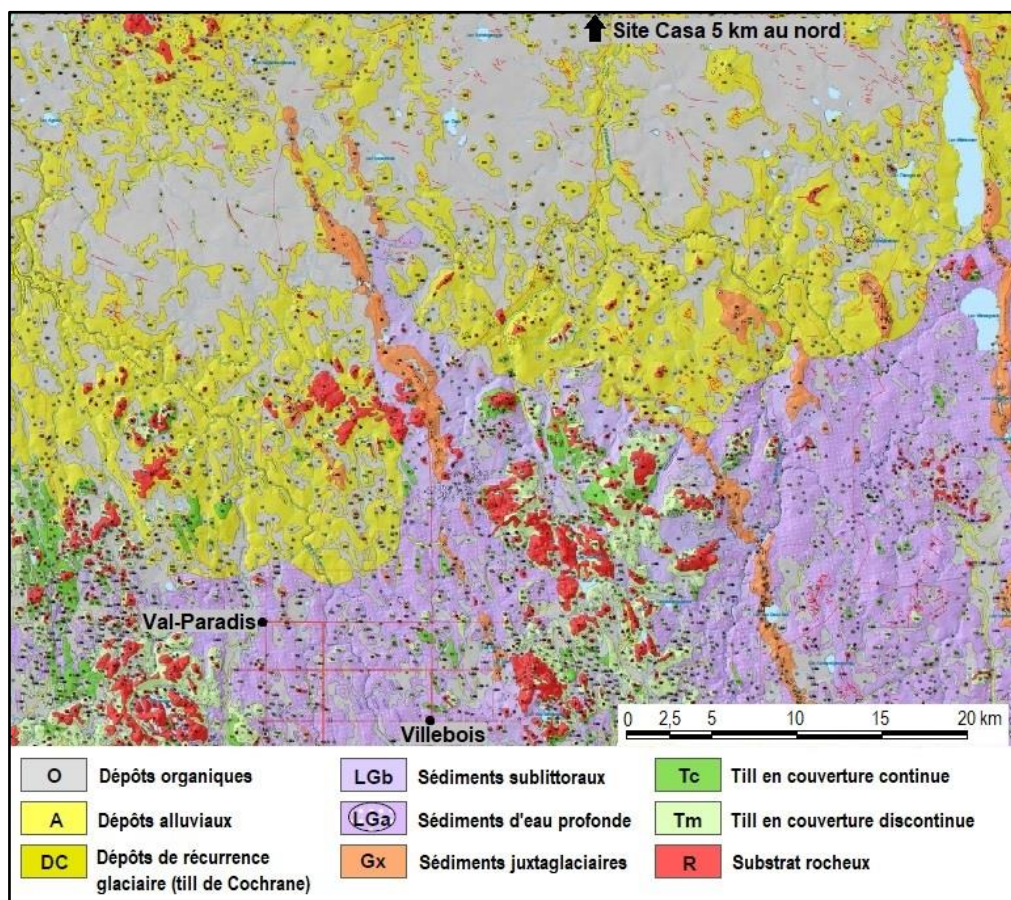


Figure 2.3 Extrait de la carte des dépôts de surface du secteur Villebois, Val-Paradis, Beaucanton montrant la limite sud de la répartition du till de Cochrane (Modifié de GRES-UQAT, 2013).



### 2.2.2 Climat, végétation et perturbations naturelles

Le climat de la région est de type subpolaire, subhumide et continental (Blouin et Berger, 2005). La température annuelle moyenne est de 0,3°C et les précipitations annuelles totalisent 818 mm (McKenney *et al.*, 2011). La durée de la saison de croissance varie entre 115 et 135 jours et le nombre de degrés-jours de croissance (> 5°C) oscille entre 950 et 1150 (Saucier *et al.*, 2009).

Le paysage végétal est caractérisé par une forêt coniférienne entrecoupée de tourbières qui sont pour la plupart forestières (Bergeron *et al.*, 1998). La strate arborescente est largement dominée par l'épinette noire, surtout en milieux mal drainés, mais le sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.), le pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.), le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.) et le bouleau blanc (*Betula papyrifera* Marsh.) peuvent également être dominants (Saucier *et al.*, 2009). La strate arbustive est essentiellement composée d'éricacées (*Vaccinium angustifolium*, *Rhododendron groenlandicum*, *Kalmia angustifolia*, *Chamaedaphne calyculata*) dont la densité augmente avec l'ouverture du couvert forestier. Le sol est couvert d'une strate muscinale composée de mousses (ex. *Pleurozium schreberi*, *Ptilium crista-castrensis*) et de sphaignes (ex. *Sphagnum capillifolium*, *Sphagnum angustifolium*), avec une prédominance des sphaignes dans les milieux humides et ouverts.

Les feux de forêt sont la principale perturbation naturelle présente au sein de la forêt boréale (Payette, 1992). Le cycle des feux dans la pessière à mousses de la ceinture d'argile du Québec était autrefois défini comme étant relativement court, soit de 100 à 200 ans (Saucier *et al.*, 2009). Bergeron *et al.* (2004, 2006) ont toutefois observé une diminution récente de la fréquence des feux sur le territoire qui serait attribuable aux changements climatiques. Le cycle des feux serait ainsi passé de 135 ans pour la période 1850-1920 à près de 400 ans depuis 1920 (Bergeron *et al.* 2004).

L'allongement de l'intervalle de feu a des conséquences importantes sur la végétation puisqu'il favorise notamment la mise en place de forêts inéquiennes et l'accumulation de matière organique au sol. Les épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette peuvent également avoir un effet sur la végétation et l'évolution des écosystèmes, mais les forêts de la région d'étude seraient peu fréquemment affectées par des épidémies sévères (Gray *et al.*, 2000; Morin *et al.*, 2009).

### 2.2.3 Exploitation forestière

Étant situé en plein cœur de la forêt boréale, le territoire des basses-terres de l'Abitibi et de la baie James est fortement dédié à l'exploitation forestière. Cela s'explique par la présence de grandes superficies de forêts d'épinette noire, une essence commerciale très recherchée pour sa résistance et la qualité de sa fibre (Viereck et Johnson, 1990; Girard-Côté *et al.*, 2006). L'économie des régions de l'Abitibi-Témiscamingue et du Nord-du-Québec est d'ailleurs grandement dépendante des activités forestières (Girard-Côté *et al.*, 2006; Hébert, 2010). Le secteur de l'exploitation des ressources naturelles, soit les forêts et les mines, représente à lui seul 14 et 10% des emplois pour les régions de l'Abitibi-Témiscamingue et du Nord-du-Québec respectivement, comparativement à 1% pour l'ensemble du Québec (Statistique Canada, s.d.).

La paludification constitue actuellement un enjeu important pour l'industrie forestière des basses-terres de l'Abitibi et de la baie James, étant donné qu'une part significative des surfaces boisées attribuées aux compagnies forestières sont situées au sein de forêts sujettes à l'entourbement (Prévost *et al.*, 2001; Lavoie *et al.*, 2005b; Lafleur *et al.*, 2018).

## CHAPITRE III

### MÉTHODOLOGIE

#### 3.1 Sélection du site d'étude

La région d'étude a été choisie en fonction de résultats d'études antérieures qui ont traité de l'entourbement des forêts dans les basses-terres de l'Abitibi et de la baie James (Fenton *et al.*, 2005; Simard *et al.*, 2007; Laamrani *et al.*, 2014; Jacobs *et al.*, 2015). Pour la sélection du site plus particulièrement, il était question d'avoir à la fois un peuplement uniforme avec des arbres suffisamment matures pour permettre des analyses dendrochronologiques et la présence d'une épaisseur variable de matière organique au sol afin de comparer différents degrés d'entourbement. Le site a été sélectionné suite à la consultation de cartes écoforestières et à des observations sur le terrain, mais aussi en fonction des résultats des études de Magnan *et al.* (2020) et Le Stum-Boivin *et al.* (2019) qui ont confirmé sa représentativité régionale. Le site Casa a été choisi puisqu'en plus d'être caractérisé par une forêt équienne d'épinettes noires matures, il présente un gradient d'épaisseur de tourbe intéressant. Suivant ce gradient, trois sites d'échantillonnage ont été établis le long d'un transect longitudinal de 100 mètres, soit à 0, 50 et 100 m. Dans le but d'alléger le texte, ces sites seront nommés CAS0, CAS50 et CAS100.

## 3.2 Description du transect étudié

### 3.2.1 Acquisition des données topographiques

Afin de bien caractériser le transect étudié, l'épaisseur de la matière organique, la profondeur de la nappe phréatique ainsi que l'altitude de la surface du sol ont été mesurées à intervalles systématiques de cinq mètres le long de celui-ci. L'utilisation d'un altimètre à haute résolution (ZIPLEVEL PRO-2000) a permis de dresser le profil topographique du transect en calculant la variation altitudinale de la surface. L'épaisseur de la matière organique accumulée au-dessus du substrat minéral a été mesurée à l'aide d'une sonde *Oakfield*, alors que la profondeur de la nappe phréatique a été obtenue avec l'altimètre. Les valeurs obtenues ont également été validées par des mesures prises manuellement à l'aide d'un ruban à mesurer. Pour ce faire, des trous d'approximativement 30 X 30 X 50 cm ont été creusés dans la tourbe aux mêmes cinq mètres que les mesures d'altitude, et ce, quelques heures avant la prise des mesures de profondeur afin de permettre à la nappe phréatique de se stabiliser.

### 3.2.2 Relevés de végétation

Pour chacun des sites d'échantillonnage, deux relevés de végétation ont été réalisés sur des superficies de 1 m<sup>2</sup> afin de caractériser principalement les strates muscinale et arbustive. Pour ce qui est de la description du couvert arborescent, dix placettes adjacentes de 10 X 10 m ont été réparties le long du transect. Dans chaque placette, les arbres dont le diamètre était égal ou supérieur à 1 cm ont été dénombrés et leur diamètre à hauteur de poitrine (DHP) a été mesuré.

### 3.3 Échantillonnage des carottes de tourbe

À l'été 2017, une carotte de tourbe allant jusqu'au contact minéral a été récoltée à chacun des trois sites à l'aide d'un carottier de type *Box* (Jeglum *et al.*, 1992). Sur le terrain, les carottes ont été emballées dans du papier cellophane puis dans du papier d'aluminium, avant d'être insérées dans des boîtiers de PVC bien identifiés. Elles ont ensuite été transportées en laboratoire puis entreposées au réfrigérateur jusqu'à leur analyse.

### 3.4 Traitements et analyses en laboratoire effectués sur les carottes de tourbe

Au laboratoire, les carottes de tourbe ont été congelées avant d'être découpées en tranches de 1 cm afin de permettre le sous-échantillonnage pour les différentes analyses à effectuer. Les données générées par ces analyses sont présentées sous forme de diagrammes réalisés à partir du logiciel C2 (Juggins, 2014).

#### 3.4.1 Perte au feu

La méthode de perte au feu, qui dresse un portrait du profil stratigraphique des carottes de tourbe en permettant d'obtenir notamment la densité sèche et la teneur en matière organique, a été réalisée en suivant le protocole de Dean (1974). Pour ce faire, des sous-échantillons de 1 cm<sup>3</sup> ont été prélevés à tous les centimètres à l'aide d'un emporte-pièce pour chaque carotte de tourbe. Ceux-ci ont été déposés dans des godets en porcelaine préalablement pesés afin d'avoir le poids des échantillons frais. Ils ont

ensuite été placés dans l'étuve à 105°C pour au moins 12 heures afin de les faire sécher et ainsi obtenir leur densité sèche. Une fois séchés, les échantillons ont été mis au four à 550°C pendant trois heures pour consumer la matière organique (Chambers *et al.*, 2011). En soustrayant le poids obtenu (échantillon brûlé) au poids de l'échantillon sec, et en divisant le tout par le volume initial (échantillons frais), il a été possible d'obtenir la teneur en matière organique de chacun des échantillons.

#### 3.4.2 Analyse des macrorestes végétaux

L'évolution du paysage végétal de chacun des sites a été reconstituée depuis le début de l'entourbement grâce à l'analyse des macrorestes végétaux. Ces analyses ont été réalisées à intervalles systématiques de quatre centimètres en suivant le protocole de Mauquoy *et al.* (2010). Pour chaque échantillon, un volume de 4 cm<sup>3</sup> a été prélevé à l'aide d'un emporte-pièce et chauffé légèrement pendant 10 minutes dans une solution d'hydroxyde de potassium (KOH) dilué à 5%. Cette étape permet la défloculation du matériel en dissolvant les acides humiques et fulviques. L'échantillon en solution a ensuite été rincé à travers un tamis de 125 µm et le matériel restant (>125 µm) a été transvidé dans un pétri en verre pour être analysé sous une loupe binoculaire.

Chaque échantillon s'est d'abord fait attribuer un degré de décomposition allant de 1 (très peu décomposé) à 5 (très décomposé) afin d'évaluer qualitativement l'état de la tourbe. Le matériel observé a ensuite été divisé en cinq grandes classes : sphaignes, mousses brunes, herbacées, matériel ligneux et ptéridophytes. L'abondance relative de chaque classe a été estimée en fonction de leur recouvrement dans le pétri. Les fragments de feuilles, les aiguilles, les graines, les charbons et les sclérotés de champignons endomycorrhiziens (*Cenococcum graniforme*) présents ont ensuite été dénombrés. L'identification des pièces végétales a été réalisée à l'aide de Lévesque *et*

*al.* (1988), Mauquoy et van Geel (2007) et Laine *et al.* (2011). Les charbons ont quant à eux été dénombrés à tous les centimètres afin de reconstituer les événements de feux.

### 3.4.3 Analyse des assemblages de thécamoebiens

Les thécamoebiens sont des microorganismes eucaryotes et unicellulaires (protistes) appartenant au sous-règne des protozoaires. Ces espèces cosmopolites se trouvent dans la plupart des milieux humides, mais ils sont particulièrement abondants dans les tourbières ombrotrophes (Heal, 1962; Woodland *et al.*, 1998; Mitchell *et al.*, 2000). Les thécamoebiens sont de bons indicateurs hydrologiques puisqu'ils sont très sensibles aux variations des conditions environnementales, en plus d'être en étroite relation avec les conditions hydrologiques du milieu dans lequel ils vivent (Tolonen, 1986; Woodland *et al.*, 1998; Charman, 2001). Ils sont ainsi largement utilisés dans les tourbières pour reconstituer les conditions hydrologiques passées. Ces reconstitutions sont possibles grâce aux conditions anaérobies, acides et humides des milieux tourbeux qui limitent la décomposition et favorisent la préservation du test (coquille) des thécamoebiens après leur mort. L'étude des assemblages de thécamoebiens à différentes profondeurs dans la tourbe permet donc de reconstituer les variations de la nappe phréatique à l'aide de fonctions de transfert. Celles-ci sont développées à partir d'échantillons de surface pour lesquels la hauteur de la nappe phréatique est connue, permettant ainsi d'attribuer un optimum hydrologique aux taxons observés.

Pour procéder à l'analyse des thécamoebiens, les échantillons ont été préparés en suivant le protocole de Booth *et al.* (2010). Un volume de 1 cm<sup>3</sup> de tourbe a d'abord été sous-échantillonné à l'aide d'un emporte-pièce à chaque centimètre, puis déposé dans un bécher contenant de l'eau distillée. Une tablette de spores de *Lycopodium* a été ajoutée dans chaque bécher comme marqueur exotique pour calculer la concentration

des thèques. Les échantillons ont ensuite été légèrement bouillis sur une plaque chauffante pendant une dizaine de minutes, avant d'être rincés à travers des tamis de 300 et 15  $\mu\text{m}$ . Le matériel retenu par le tamis de 15  $\mu\text{m}$  a été transvidé dans une éprouvette avec quelques gouttes de colorant et centrifugé une dizaine de minutes. Une fois le résidu décanté, le surplus d'eau a été retiré et le matériel a été conservé au réfrigérateur.

Chaque échantillon a ensuite été analysé au microscope optique à un grossissement de 40 $\times$ . Les clés taxonomiques de Charman *et al.* (2000), Mitchell (2002), Booth et Sullivan (2007) ainsi que le site électronique de référence de Siemensma (2018) ont permis l'identification des taxons observés. Un total de 100 thécamoebiens par échantillon a été identifié lorsqu'il était possible de le faire (Payne et Mitchell, 2009). Dans les cas où la tourbe était fortement décomposée et où le dénombrement et l'identification des tests étaient laborieux, un maximum d'individus a été compté. Les reconstitutions hydrologiques obtenues pour ces échantillons doivent être interprétées avec prudence puisque la représentativité des assemblages n'est pas optimale (Payne et Mitchell, 2009). De ce fait, les échantillons pour lesquels le compte était inférieur à 25 thécamoebiens ont été exclus des reconstitutions hydrologiques.

Le dénombrement de chaque taxon a ensuite été converti en pourcentage afin d'avoir l'abondance relative des différentes espèces observées au sein de chaque échantillon. Les reconstitutions de la nappe phréatique ont été réalisées avec l'extension *rioja* (Juggins, 2017) du logiciel R (R Core Team, 2018) en appliquant une fonction de transfert adaptée au type de milieu étudié (voir Annexe A).



#### 3.4.4 Datations

Les carottes de tourbe ont été datées au radiocarbone ( $^{14}\text{C}$ ) et au plomb ( $^{210}\text{Pb}$ ) afin de leur associer une échelle temporelle et de calculer les taux d'accumulation de matière organique et de carbone au fil du temps. Les modèles d'âge-profondeur ont été générés avec l'extension *rbacon* (Blaauw et Christen, 2019) du logiciel R (R Core Team, 2018).

Onze échantillons ont été datés au radiocarbone, soit deux pour CAS0, quatre pour CAS50 et cinq pour CAS100. Ceux-ci ont été envoyés au Laboratoire André-E.-Lalonde de spectrométrie de masse par accélérateur (SMA) de l'Université d'Ottawa. La base de chaque carotte ainsi que l'horizon de charbon le plus récent ont été datés, en plus des horizons où des transitions au niveau des assemblages de végétation ont été observées. Le matériel daté était principalement composé de tiges de sphaigne, d'aiguilles de conifère et de charbon. Le matériel ligneux n'a pas été choisi en vue d'éviter la datation de racines ou de radicelles, puisque celles-ci génèreraient une date plus récente que l'horizon dans lequel elles se trouvent (Walker, 2005). Pour ce qui est de la base des carottes, la tourbe était trop décomposée pour permettre la sélection de pièces végétales. Un volume de matériel a donc été sous-échantillonné de façon aléatoire et a constitué une masse dite *bulk* (Piotrowska *et al.*, 2011). Toutes les dates ont été calibrées avec la courbe de calibration IntCal13 (Reimer *et al.*, 2013) qui tient compte de la variabilité temporelle de la concentration atmosphérique en  $^{14}\text{C}$ . Les âges sont exprimés en années calendaires BP (*Before Present*; 1950 CE).

La datation au  $^{210}\text{Pb}$  permet de dater l'accumulation récente de la matière organique, c'est-à-dire les 150-200 dernières années. Quarante échantillons ont été datés au  $^{210}\text{Pb}$ , soit treize pour les sites CAS0 et CAS50 et quatorze pour le site CAS100. Les échantillons de tourbe ont d'abord été séchés puis broyés, avant d'être traités à l'acide (HCl et HNO<sub>3</sub>) et au peroxyde d'hydrogène (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>) dilué à 35% afin d'éliminer la

matière organique (Ali *et al.*, 2008). Un traceur de rendement de  $^{209}\text{Po}$  a également été ajouté aux échantillons au début des manipulations. Les résidus ont finalement été recueillis sur une plaque d'argent avant d'être analysés par un spectromètre alpha (EGG Ortec 476A) au Laboratoire de radiochronologie du centre de recherche GEOTOP (UQAM). Étant donné que les âges issus des datations au  $^{210}\text{Pb}$  font référence à l'année d'échantillonnage (2017 CE), celles-ci ont été modifiées pour qu'elles soient comparables avec les âges BP des datations au radiocarbone. Les âges  $^{210}\text{Pb}$  ont donc été exprimées par rapport à la valeur de référence 1950 CE en leur soustrayant 67 ans.

#### 3.4.5 Calculs du carbone des couches organiques du sol

La teneur en carbone organique de chaque centimètre des trois carottes de tourbe a pu être estimée en assumant que la matière organique contient 50% de carbone (Dean, 1974; Chambers *et al.*, 2011). Les réserves de carbone des couches organiques du sol ont ensuite été calculées en additionnant le contenu en carbone de chaque tranche d'un centimètre le long des profils de tourbe.

Les taux apparents d'accumulation à long terme du carbone (LORCA,  $\text{g C m}^{-2} \text{an}^{-1}$ ) ont été calculés pour chaque carotte en divisant la masse totale de carbone accumulée le long du profil de tourbe par son âge basal  $^{14}\text{C}$  (Turunen *et al.*, 2002). Les taux apparents récents d'accumulation du carbone (RERCA,  $\text{g C m}^{-2} \text{an}^{-1}$ ) ont été calculés pour les périodes 1900-2017 CE et 1950-2017 CE en divisant la masse de carbone accumulée par l'âge approprié inféré par les modèles d'âge (Turunen *et al.*, 2003). Les variations dans les taux apparents d'accumulation de carbone (CAR,  $\text{g C m}^{-2} \text{an}^{-1}$ ) ont été estimées en divisant la teneur en carbone ( $\text{g cm}^{-3}$ ) de chaque tranche d'un centimètre de tourbe accumulée par le temps d'accumulation ( $\text{an cm}^{-1}$ ) généré par les modèles d'âge.

### 3.5 Échantillonnage des arbres

Au cours de l'été 2018, vingt épinettes noires ont été échantillonnées à chacun des trois sites, soit dix de la cohorte dominante et dix autres de la cohorte sous-dominante (Fig. 3.1). L'échantillonnage des arbres s'est fait dans un rayon maximal de 10 m autour des carottes de tourbe prélevées à chaque site. Les arbres sélectionnés étaient exempts de cicatrices visibles et avaient un tronc relativement droit. L'épaisseur de l'horizon organique du sol a été mesurée au pied de chaque arbre échantillonné pour s'assurer qu'elle soit similaire à celle de la carotte de tourbe du site correspondant. Le diamètre à hauteur de poitrine et la hauteur de chaque arbre échantillonné ont également été mesurés. Les soixante épinettes noires sélectionnées ont été coupées et une galette a été prélevée à une hauteur constante de 1,3 mètre (Speer, 2010). L'échantillonnage de galettes a été préféré au prélèvement de carottes pour faciliter la datation et éviter la présence de bois de réaction (Delwaide et Filion, 2010). Les galettes ont été identifiées et entreposées pour séchage.

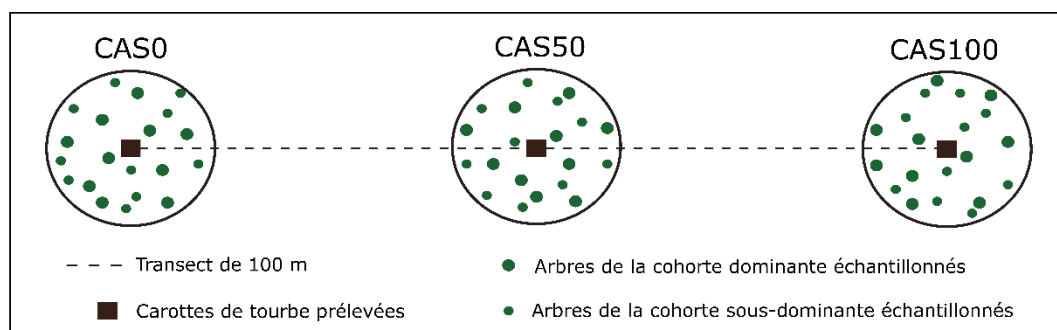


Figure 3.1 Schématisation de l'échantillonnage des arbres au sein des trois sites étudiés. Les éléments représentés ne sont pas à l'échelle.

## 3.6 Développement des séries dendrochronologiques

### 3.6.1 Préparation des échantillons

Une fois séchées, les galettes ont été sablées à l'aide d'une sableuse à ruban en utilisant des papiers de 80, 120 et 220 grains afin de rendre les cernes visibles. Pour chacune des galettes, deux rayons ont été choisis pour dater l'arbre et mesurer la largeur de ses cernes. La sélection de deux rayons permet de valider le dénombrement des cernes et d'avoir un portrait plus représentatif de la croissance de l'arbre (Pilcher, 1990). Ces rayons ont d'abord été datés sous un binoculaire en utilisant un système de pointage décennal (Speer, 2010). Les galettes ont ensuite été numérisées afin de mesurer les largeurs de cerne et de valider la datation des individus.

### 3.6.2 Mesure des largeurs de cerne

Les images numérisées de chaque galette d'arbre ont été importées dans le logiciel CooRecorder (Cybis Elektronik and Data AB, 2016) pour procéder à la prise de mesures. Cela a été fait manuellement le long des deux rayons présélectionnés à partir du dernier cerne formé, près de l'écorce, jusqu'au cœur de l'arbre (précision de  $\pm 0,01$  mm).

### 3.6.3 Interdatation

Afin de procéder à l'interdatation des séries de largeurs de cerne, celles-ci ont été importées dans le logiciel PAST5 (SCIEM, 2019). L'interdatation permet de s'assurer

que chacun des cernes soit associé à la bonne année de formation en comparant les séries d'un même arbre ou d'un même site.

Pour l'ensemble des arbres datés, le dernier cerne formé s'est vu attribuer l'année d'échantillonnage, soit 2018. L'interdatation entre les deux rayons du même arbre a d'abord été validée à partir d'analyses statistiques exécutées par le logiciel PAST5 (SCIEM, 2019). La moyenne des mesures des deux rayons a ensuite été calculée pour chaque année afin de générer une seule série de largeurs de cerne par arbre. Tous les arbres d'un même site ont également été interdatés entre eux à l'aide du logiciel PAST5 (SCIEM, 2019), mais aussi à partir d'une validation graphique de type *skeleton plot* (Stokes et Smiley, 1996). Cette technique permet de mettre en évidence des cernes diagnostiques, soit des cernes particulièrement minces ou larges, et de les utiliser afin de vérifier la datation des séries chronologiques (Delwaide et Fillion, 2010). Cette validation graphique a été effectuée en utilisant l'extension *dplR* (Bunn *et al.*, 2018) du logiciel R (R Core Team, 2018). Une fois tous les cernes correctement datés, une courbe de croissance brute ( $\text{mm an}^{-1}$ ) a été générée pour chacun des sites en faisant la moyenne des séries individuelles des arbres d'un même site.

En vue de comparer la productivité ligneuse des trois sites étudiés, des courbes présentant l'accroissement annuel en surface terrière (*basal area increment*) ont également été produites. Cet indice de croissance, qui permet de calculer la superficie de bois ajoutée chaque année, est souvent utilisé pour quantifier la productivité forestière (Rubino et McCarthy, 2000; Berrill et O'Hara, 2014; Fu *et al.*, 2017) puisqu'il est plus représentatif de la croissance tridimensionnelle des arbres que la mesure linéaire des largeurs de cerne (Husch *et al.*, 2003; Biondi et Qeadan, 2008). L'accroissement en surface terrière a été calculé pour chacun des arbres à partir des séries individuelles de largeurs de cerne avec l'extension *dplR* (Bunn *et al.*, 2018) du logiciel R (R Core Team, 2018), avant de générer une courbe représentant l'accroissement annuel en surface terrière moyen ( $\text{mm}^2 \text{an}^{-1}$ ) de chaque site.

### 3.6.4 Standardisation

Afin d'analyser la croissance des arbres en lien avec le climat, il est primordial de procéder à une standardisation des courbes de croissance. Cette procédure permet à la fois d'éliminer les signaux non désirables, notamment celui des effets physiologiques et géométriques de l'âge cambial sur la croissance des arbres, et d'uniformiser les variables en les transformant en indice de dimension uniforme (Fritts, 1976; Cook *et al.*, 1990). L'effet de l'âge implique un déclin progressif des largeurs de cerne en raison de la distribution du nouveau bois produit autour d'une circonférence grandissante (Sullivan *et al.*, 2016). L'élimination de cet effet par la standardisation permet de mieux distinguer le signal climatique.

La méthode de standardisation choisie est l'exponentielle négative puisqu'elle s'applique particulièrement bien aux arbres de milieux ouverts et qu'elle ne nécessite pas l'échantillonnage d'un grand nombre d'individus couvrant une longue période temporelle (Fritts, 1976; Nicault *et al.*, 2010). Chaque série individuelle de largeurs de cerne a d'abord été standardisée à partir de l'extension *dplR* (Bunn *et al.*, 2018) du logiciel R (R Core Team, 2018), avant de calculer la moyenne de chaque site. Les courbes de croissance obtenues permettent de bien voir le signal de haute fréquence, c'est-à-dire la variabilité interannuelle qui est principalement associée au climat.

### 3.7 Données climatiques et relations cerne-climat

Afin d'analyser la réponse des arbres au climat, les séries dendrochronologiques de chaque site ont été mises en relation avec certaines variables climatiques. Pour ce faire, des corrélations de Pearson ont été calculées entre les séries de largeurs de cernes

standardisées et des séries temporelles représentant les températures moyennes et les précipitations totales mensuelles. Les corrélations ont été calculées pour les mois de mars à septembre de l'année précédant la formation du cerne et de l'année courante. Afin de corriger les biais associés à l'autocorrélation des séries temporelles (Hu *et al.*, 2017), les degrés de liberté des séries climatiques et dendrochronologiques ont été pénalisés, s'assurant ainsi que les  $p$ -values obtenues permettent bel et bien d'identifier des corrélations significatives.

Les données climatiques utilisées, qui couvrent la période allant de 1950 à 2013, sont extraites de la grille de données interpolées de McKenney *et al.* (2011). Les précipitations totales annuelles, les températures moyennes saisonnières et annuelles ainsi que le nombre de degrés-jours de croissance sont présentés à l'annexe B.

### 3.8 Analyses dendro-isotopiques

Dans le but d'évaluer la réponse des arbres à l'augmentation de la concentration atmosphérique de CO<sub>2</sub> en contexte d'entourbement, l'efficacité intrinsèque de l'utilisation de l'eau (iWUE), l'activité photosynthétique ainsi que la conductance stomatique des arbres ont été évaluées par des analyses isotopiques. Pour ce faire, les ratios isotopiques du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) et de l'oxygène ( $\delta^{18}\text{O}$ ) ont été mesurés à partir des cernes d'arbre. La théorie nécessaire à la compréhension de ces analyses est présentée à l'annexe C.

### 3.8.1 Préparation des échantillons

Cinq arbres par site ont été choisis pour les analyses isotopiques en fonction de la visibilité des cernes et de l'absence de bois de réaction (McCarroll et Loader, 2004; Leavitt, 2010). Pour chacun des arbres, deux languettes de 1 cm de large et de 0,3 cm d'épaisseur ont été découpées à l'aide d'une scie à ruban. Celles-ci ont ensuite été sablées à la main de tous les côtés en utilisant des papiers de 60 à 600 grains. Cette étape permet de bien voir la limite entre le bois final d'un cerne et le bois initial du cerne suivant. Tout comme pour les galettes d'arbre, les languettes ont été datées manuellement avec le système de pointage décennal, avant d'être interdatées avec le logiciel PAST5 (SCIEM, 2019) afin de s'assurer que chaque cerne soit associé à la bonne année calendaire.

Les cernes des cent dernières années (1919-2018) de chaque languette ont ensuite été découpés à une résolution quinquennale. Une résolution annuelle n'était pas nécessaire puisque celle des analyses effectuées sur les carottes de tourbe est variable, chaque centimètre de tourbe pouvant représenter plusieurs années (Blaauw et Christen, 2005). La découpe des cernes s'est faite sous un binoculaire à l'aide d'une lame de rasoir. Chaque groupe de cinq cernes a été enveloppé séparément dans du papier d'aluminium bien identifié. Les cernes des mêmes cinq années et du même site ont ensuite été mis en commun en s'assurant que chaque cerne soit de masse égale, de façon à obtenir vingt échantillons de cinq ans par site.

Les échantillons ont par la suite été transférés dans des microtubes contenant une bille pour être broyés à l'aide d'un vibro-broyeur (Retsch MM400) jusqu'à l'obtention d'une poudre de 40 mesh (Rinne *et al.*, 2005). Cette étape vise à assurer l'homogénéité du matériel et à faciliter l'extraction de l'alpha-cellulose (Borella *et al.*, 1998). Les échantillons broyés ont ensuite été transférés dans des sachets en fibre de verre (Ankom F57) ayant été identifiés au burin par pyrogravure avant d'être scellés.



### 3.8.2 Extraction de l'alpha-cellulose

La mesure des ratios isotopiques du carbone et de l'oxygène de l'épinette noire nécessite l'extraction de l'alpha-cellulose puisque son bois contient des composés pouvant être mobiles (ex. résine) et ayant une composition isotopique variable, ce qui peut biaiser le signal recherché (Leavitt et Danzer, 1993; Loader *et al.*, 1997; Bégin *et al.*, 2015). L'extraction de l'alpha-cellulose a été effectuée en suivant le protocole utilisé par Naulier *et al.* (2014).

Les composés organiques solubles ont d'abord été éliminés en disposant les échantillons dans des béchers contenant une solution de toluène/éthanol (1:1), avant d'être trempés dans l'acétone. Les échantillons ont ensuite été traités dans une solution comprenant de l'acide acétique (CH<sub>3</sub>COOH) glacial et du chlorite de sodium (NaClO<sub>2</sub>) afin d'éliminer la lignine. L'hémicellulose a finalement été retirée en disposant les sachets en fibre de verre dans une solution d'hydroxyde de sodium (NaOH) dilué à 17% puis dans une solution d'acide acétique dilué à 10%. Une fois l'alpha-cellulose isolée, les échantillons ont été rincés à l'eau déminéralisée jusqu'à l'obtention d'un pH neutre, puis séchés à 60°C dans une étuve.

### 3.8.3 Mesure des ratios isotopiques

Pour l'analyse du  $\delta^{13}\text{C}$ , un poids de 1,4 mg d'alpha-cellulose était nécessaire pour chaque échantillon. Le matériel a été placé dans une capsule en aluminium pour ensuite être analysé au Laboratoire de géochimie des isotopes stables légers du GEOTOP. Le  $\delta^{13}\text{C}$  a été mesuré à l'aide d'un spectromètre de masse à ratios isotopiques (Micromass Isoprime 100) couplé à un analyseur élémentaire (Elementar Vario MicroCube) en

mode flux continu. Les résultats obtenus, exprimés en ‰ ( $\pm 0.1\text{‰}$ ) par rapport au standard VPDB (Vienna Pee Dee Belemnite), ont été normalisés sur l'échelle NBS19-LSVEC à l'aide de trois matériaux de référence internes.

En raison de la forte utilisation des combustibles fossiles appauvris en  $^{13}\text{C}$  au cours des dernières décennies, la concentration atmosphérique en  $^{13}\text{CO}_2$  a considérablement diminué depuis l'ère industrielle (~1850; Freyer et Belacy, 1983; Andres *et al.*, 1999). Cette anomalie, nommée l'effet Suess, engendre un déclin des valeurs  $\delta^{13}\text{C}$  des cernes d'arbre (Epstein et Krishnamurthy, 1990; Leavitt et Lara, 1994; Treydte *et al.*, 2001; Raffalli-Delerce *et al.*, 2004). Conséquemment, une correction a été appliquée telle que proposée par McCarroll et Loader (2004).

Pour l'analyse isotopique de l'oxygène, un poids de 0,3 mg d'alpha-cellulose a été déposé dans une capsule en argent pour chaque échantillon. Le  $\delta^{18}\text{O}$  a également été mesuré au Laboratoire de géochimie des isotopes stables légers du GEOTOP avec un spectromètre de masse à ratios isotopiques (Isoprime VisIon) couplé à un analyseur élémentaire (Elementar Vario PyroCube) en mode flux continu. Les valeurs obtenues sont exprimées en ‰ ( $\pm 0.3\text{‰}$ ) par rapport au standard VSMOW (Vienna Standard Mean Ocean Water). Trois matériaux de référence internes ont été utilisés pour normaliser les résultats sur l'échelle VSMOW-SLAP.

### 3.9 Calculs du carbone des arbres

Les réserves de carbone de la biomasse aérienne des arbres de chaque site ont été estimées à partir d'une placette de 10 X 10 m dans laquelle le DHP de tous les arbres ( $\text{DBH} \geq 1$  cm) a été mesuré. La biomasse de chaque arbre a été calculée en utilisant l'équation allométrique adaptée à la croissance de l'épinette noire développée par

Lambert *et al.* (2005) et Ung *et al.* (2008) disponible en ligne (<https://apps-scf-cfs.rncan.gc.ca/calc/fr/calculateur-biomasse>). Le contenu en carbone des arbres a ensuite pu être estimé en assumant que leur biomasse contient approximativement 50% de carbone (Thomas et Martin, 2012).

## CHAPITRE IV

# PALUDIFICATION REDUCES BLACK SPRUCE GROWTH RATE BUT DOES NOT ALTER ECOPHYSIOLOGICAL MECHANISMS IN CANADIAN BOREAL FORESTED PEATLANDS<sup>1</sup>

Joannie Beaulne<sup>1,2,3,\*</sup>, Étienne Boucher<sup>1,2,4</sup>, Michelle Garneau<sup>1,2,3,4</sup>, and Gabriel Magnan<sup>1,3</sup>

<sup>1</sup> Geotop Research Center, Université du Québec à Montréal, Montréal, Québec H3C 3P8, Canada

<sup>2</sup> Department of Geography, Université du Québec à Montréal, Montréal, Québec H3C 3P8, Canada

<sup>3</sup> GRIL-UQAM, Université du Québec à Montréal, Montréal, Québec H3C 3P8, Canada

<sup>4</sup> Centre d'études nordiques, Université Laval, Québec, Québec G1V 0A6, Canada

\* Email: joannie.beaulne@gmail.com

### Abstract

*Background:* Paludification is widespread in the boreal biome, inducing tree growth decline in forested peatlands following the development of thick organic layers over the mineral soil. However, the ecophysiological processes involved remain poorly

<sup>1</sup> Article soumis à la revue *Forest Ecosystems*

documented and little is known about the interactions between tree growth mechanisms and site conditions in these ecosystems. We investigated changes in stem growth and main ecophysiological processes in a black spruce forested peatland in eastern Canada by combining peat-based and tree-ring stable isotope analyses. These were conducted at three sampling sites located along a paludification gradient with different peat thicknesses.

*Results:* Organic layer thickening induces black spruce growth decline without altering tree ecophysiological mechanisms. A 40% increase in water use efficiency, or the ratio of carbon assimilated to water losses, was observed at the three sites from 1920 to the 1980s, but did not translate into enhanced tree growth. A clear shift in the 1980s revealed a decline in black spruce sensitivity to climate and rising atmospheric CO<sub>2</sub> concentration, regardless of the organic layer thickness. Water table reconstructions revealed an important drawdown in the last few decades at the three sites, but we found no evidence of an influence of water table variations on stem growth.

*Conclusions:* This study shows that paludification induces black spruce growth decline without altering tree metabolism in boreal forested peatlands. This underlines that changes in water use efficiency are decoupled from changes in carbon allocation, which are constrained by site, or even tree-specific strategies to access water and nutrients from belowground. Our findings indicate that dynamic changes in edaphic conditions need to be considered in process models. Otherwise, failing to account for the degree of paludification can lead to misleading forest productivity predictions and result in considerable overestimations of aboveground carbon stocks from trees in the boreal regions.

**Keywords:** black spruce growth, boreal biome, climate-growth relationships, ecophysiological response, forested peatland, paludification, stable isotopes, water use efficiency

## 4.1 Background

Forested peatlands are widespread ecosystems in the boreal regions of the Northern Hemisphere that result from the paludification process (Korhola 1995; Crawford et al. 2003; Lavoie et al. 2005). Northern forests are particularly prone to paludification due to their cold and humid climates, particularly when combined with flat topography and fine-textured sediments (Payette 2001; Charman 2002). This process is characterised by the development of thick organic layers over the mineral sediment, favored by the establishment and expansion of *Sphagnum* mosses, which leads to humid, acid, cold, and anaerobic soil conditions (Van Cleve et al. 1983; Fenton and Bergeron 2006). This edaphic context causes forest growth decline, primarily by limiting nutrient availability (Van Cleve et al. 1983; Boudreault et al. 2002; Harper et al. 2003; Simard et al. 2007), and eventually results in the establishment of open and/or forested peatlands. Over the past decades, many studies have focused on documenting the effects of paludification on tree biomass productivity (e.g., Lecomte et al. 2006; Simard et al. 2007, 2009) and developing management practices to reduce or even reverse this process in coniferous boreal forests (e.g., Heikurainen 1964; Lavoie et al. 2005; Bergeron et al. 2007; Fenton et al. 2009; Lafleur et al. 2011).

While the impacts of paludification on stem growth are well understood, forest ecophysiological mechanisms associated with growth decline remain unknown at the stand scale. In non-paludified forests, an increase in tree intrinsic water use efficiency (i.e., the ratio of carbon assimilated to water losses through evapotranspiration; Farquhar et al. 1989) associated with rising ambient CO<sub>2</sub> concentration has commonly been reported without enhancing carbon use efficiency (Manzoni et al. 2018) or tree radial growth (e.g., Peñuelas et al. 2011; Silva and Horwath 2013; Lévesque et al. 2014). Indeed, while photosynthesis stimulation and stomatal conductance reduction control changes in water use efficiency, stem growth appears to be limited by local

edaphic factors, such as nutrient availability (e.g., nitrogen). Paludification is thus expected to alter both water and carbon use efficiency in boreal forested peatlands, given that this process induces significant changes in soil conditions.

Both vegetation and hydrological dynamics in paludified settings have previously been studied over millennial timescales (Ruppel et al. 2013; Le Stum-Boivin et al. 2019; Magnan et al. 2019). Nonetheless, little is known about the implications of changes in ecosystem conditions on tree growth mechanisms in forested peatlands. Paludification is characterized by water table rise (Lavoie et al. 2005; Fenton and Bergeron 2006), and interactions over time may indeed exist between water table fluctuations, tree nutrition, and stem growth responses in boreal ecosystems. These interactions may influence the respective contribution of ecophysiological processes such as photosynthesis and stomatal conductance, which control tree water use efficiency. Enhanced knowledge of forested peatland ecophysiology may ultimately improve the modelling of the response of these ecosystems to increasing CO<sub>2</sub> concentrations by dynamic global vegetation models (DGVMs) (Pugh et al. 2016).

In this study, we aim to improve the understanding of the mechanisms that support tree radial growth in black spruce (*Picea mariana* (Mill.) BSP)-forested peatlands of eastern Canada, using an innovative approach that combines multi-proxy analyses. Peat-based paleoecohydrological analyses were performed in parallel with stable isotope analyses in tree rings to investigate the interactions between black spruce metabolism and site conditions. We hypothesise that peat accumulation triggers changes in tree ecophysiological mechanisms (e.g., reduction in photosynthesis rates) which result in stem growth decline. We expect this effect to be stronger in the most paludified sites characterised by thicker peat deposits.

## 4.2 Methods

### 4.2.1 Study area

The study was conducted south of James Bay in eastern Canada, within the Clay Belt region part of the black spruce-feather moss bioclimatic domain (Saucier et al. 2009; Fig. 4.1). This area is particularly prone to paludification due to the relatively cold and humid climate, the flat topography, and the dominance of poorly-drained clayey sediments left by the proglacial lakes Barlow and Ojibway (Vincent and Hardy 1977; Fenton et al. 2005; Lavoie et al. 2005). Mean annual temperature is 0.3°C (over the 1950-2013 period), ranging from -18.9°C in January to 16.3°C in July, and mean annual precipitation is 818 mm (McKenney et al. 2011). The regional fire cycle is estimated to be ~400 years since 1920 (Bergeron et al. 2004), allowing the accumulation of thick organic layers in forests between fire events.

The Casa forested peatland (49°33'06"N, 78°59'10"O; Fig. S4.1) was selected following the studies of Magnan et al. (2020) and Le Stum-Boivin et al. (2019) due to its regional representativeness in terms of slope, vegetation composition, and canopy openness. The organic layer thickness varies between 40 cm and more than 1 m along the selected transect, and the canopy gradually opens with organic layer thickening, which is typically observed in forested peatlands of the Clay Belt. The aboveground vegetation is largely dominated by black spruce and ericaceous shrubs, such as *Vaccinium angustifolium*, *Rhododendron groenlandicum*, *Kalmia angustifolia*, and *Chamaedaphne calyculata*. The understory is dominated by *Sphagnum* communities, particularly *S. angustifolium/fallax* under the tree canopy, and *S. fuscum* where the tree canopy is more open.



#### 4.2.2 Sampling

Three sampling sites (CAS0, CAS50, CAS100) were established along a 100 m transect following an organic matter thickness gradient within the selected forested peatland (Fig. 4.2). At each site, one peat monolith was sampled down to the mineral contact using a Box corer (Jeglum et al. 1992). Sampling locations were chosen to be representative of the mean peat thickness of each site. Relative surface altitude and peat thickness were measured at 5 m intervals along the transect using a high precision altimeter (ZIPLEVEL PRO-2000) and an Oakfield probe. Water table depths were measured at the same intervals a few hours after holes were dug to make sure that the water table level had stabilized. Twenty black spruce trees were also sampled at each site within a 10 m radius of the collected peat core. Only dominant and codominant trees with straight stems and no visible scars were selected. Peat thickness was measured at the bottom of each sampled tree to validate the concordance with the mean peat thickness of the site. The diameter at breast height (DBH) and the height of selected trees were measured and cross-sections were collected at standard height (1.3 m). The root system of one black spruce per site was excavated to verify the depth of the rooting zone, and to identify the growth substrate (i.e., mineral or organic matter). Moreover, tree aboveground biomass of each site was estimated by measuring the diameter at breast height (DBH) of all trees (DBH  $\geq$  1 cm) within a 10 $\times$ 10 m plot and then using allometric equations adapted to black spruce growth (Lambert et al. 2005; Ung et al. 2008).

### 4.2.3 Peat-based paleoecohydrological reconstructions

Prior to analysis, peat cores were cut into 1 cm-thick slices. Plant macrofossils were analysed at 4 cm intervals along each peat core to reconstruct vegetation dynamics since peat initiation. Samples were prepared following the standard protocol of Mauquoy et al. (2010) and analysed in a gridded Petri dish under a stereoscopic microscope (10-40 × magnification) (SM 1.1). The relative abundances of the main peat components (e.g., *Sphagnum*, ligneous, Cyperaceae) were estimated visually and expressed as volume percentages, and vascular plant remains (e.g., seeds, needles, leaves) were counted. Macroscopic charcoal particles (>0.5 mm) were analysed at 1 cm intervals along the three peat cores to identify past local fire events.

In order to reconstruct hydrological variations, testate amoeba assemblages were also analysed at 1 cm intervals. Testate amoeba shells were extracted following the standard protocol of Booth et al. (2010) (SM 1.2). Samples were then analysed under an optical microscope (400× magnification). A minimum of 100 tests was counted per sample, except in highly humified peat samples, in which test concentration was very low. In these cases, no water table depth (WTD) was inferred, as the total count (< 20 tests) was insufficient to ensure reliable WTD reconstruction (Payne and Mitchell 2009).

Past WTDs were reconstructed using a weighted average model with tolerance down-weighting and inverse deshrinking (WA.inv.tol). The transfer function was built using the R package *rioja* (version 0.9-15.1; Juggins 2017), from a modern dataset of 272 surface samples combining non-forested open peatlands (Lamarre et al. 2013) and forested peatlands (Beaulne et al. 2018 and this study) of eastern Canada. High inferred WTD values corresponded to drier surface conditions.

#### 4.2.4 Peat core chronologies

A total of 11 samples were submitted to A. E. Lalonde AMS Laboratory (University of Ottawa, Canada) for accelerator mass spectrometry radiocarbon dating ( $^{14}\text{C}$ ). Plant macrofossil remains were carefully selected to date peat initiation, the last fire event, and main transitions in vegetation composition at each sampling site. The  $^{14}\text{C}$  dates were calibrated using the IntCal13 calibration curve (Reimer et al. 2013). Additional  $^{210}\text{Pb}$  dating was achieved for the uppermost 24-26 cm of peat cores at 1 cm intervals by alpha spectrometry (EGG Ortec 476A) at the GEOTOP Research Center (Université du Québec à Montréal, Canada). Ages were inferred by  $^{210}\text{Po}$  activity measurement, using the constant rate of supply model (Appleby and Oldfield 1978) following  $\text{HNO}_3\text{-HCl-H}_2\text{O}_2$  sample digestion. Further details on the  $^{210}\text{Pb}$  dating procedure used in this study can be found in Ali et al. (2008). Age-depth models were generated using the *rbacon* package in R (version 2.3.9.1; Blaauw and Christen 2019). Ages are expressed in calendar years before present (cal yr BP; 1950 CE) and the age of the peat surface is therefore set to -67 cal yr BP (coring year: 2017 CE).

#### 4.2.5 Black spruce radial growth analysis

Dried cross-sections were finely sanded (from 80 to 600 grit size) prior to ring-width measurements along two radii using CooRecorder software (version 8.1.1; Cybis Elektronik & Data AB 2016). Samples were visually cross-dated using PAST5 software (version 5.0.610; SCIEM 2019), and skeleton plots were generated using the R package *dplR* (version 1.6.9; Bunn et al. 2018). Ring-width series were converted to annual basal area increment (BAI) to compare tree aboveground productivity between the three sites, as BAI is more representative of three-dimensional stem growth than

the linear ring-width measurements (Husch et al. 2003; Biondi and Qeadan 2008). Individual BAI series were produced using the R package *dplR* (version 1.6.9; Bunn et al. 2018), and yearly averages were then calculated using all trees from the same site.

Ring-width series were standardized using a negative exponential curve to remove cambial age trends (Fritts 1976). Standardization was performed on all individual series before constructing a mean standardized chronology for each site. Daily climate data (mean temperature and total precipitation) from 1950 to 2013 were retrieved from the interpolated gridded climate dataset of McKenney et al. (2011). Pearson correlation coefficients were calculated between standardized ring-width series and monthly climate data from March to September of both the current year and the year preceding ring formation. Because of time series autocorrelation, effective numbers of degrees of freedom were calculated to generate adjusted *p*-values (Hu et al. 2017).

#### 4.2.6 Isotopic analysis of tree rings

Black spruce ecophysiological response to rising ambient CO<sub>2</sub> concentration and climate variability was evaluated from carbon ( $\delta^{13}\text{C}$ ) and oxygen ( $\delta^{18}\text{O}$ ) isotopic ratio analyses. These were performed on five trees per site and from two wood strips per tree (i.e., a total of 30 samples). Sample preparation was carried out following the protocol described in Giguère-Croteau et al. (2019) (SM 1.3). A five-year resolution over a 100 year period (1919-2018) was considered. Alpha-cellulose was extracted, as suggested for black spruce samples (Bégin et al. 2015), following the protocol used by Naulier et al. (2014).

Tree-ring  $\delta^{13}\text{C}$  values vary according to discrimination against  $^{13}\text{C}$  during photosynthesis, defined as (Farquhar et al. 1982):

$$\Delta^{13}\text{C} = \frac{\delta^{13}\text{C}_{\text{air}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{tree}}}{1 + (\delta^{13}\text{C}_{\text{tree}}/1000)}, \quad (1)$$

where  $\delta^{13}\text{C}_{\text{air}}$  is the carbon isotope ratio of the atmosphere and  $\delta^{13}\text{C}_{\text{tree}}$  is the isotopic value of the tree ring.  $\delta^{13}\text{C}_{\text{air}}$  values were taken from McCarroll and Loader (2004) for the 1919-2003 period, and were linearly extrapolated for the 2004-2018 period. Because of the five-year resolution of  $\delta^{13}\text{C}_{\text{tree}}$  values, we averaged the  $\delta^{13}\text{C}_{\text{air}}$  values over five years. According to Farquhar et al. (1989),  $\Delta^{13}\text{C}$  is related to leaf intercellular  $\text{CO}_2$  concentration ( $c_i$ ) and ambient  $\text{CO}_2$  concentration ( $c_a$ ) according to the following equation:

$$\Delta^{13}\text{C} = a + (b - a) \left( \frac{c_i}{c_a} \right), \quad (2)$$

where  $a$  (4.4‰) is the fractionation occurring during  $\text{CO}_2$  diffusion through stomata (O'Leary 1981) and  $b$  (27‰) is the fractionation due to carboxylation by the Rubisco enzyme (Farquhar and Richards 1984). Values of  $c_a$  were obtained from the Mauna Loa Observatory ([esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/](http://esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/)). Intrinsic water use efficiency (iWUE), defined as the amount of carbon assimilated per unit of water lost, can then be estimated from  $c_i$  and  $c_a$  as follows (Ehleringer et al. 1993):

$$\text{iWUE} = \left( \frac{A}{g_s} \right) = \left( \frac{c_a - c_i}{1.6} \right), \quad (3)$$

where  $A$  is the rate of  $\text{CO}_2$  assimilation,  $g_s$  is the stomatal conductance, and the constant 1.6 represents the ratio of water vapor and  $\text{CO}_2$  diffusivity in air. Equation 3 shows that

the difference between  $c_a$  and  $c_i$  is related to the ratio of assimilation ( $A$ ) to stomatal conductance ( $g_s$ ).

Since the  $\delta^{18}\text{O}$  composition of tree rings is mainly controlled by leaf water composition and enrichment due to transpiration of lighter oxygen isotopes,  $\delta^{18}\text{O}$  values are assumed to be related to the stomatal conductance and independent of photosynthetic activity (Yakir 1992; Barbour 2007). Therefore, by combining  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{18}\text{O}$  analyses it is possible to discriminate the effects of changes in photosynthetic rate ( $A$ ) and stomatal behavior ( $g_s$ ) on  $i\text{WUE}$  (Scheidegger et al. 2000).

### 4.3 Results

#### 4.3.1 Paleoeceohydrological reconstructions

The study sites CAS0, CAS50, and CAS100 have an organic layer thickness of 40, 75, and 100 cm respectively (Table 4.1). Tree-ring analyses revealed even-aged stands covering the period 1839-2018 CE at each site (see sample depth in Fig. 4.4 for tree age variability). Radiocarbon dating of the most recent charcoal layer indicates that the last fire event occurred between 0 and 290 cal yr BP (median age: 175-179 cal yr BP; Table S4.1). These results suggest that trees were from the first cohort that grew after the last local fire, which most likely occurred around 200-250 years ago (~1800 CE). The depth of the uppermost charcoal layer in the peat profile indicates that black spruce established in a residual organic layer of 15, 45, and 65 cm at sites CAS0, CAS50, and CAS100 respectively. The root system excavation of the three selected trees suggests that roots reached the mineral soil at CAS0 and CAS50, but were restricted to the organic layer at CAS100.

Both hydrological conditions and vegetation composition were similar across the three sites throughout the duration of black spruce growth (Fig. S4.2, S4.3). Macrofossil analysis showed that the last fire induced a shift in vegetation composition from high dominance of woody vegetation to a black spruce-*Sphagnum*-dominated stand (Fig. S4.2). The canopy opening allowed rapid *Sphagnum* moss expansion in the bryophyte layer while the black spruce post-fire cohort established. Testate amoeba records indicate relatively wet conditions (high water tables) shortly after the fire, followed by a gradual lowering of the water table at the three sites (Fig. 4.3, S4.3). Inferred WTD values show very similar hydrological conditions at CAS50 and CAS100 during the post-fire period (1840-2017). Both sites had stable water table depths between 15 and 20 cm before water tables deepened from the 1990s, and particularly in the very recent horizons (~2010), while the water table lowered more gradually at CAS0.

#### 4.3.2 Black spruce radial growth

A decrease in DBH and tree height values was observed in relation with organic layer thickening along the paludification gradient (Table 4.1). Mean DBHs of 10.4, 9.4, and 5.6 cm were calculated for CAS0, CAS50, and CAS100 respectively. BAIs also indicate a decrease in stem growth with increasing peat thickness (Fig. 4.4, S4.4). Trees from CAS0 added a greater wood surface with age, especially since 1940, resulting in an increasing BAI trend (mean BAI=70 mm<sup>2</sup>). At CAS50, tree radial growth was more limited (mean BAI=51 mm<sup>2</sup>). In contrast, trees from CAS100 maintained relatively constant BAI values, resulting in decreased wood production (mean BAI=40 mm<sup>2</sup>). Estimates of tree aboveground biomass showed similar trends with values of 8.9, 7.6, and 4.6 kg/m<sup>2</sup> for sites CAS0, CAS50, and CAS100 respectively.

### 4.3.3 Stem growth response to climate

Pearson correlations between standardized ring-width series (Fig. S4.5) and monthly temperature and precipitation data were performed separately for the 1950-1980 and 1981-2013 periods. These two time periods were chosen because of the shift in black spruce ecophysiology around 1980 (see next section) and the results of moving correlations with climate variables (results not shown).

Temperature's influence on tree radial growth was stronger than that of precipitation for both time periods. Trees had a similar response to climate at all sites for the period 1950-1980 (Fig. 4.5). For all sites, negative correlations were observed between tree stem growth and both temperature of the previous August and April precipitation of the current year. Stem growth was also positively correlated with September temperature of the current year. Contrastingly, stem growth barely responded to climate during the 1981-2013 period, with much less significant and rather heterogeneous correlations at the three sites (Fig. 4.5).

### 4.3.4 Trends in $\delta^{13}\text{C}$ , $\delta^{18}\text{O}$ , and iWUE

The  $\delta^{13}\text{C}$ -derived ecophysiological parameters do not differ between the three sites over the 1919-2000 period (Fig. 4.6a). Over time, black spruce trees used two different strategies in response to rising  $c_a$ . A substantial increase in iWUE was first observed until the 1980s ( $c_a \approx 340$  ppm), along with relatively stable intercellular  $\text{CO}_2$  concentration ( $c_i$ ). During this period, iWUE increased by 43% at each site. A major shift in tree ecophysiology then occurred in the mid-1980s as  $c_i$  began to increase



considerably. In parallel, iWUE stabilized until 2018, except for at CAS0, where a new increase seems to have begun around 2000.

Tree-ring cellulose  $\delta^{18}\text{O}$  analyses show similar trends for the three sites across the whole record (Fig. 4.6b). However, oxygen stable isotope ratios were systematically lower at the least paludified site (CAS0), suggesting a greater depletion in heavy isotopes. For all series, tree-ring  $\delta^{18}\text{O}$  values increased until ~1950 and became more constant afterwards.

#### 4.4 Discussion

Our study demonstrated that the degree of paludification considerably altered growth conditions and site fertility, but did not influence intrinsic water use efficiency of black spruce trees. Indeed, sites with the thickest organic matter accumulation were characterized by dominant trees that grew slower, presented smaller heights and diameters (DBH), and had a lower tree density comparatively to the least paludified site (Table 4.1). Surprisingly, however,  $\delta^{13}\text{C}$ -derived parameters are almost identical in all sites (Fig. 4.6), both in terms of average iWUE levels or temporal variations, suggesting that the ratio of photosynthesis to stomatal conductance is unaltered by the degree of paludification. We therefore refute our research hypothesis, and cannot ascertain a clear and direct effect of increased peat accumulation on black spruce water use efficiency and growth mechanisms.

Site fertility was recently put forward as an important parameter influencing black spruce iWUE and its evolution with changes in  $c_a$  (Marchand et al. 2020). Based on a network of permanent sampling plots in eastern Canada, average iWUE values were shown to be lower in the most fertile sites (i.e., fertility being measured based on tree

heights for equivalent age). Fertile sites also experienced the most drastic iWUE increase with rising  $c_a$ , while this increase remained modest in the least fertile sites. However, in their study, Marchand et al. (2020) examined only sites where organic matter accumulation was inferior to 30 cm. Along our paludification gradient, peat thickness reaches about 100 cm at CAS100 and therefore other processes linking organic matter accumulation, water table depth, and climate need to be invoked in order to shed light on interactions between iWUE and radial growth of black spruce in a paludified context.

#### 4.4.1 Synchronous changes in iWUE over time

##### *1920-1980s: iWUE increases (active response)*

From the 1920s and until the 1980s, a ~40% iWUE increase was observed at each site, regardless of the accumulated organic layer thickness. This significant increase, which occurred over a short period of time, is among the highest recorded; most studies report iWUE increases of 20-30% over the last century (e.g., Peñuelas et al. 2011; Silva and Horwath 2013; Saurer et al. 2014; Frank et al. 2015; van der Sleen et al. 2015). The increased iWUE resulted from an active response of trees characterized by the maintenance of a relatively constant  $c_i$  despite rising  $c_a$ . According to Scheidegger *et al.* (2000), when both  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{18}\text{O}$  values increase, as subtly observed here until the 1950s (Fig. 4.6), stomatal conductance most likely is the main driver of increased iWUE since it is involved in the fractionation of both stable isotopes. Stomatal closure was possibly induced by the combined effect of rising  $c_a$  and severe drought events that took place in the study area at the beginning of the twentieth century (Girardin et al. 2004). This reduction in stomatal conductance could have limited growth during the

1920-1950s period, leading to the formation of smaller and narrower cells (Puchi et al. 2020; Fig. 4.4, S4.5). After 1950 and until the 1980s,  $\delta^{13}\text{C}$  values continued to increase, whereas  $\delta^{18}\text{O}$  values remained relatively constant. This points to a shift in acclimation strategies from a  $g_s$ -controlled iWUE to an  $A$ -controlled increase in iWUE, maintaining  $c_i$  values constant.

*1980s-2010s: iWUE stabilises (passive response)*

In the 1980s, tree response to rising  $c_a$  suddenly became passive, as shown by the increasing  $c_i$  and the relatively constant  $c_a-c_i$  (iWUE) values at all sites (Fig. 4.6). Likewise, a shift to a passive response to increasing  $\text{CO}_2$  concentration has previously been observed for various tree species in the Canadian boreal forest (Giguère-Croteau et al. 2019; Marchand et al. 2020), in China (Wang et al. 2012; Wu et al. 2015), and in Europe (Waterhouse et al. 2004; Gagen et al. 2011; Linares and Camarero 2012). Three reasons might explain this shift in acclimation strategies. Firstly, this finding possibly indicates reduced carbon assimilation rates ( $A$ ). Indeed, in such poor growing environments, the photosynthesis apparatus may saturate and nutrient limitation may downregulate the capacity of trees to assimilate atmospheric carbon (Tognetti et al. 2000; Saurer et al. 2003). Secondly, WTD reconstructions indicate important changes in hydrological conditions over the last 30 years (Fig. 4.3) that might have altered black spruce iWUE. The recent water table drawdown could have generated stressful growth conditions since black spruce develops adventitious roots that are generally confined to the upper 20-30 cm of the organic layer (Lieffers and Rothwell 1987; Viereck and Johnson 1990). However, such a drop in WTD would have most certainly been accompanied by a reduction in stomatal conductance, which was not observed here. Moreover, it remains unclear whether the apparent drying trend reflects increasingly drier site conditions or simply an enhanced vertical *Sphagnum* mosses growth that

disconnects the peat surface from the water table. Increasingly warmer conditions since the 1990s (Fig. S4.6) could have triggered this rapid peat accumulation (Magnan et al. 2018; van Bellen et al. 2018; Primeau and Garneau, under review; Robitaille et al. submitted). The rapid accumulation of organic matter may have exceeded the capacity of adventitious roots to develop higher in the soil profile, compromising the access to oxygen. Lastly, considering that black spruce trees were approximately 180 years old in the 1980s, we cannot rule out the stand age as another potential cause for the reduction in iWUE (Irvine et al. 2004; Kutsch et al. 2009; Marchand et al. 2020).

#### 4.4.2 Stem growth is decoupled from iWUE variations

Our results indicate that lower radial growth rates are found with increasing peat accumulation (Fig. 4.4). This effect was also reported in the black spruce feather moss domain of the James Bay and Abitibi lowlands of eastern Canada (Harper et al. 2003; Fenton et al. 2005; Lecomte et al. 2006; Simard et al. 2007). Low stem growth rates have mostly been attributed to the decrease in soil temperature and nutrient availability induced by peat accumulation (Van Cleve and Viereck 1981; Prescott et al. 2000; Simard et al. 2007). Nitrogen concentration is particularly low in peat deposits and consequently, the effect of limited nitrogen availability on boreal forest growth (Macdonald and Lieffers 1990; Tamm 1991; Vitousek and Howarth 1991; Maynard et al. 2014) is certainly exacerbated by paludification. The thickness of the post-fire residual organic layer in which black spruce trees established is thereby critical in determining tree nutrient uptake and aboveground biomass production. It is well established that black spruce roots can penetrate to a depth of about 60 cm, although they are generally limited to the upper 20-30 cm (Lieffers and Rothwell 1987; Viereck and Johnson 1990). Trees from CAS0 and CAS50 both established in a less than 50 cm-thick organic horizon, and roots could therefore easily reach the mineral soil,

resulting in higher radial growth rates at these sites. On the other hand, tree roots were unable reach the mineral soil layer at CAS100 as black spruce trees established in a 67 cm-deep organic layer.

These findings imply that processes controlling carbon use and allocation to radial tree growth are decoupled from those that control *i*WUE. This is in agreement with studies suggesting that *i*WUE increases do not directly translate into enhanced radial growth (e.g., Peñuelas et al. 2011; Lévesque et al. 2014; van der Sleen et al. 2015; Giguère-Croteau et al. 2019). Based on a comparison of tree ring widths and eddy-covariance flux towers in boreal Canada, Pappas et al. (2020) showed that aboveground biomass, and most particularly radial stem growth, represents only a minor fraction (~9%) of the total gross ecosystem production (GEP). Rocha et al. (2006) also found that stem growth, as estimated from tree ring widths, was not correlated to eddy-covariance-derived GEP in the boreal forest of central Manitoba. These findings point into the same direction: gas exchanges at the vegetation-atmosphere interface are controlled at the leaf level, but the allocation of newly formed photosynthates to either above- or below-ground compartments may depend on local growing conditions and site-specific growth strategies. Our study must therefore be seen as an extreme case where paludification induced locally-important edaphic changes that resulted in large differences in site fertility. Prioritization of belowground growth was more important in the most paludified (least fertile) sites, neglecting carbon allocation to aboveground compartments. This allocation strategy could reinforce tree anchoring (Nicoll et al. 2006) and enhance nutrient uptake (Vicca et al. 2012; Fernández-Martínez et al. 2014), but further research is needed to shed light on the processes driving allocation changes in black spruce trees.

The proportionality of the  $A/g_s$  ratio needs to be preserved between sites in order to maintain comparable *i*WUE values across the paludification gradient (both in terms of mean and variability). This implies that if  $A$  is higher in the least paludified site (e.g.,

CAS0) and lower in the most paludified site (e.g., CAS100), then  $g_s$  will adjust in such a way to maintain nearly identical  $A/g_s$  ratio, and consequently, iWUE values. Actually, we suspect that this proportional adjustment in the  $A/g_s$  ratio might be an important process driving interactions between iWUE and growth rates in a paludified context. As a supporting evidence for this, we found that black spruce tree ring cellulose from the least paludified site (CAS0) was significantly more depleted in  $^{18}\text{O}$  compared to that of other sites (Fig. 4.6b). Unsurprisingly, CAS0 is also the site where radial growth rates are the highest. Increased evapotranspiration rates are probably required to sustain enhanced carbon assimilation and growth rates, forcing  $g_s$  to level up and proportionally adjust to increases in  $A$  (matching the ratio of other sites). Consequently, higher evapotranspiration rates cause black spruce to pump more  $^{18}\text{O}$ -depleted water from soil depths (Evaristo et al. 2017), which in turns decreases average  $\delta^{18}\text{O}$  of tree ring cellulose.

#### 4.4.3 A shift in tree response to climate in the 1980s

Difference in peat thickness along the paludification gradient did not have a noticeable influence on tree response to climate. Before the 1980s, tree growth from all sites showed negative correlations with previous summer temperatures (Fig. 4.5). These climate-growth relationships have previously been reported for the Canadian boreal forest (e.g., Drobyshev et al. 2010; Walker and Johnstone 2014; Girardin et al. 2016; Gennaretti et al. 2017). High summer temperatures in the previous growing season can restrict carbon reserve accumulation, which shapes early wood development the next growing season (Fritts 1976; Skomarkova et al. 2006; Campioli et al. 2011). Black spruce growth also responded positively to September temperature of the current year and negatively to April precipitation of the current year, which suggests that stem growth benefits from a longer growing season.

After the 1980s, trees however became much less sensitive to temperature and precipitation (Fig. 4.5). This could possibly represent a collateral effect of paludification. Interestingly, the shift indicating a clear decline in black spruce sensitivity to climate is synchronous with the decline in  $iWUE$ . The reduced sensitivity of trees to temperature since the mid-twentieth century has been reported in previous tree ring studies of northern latitudinal forests, and has been referred to as the “divergence problem” (e.g., Briffa et al. 2004; D’Arrigo et al. 2008; Esper and Frank 2009; Schneider et al. 2014). This “divergence” phenomenon could potentially be caused by thresholded responses or stresses induced by changes in growth conditions (D’Arrigo et al. 2008). The important WTD deepening over the last decades (Fig. 4.3) might have contributed, along with stand age (Szeicz and MacDonald 1994; Konter et al. 2016), to the decline in tree sensitivity to climate (at the stem level) in our sites.

Overall, this study represents a first attempt to unravel the numerous and complex entanglements between paludification dynamics and forest ecophysiology in the boreal forest of eastern Canada. Based on our results, we conclude that taking into account factors reflecting site edaphic conditions is essential to better describe and predict forest response to environmental variability, especially in nutrient-limited ecosystems (Ainsworth and Rogers 2007; Kirschbaum 2011; Lévesque et al. 2016; Guerrieri et al. 2019). Our findings warrant further studies of vegetation/forest dynamics models and their application to forested peatlands, as those models are often biased towards converting increases in  $iWUE$  into increases in stem growth. For example, a successful modelling of the  $c_i/c_a$  ratio based on the least-cost optimality principle (Lavergne et al. 2020) would predict comparable  $iWUE$  trends, regardless of the degree of paludification and with correct implications for carbon and water cycle interactions at the leaf level. However, failing to account for paludification-related carbon allocation strategies would result in the overestimation of aboveground biomass production in sites where peat accumulation is rapid. Peatlands are one the largest natural terrestrial ecosystems for carbon sequestration, and forested peatlands represent a major

component of these ecosystems in boreal regions (Thompson et al. 2016; Webster et al. 2018). Therefore, additional research on carbon allocation strategies are of utmost importance to understanding the carbon sink capacity of black-spruce-dominated boreal ecosystems.

#### 4.5 Conclusions

In this study, we used an innovative approach to evaluate black spruce radial growth in sites undergoing paludification by combining paleoecohydrological, dendrochronological, and geochemical analyses. We provide the first multi-proxy tree-ring chronologies showing how radial tree growth and main metabolic processes change along a paludification gradient.

Contrary to our expectations, results show that the degree of paludification does not alter black spruce metabolism in boreal forested peatlands. The accumulation of thick organic layers does induce stem growth decline, but this tree response to paludification is not reflected in black spruce ecophysiological mechanisms. The increasing iWUE trends observed could suggest increasing carbon assimilation and radial growth rates at the three sites. However, radial growth of black spruce trees clearly declined with organic layer thickness, resulting in different tree aboveground biomass between the study sites. This underlines that changes in iWUE are not necessarily related to changes in carbon use efficiency because of site conditions (Manzoni et al. 2018). Consequently, dynamic changes in edaphic conditions need to be considered in process models (Guiot et al. 2014). Otherwise, based on tree ecophysiological parameters alone, comparable growth between the three study sites would have been assumed. Our results thus suggest that failing to account for degree of paludification in interpreting tree growth mechanisms can lead to misleading forest productivity predictions in the boreal biome.



This could furthermore result in a considerable overestimation of carbon stocks from trees in the boreal regions where paludified forests and forested peatlands are widespread.

#### 4.6 Declarations

##### *Acknowledgements*

We are grateful to Pierre Grondin (MFFP) for his precious contribution to this project. Thanks to Nolann Chaumont and Camille Lepage for their help with field and laboratory work. Special thanks to Nicole Sanderson for her help with  $^{210}\text{Pb}$  dating. We also thank *Les Tourbeux.ses* for their help and useful advice.

##### *Authors' contributions*

All authors designed the research and conducted the fieldwork. J.B. performed the research and É.B., M.G. and G.M. helped analyzing the data. J.B. wrote the first draft of the manuscript and all authors contributed critically to subsequent drafts and gave final approval for publication.

##### *Funding*

Scholarships to J.B. were provided by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC-CGS M) and the Fonds de recherche du Québec – Nature et technologies (FRQNT). Fieldwork and analyses were funded by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada through discovery grants to M.G. (NSERC #250287) and É.B. (RGPIN-2016-05244).

#### 4.7 References

- Ainsworth EA, Rogers A (2007) The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising [CO<sub>2</sub>]: mechanisms and environmental interactions. *Plant Cell Environ* 30:258-270.
- Ali AA, Ghaleb B, Garneau M, Asnong H, Loisel J (2008) Recent peat accumulation rates in minerotrophic peatlands of the Bay James region, Eastern Canada, inferred by <sup>210</sup>Pb and <sup>137</sup>Cs radiometric techniques. *Appl Radiat Isot* 66:1350-1358.
- Appleby PG, Oldfield F (1978) The calculation of <sup>210</sup>Pb dates assuming a constant rate of supply of unsupported <sup>210</sup>Pb to the sediment. *Catena* 5:1-8.
- Barbour MM (2007) Stable oxygen isotope composition of plant tissue: A review. *Funct Plant Biol* 34:83-94.
- Beaulne J, Magnan G, Garneau M (2018) Evaluating the potential of testate amoebae as indicators of hydrological conditions in boreal forested peatlands. *Ecol Indic* 91:386-394.
- Bégin C, Gingras M, Savard MM, Marion J, Nicault A, Bégin Y (2015) Assessing tree-ring carbon and oxygen stable isotopes for climate reconstruction in the Canadian northeastern boreal forest. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 423:91-101.
- Bergeron Y, Drapeau P, Gauthier S, Lecomte N (2007) Using knowledge of natural disturbances to support sustainable forest management in the northern Clay Belt. *For Chron* 83:326-337.
- Bergeron Y, Gauthier S, Flannigan MD, Kafka V (2004) Fire regimes at the transition between mixedwood and coniferous boreal forest in northwestern Quebec. *Ecology* 85:1916-1932.
- Biondi F, Qeadan F (2008) A theory-driven approach to tree-ring standardization: defining the biological trend from expected basal area increment. *Tree Ring Res* 64:81-96.
- Blaauw M, Christen JA (2019) rbacon: Age-Depth Modelling using Bayesian Statistics. R package version 2.3.9.1. <https://CRAN.R-project.org/package=rbacon>
- Booth RK, Lamentowicz M, Charman DJ (2010) Preparation and analysis of testate amoebae in peatland palaeoenvironmental studies. *Mires Peat* 7:1-7.
- Boudreault C, Bergeron Y, Gauthier S, Drapeau P (2002) Bryophyte and lichen communities in mature to old-growth stands in eastern boreal forests of Canada. *Can J For Res* 32:1080-1093.

- Briffa KR, Osborn TJ, Schweingruber FH (2004) Large-scale temperature inferences from tree rings: a review. *Glob Planet Change* 40:11-26.
- Bunn A, Korpela M, Biondi F, Campelo F, Mérian P, Qeadan F, ... Wernicke J (2018) dplR: Dendrochronology Program Library in R. R package version 1.6.9. <https://CRAN.R-project.org/package=dplR>
- Campioli M, Gielen B, Göckede M, Papale D, Bouriaud O, Granier A (2011) Temporal variability of the NPP-GPP ratio at seasonal and interannual time scales in a temperate beech forest. *Biogeosciences* 8:2481-2492.
- Charman D (2002) Peatlands and environmental change. John Wiley & Sons Ltd, Chichester.
- Crawford RMM, Jeffree CE, Rees WG (2003) Paludification and forest retreat in northern oceanic environments. *Ann Bot* 91:213-226.
- Cybis Elektronik & Data AB (2016) CooRecorder version 8.1.1. Cybis, Saltsjöbaden.
- D'Arrigo R, Wilson R, Liepert B, Cherubini P (2008) On the 'Divergence Problem' in Northern Forests: A review of the tree-ring evidence and possible causes. *Glob Planet Change* 60:289-305.
- Drobyshev Y, Simard M, Bergeron Y, Hofgaard A (2010) Does soil organic layer thickness affect climate-growth relationships in the black spruce boreal ecosystem? *Ecosystems* 13:556-574.
- Ehleringer JR, Hall AE, Farquhar GD (1993) Stable isotopes and plant carbon-water relations. Academic Press, New York.
- Esper J, Frank D (2009) Divergence pitfalls in tree-ring research. *Clim Change* 94:261-266.
- Evaristo J, McDonnell JJ, Clemens J (2017) Plant source water apportionment using stable isotopes: A comparison of simple linear, two-compartment mixing model approaches. *Hydrol Process* 31:3750-3758.
- Farquhar GD, Ehleringer JR, Hubick KT (1989) Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annu Rev Plant Physiol* 40:503-537.
- Farquhar GD, O'Leary MH, Berry JA (1982) On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Aust J Plant Physiol* 9:121-137.
- Farquhar GD, Richards RA (1984) Isotopic composition of plant carbon correlates with water-use efficiency of wheat genotypes. *Aust J Plant Physiol* 11:539-552.
- Fenton N, Bergeron Y (2006) Facilitative succession in a boreal bryophyte community driven by changes in available moisture and light. *J Veg Sci* 17:65-76.
- Fenton N, Lecomte N, Légaré S, Bergeron Y (2005) Paludification in black spruce (*Picea mariana*) forests of eastern Canada: Potential factors and management implications. *For Ecol Manag* 213:151-159.

- Fenton NJ, Simard M, Bergeron Y (2009) Emulating natural disturbances: the role of silviculture in creating even-aged and complex structures in the black spruce boreal forest of eastern North America. *J For Res* 14:258-267.
- Fernández-Martínez M, Vicca S, Janssens IA, Sardans J, Luyssaert S, Campioli M, ... Peñuelas, J (2014) Nutrient availability as the key regulator of global forest carbon balance. *Nat Clim Change* 4:471-476.
- Frank DC, Poulter B, Saurer M, Esper J, Huntingford C, Helle G, ... Weigl M (2015) Water-use efficiency and transpiration across European forests during the Anthropocene. *Nat Clim Change* 5:579-583.
- Fritts HC (1976) *Tree rings and climate*. Academic Press, New York.
- Gagen M, Finsinger W, Wagner-Cremer F, Mccarroll D, Loader NJ, Robertson I, ... Kirchhefer A (2011) Evidence of changing intrinsic water-use efficiency under rising atmospheric CO<sub>2</sub> concentrations in Boreal Fennoscandia from subfossil leaves and tree ring  $\delta^{13}\text{C}$  ratios. *Glob Change Biol* 17:1064-1072.
- Gennaretti F, Gea-Izquierdo G, Boucher É, Berninger F, Arseneault D, Guiot J (2017) Ecophysiological modeling of photosynthesis and carbon allocation to the tree stem in the boreal forest. *Biogeosciences* 14:4851-4866.
- Giguère-Croteau C, Boucher É, Bergeron Y, Girardin MP, Drobyshev I, Silva LCR, ... Garneau M (2019) North America's oldest boreal trees are more efficient water users due to increased [CO<sub>2</sub>], but do not grow faster. *Proc Natl Acad Sci USA* 116:2749-2754.
- Girardin MP, Bouriaud O, Hogg EH, Kurz W, Zimmermann NE, Metsaranta JM, ... Bhatti J (2016) No growth stimulation of Canada's boreal forest under half-century of combined warming and CO<sub>2</sub> fertilization. *Proc Natl Acad Sci USA* 113:E8406-E8414.
- Girardin M-P, Tardif J, Flannigan MD, Bergeron Y (2004) Multicentury reconstruction of the Canadian Drought Code from eastern Canada and its relationship with paleoclimatic indices of atmospheric circulation. *Clim Dyn* 23:99-115.
- Guerrieria R, Belmecheri S, Ollinger SV, Asbjornsen H, Jennings K, Xiao J, ... Richardson AD (2019) Disentangling the role of photosynthesis and stomatal conductance on rising forest water-use efficiency. *Proc Natl Acad Sci USA* 116:16909-16914.
- Guiot J, Boucher É, Gea-Izquierdo G (2014) Process models and model-data fusion in dendroecology. *Front Ecol Evol* 2:1-12.
- Harper K, Boudreault C, DeGrandpré L, Drapeau P, Gauthier S, Bergeron Y (2003) Structure, composition, and diversity of old-growth black spruce forest of the Clay Belt region in Quebec and Ontario. *Environ Rev* 11:S79-S98.
- Heikurainen L (1964) Improvement of Forest Growth on Poorly Drained Peat Soils. *Int Rev For Res* 1:39-113.

- Hu J, Emile-Geay J, Pardin J (2017) Correlation-based interpretations of paleoclimate data – where statistics meet past climates. *Earth Planet Sci Lett* 459:362-371.
- Husch B, Beers TW, Kershaw Jr JA (2003) *Forest Mensuration* (4th ed.). John Wiley & Sons, New York.
- Irvine J, Law BE, Kurpius MR, Anthoni PM, Moore D, Schwarz PA (2004) Age-related changes in ecosystem structure and function and effects on water and carbon exchange in ponderosa pine. *Tree Physiol* 24:753-763.
- Jeglum JK, Rothwell RL, Berry GJ, Smith GKM (1992) A Peat Sampler for Rapid Survey. Frontline, Technical Note 13 921-932. Canadian Forestry Service, Sault-Sainte-Marie.
- Juggins S (2017) rioja: Analysis of Quaternary Science Data. R package version 0.9-15.1. <http://cran.r-project.org/package=rioja>.
- Kirschbaum MUF (2011) Does enhanced photosynthesis enhance growth? Lessons learned from CO<sub>2</sub> enrichment studies. *Plant Physiol* 155:117-124.
- Konter O, Büntgen U, Carrer M, Timonen M, Esper J (2016) Climate signal age effects in boreal tree-rings: Lessons to be learned for paleoclimatic reconstructions. *Quat Sci Rev* 142:164-172.
- Korhola A (1995) Holocene climatic variations in southern Finland reconstructed from peat-initiation data. *Holocene* 5:43-58.
- Kutsch WL, Wirth C, Kattge J, Nöllert S, Herbst M, Kappen L (2009) Ecophysiological characteristics of mature trees and stands – consequences for old-growth forest productivity. In C Wirth, G Gleixner, M Heimann (Eds.) *Old-Growth Forests – Function, Fate and Value*. Springer-Verlag, Heidelberg.
- Lafleur B, Paré D, Fenton NJ, Bergeron Y (2011) Growth of planted black spruce seedlings following mechanical site preparation in boreal forested peatlands with variable organic layer thickness: 5-year results. *Ann For Sci* 68:1291-1302.
- Lamarre A, Magnan G, Garneau M, Boucher É (2013) A testate amoeba-based transfer function for paleohydrological reconstruction from boreal and subarctic peatlands in northeastern Canada. *Quat Int* 306:88-96.
- Lambert MC, Ung CH, Raulier F (2005) Canadian national tree aboveground biomass equations. *Can J For Res* 35:1996–2018.
- Lavergne A, Voelker S, Csank A, Graven H, de Boer HJ, Daux V, ... Prentice IC (2020) Historical changes in the stomatal limitation of photosynthesis: empirical support for an optimality principle. *New Phytol* 225:2484-2497.
- Lavoie M, Paré D, Fenton N, Groot A, Taylor K (2005) Paludification and management of forested peatlands in Canada: a literature review. *Environ Rev* 13 :21-50.

- Le Stum-Boivin É, Magnan G, Garneau M, Fenton NJ, Grondin P, Bergeron Y (2019) Spatiotemporal evolution of paludification associated with autogenic and allogenic factors in the black spruce–moss boreal forest of Québec, Canada. *Quat Res* 91:650-664.
- Lecomte N, Simard M, Bergeron Y (2006) Effects of fire severity and initial tree composition on stand structural development in the coniferous boreal forest of northwestern Québec, Canada. *Écoscience* 13:152-163.
- Lévesque M, Siegwolf R, Saurer M, Eilmann B, Rigling A (2014) Increased water-use efficiency does not lead to enhanced tree growth under xeric and mesic conditions. *New Phytol* 203:94-109.
- Lévesque M, Walthert L, Weber P (2016) Soil nutrients influence growth response of temperate tree species to drought. *J Ecol* 104:377-387.
- Lieffers VJ, Rothwell RL (1987) Rooting of peatland black spruce and tamarack in relation to depth of water table. *Can J Bot* 65:817-821.
- Linares JC, Camarero JJ (2012) From pattern to process: linking intrinsic water-use efficiency to drought-induced forest decline. *Glob Change Biol* 18:1000-1015.
- MacDonald SE, Lieffers VJ (1990) Photosynthesis, water relations, and foliar nitrogen of *Picea mariana* and *Larix laricina* from drained and undrained peatlands. *Can J For Res* 20:995-1000.
- Magnan G, Garneau M, Le Stum-Boivin É, Grondin P, Bergeron Y (2020) Long-term carbon sequestration in boreal forested peatlands in eastern Canada. *Ecosystems*. <https://doi.org/10.1007/s10021-020-00483-x>
- Magnan G, Le Stum-Boivin É, Garneau M, Grondin P, Fenton N, Bergeron Y (2019) Holocene vegetation dynamics and hydrological variability in forested peatlands of the Clay Belt, eastern Canada, reconstructed using a palaeoecological approach. *Boreas* 48:131-146.
- Magnan G, van Bellen S, Davies L, Froese D, Garneau M, Mullan-Boudreau G, ...Shotyk S (2018) Impact of the Little Ice Age cooling and 20th century climate change on peatland vegetation dynamics in central and northern Alberta using a multi-proxy approach and high-resolution peat chronologies. *Quat Sci Rev* 185:230-243.
- Manzoni S, Čapek P, Porada P, Thurner M, Winterdahl M, Beer C, ... Way D (2018) Reviews and syntheses: Carbon use efficiency from organisms to ecosystems – definitions, theories, and empirical evidence. *Biogeosciences* 15:5929-5949.
- Marchand W, Gigardin MP, Hartmann H, Depardieu C, Isabel N, Gauthier S, ... Bergeron Y (2020) Strong overestimation of water-use efficiency responses to rising CO<sub>2</sub> in tree-ring studies. *Glob Change Biol*. <https://doi.org/10.1111/gcb.15166>
- Mauquoy D, Hughes PDM, van Geel B (2010) A protocol for plant macrofossil analysis of peat deposits. *Mires Peat* 7:1-5.

- Maynard DG, Paré D, Thiffault E, Lafleur B, Hogg KE, Kishchuk B (2014) How do natural disturbances and human activities affect soils and tree nutrition and growth in the Canadian boreal forest? *Environ Rev* 22:161-178.
- McCarroll D, Loader NJ (2004) Stable isotopes in tree rings. *Quat Sci Rev* 23:771-801.
- McKenney DW, Hutchinson MF, Papadopol P, Lawrence K, Pedlar J, Campbell K, ... Owen T (2011) Customized spatial climate models for North America. *Bull Am Meteorol Soc* December 1612-1622.
- Naulier N, Savard MM, Bégin C, Marion J, Arseneault D, Bégin Y (2014) Carbon and oxygen isotopes of lakeshore black spruce trees in northeastern Canada as proxies for climatic reconstruction. *Chem Geol* 374-375:7-43.
- Nicoll BC, Gardiner BA, Rayner B, Peace AJ (2006) Anchorage of coniferous trees in relation to species, soil type, and rooting depth. *Can J For Res* 36:1871-1883.
- O'Leary MH (1981) Carbon isotope fractionation in plants. *Phytochemistry* 20:553-567.
- Pappas C, Maillet J, Rakowski S, Baltzer JL, Barr AG, Black TA, ... Sonnentag O (2020) Aboveground tree growth is a minor and decoupled fraction of boreal forest carbon input. *Agric For Meteorol* 290:108030.
- Payette S (2001) Les principaux types de tourbières. In S Payette et L Rochefort (Eds.) *Écologie des tourbières du Québec-Labrador*. Les Presses de l'Université Laval, Québec.
- Payne RJ, Mitchell EAD (2009) How many is enough? Determining optimal count totals for ecological and palaeoecological studies of testate amoebae. *J Paleolimnol* 42:483-495.
- Peñuelas J, Canadell JG, Ogaya R (2011) Increased water-use efficiency during the 20th century did not translate into enhanced tree growth. *Glob Ecol Biogeogr* 20:597-608.
- Prescott CE, Maynard DG, Laiho R (2000) Humus in northern forests: friend or foe? *For Ecol Manag* 133:23-36.
- Primeau P, Garneau M. (under review). Carbon accumulation in peatlands following a boreal to subarctic gradient in eastern Canada.
- Puchi P, Castagneri D, Rossi S, Carrer M (2020) Wood anatomical traits in black spruce reveal latent water constraints on the boreal forest. *Glob Change Biol* 26:1767-1777.
- Pugh TAM, Müller C, Arneth A, Haverd V, Smith B (2016) Key knowledge and data gaps in modelling the influence of CO<sub>2</sub> concentration on the terrestrial carbon sink. *J Plant Physiol* 203:3-15.
- Reimer PJ, Bard E, Bayliss A, Beck JW, Blackwell PG, Bronk Ramsey C, ... van der Plicht J (2013) IntCal13 and MARINE13 radiocarbon age calibration curves 0-50000 years calBP. *Radiocarbon* 55:1869-1887.
- Robitaille M, Garneau M, van Bellen S, Sanderson NK. (under review). Long-term and recent ecohydrological dynamics of patterned peatlands in north-central Quebec (Canada). *The Holocene*.

- Rocha AV, Goulden ML, Dunn AL, Wofsy SC (2006) On linking interannual tree ring variability with observations of whole-forest CO<sub>2</sub> flux. *Glob Change Biol* 12:1378-1389.
- Ruppel M, Väiliranta M, Virtanen T, Korhola A (2013) Postglacial spatiotemporal peatland initiation and lateral expansion dynamics in North America and northern Europe. *Holocene* 23:1596-1606.
- Saucier J-P, Robitaille A, Grondin P (2009) Cadre bioclimatique du Québec. In R Doucet, M Côté (Eds.) *Manuel de foresterie*, 2nd edn. Éditions MultiMondes, Québec.
- Saurer M, Cherubini P, Bonani G, Siegwolf R (2003) Tracing carbon uptake from a natural CO<sub>2</sub> spring into tree rings: an isotope approach. *Tree Physiol* 23:997-1004.
- Saurer M, Spahni R, Frank DC, Joos F, Leuenberger M, Loader NJ, ... Young GHF (2014) Spatial variability and temporal trends in water-use efficiency of European forests. *Glob Change Biol* 20:3700-3712.
- Scheidegger Y, Saurer M, Bahn M, Siegwolf R (2000) Linking stable oxygen and carbon isotopes with stomatal conductance and photosynthetic capacity: a conceptual model. *Oecologia* 125:350-357.
- Schneider L, Esper J, Timonen M, Büntgen U (2014) Detection and evaluation of an early divergence problem in northern Fennoscandian tree-ring data. *Oikos* 123:559-566.
- SCIEM (2019) PAST5: Personal Analysis System for Tree Ring Research version 5.0.610. SCIEM, Viennes.
- Silva LCR, Horwath WR (2013) Explaining Global Increases in Water Use Efficiency: Why Have We Overestimated Responses to Rising Atmospheric CO<sub>2</sub> in Natural Forest Ecosystems? *PloS one* 8:e53089 (5p).
- Simard M, Lecomte N, Bergeron Y, Bernier PY, Paré D (2007) Forest productivity decline caused by successional paludification of boreal soils. *Ecol Appl* 17:1619-1637.
- Simard M, Bernier PY, Bergeron Y, Paré D, Guérine L (2009) Paludification dynamics in the boreal forest of the James Bay Lowlands: effect of time since fire and topography. *Can J For Res* 33:546-552.
- Skomarkova MV, Vaganov EA, Mund M, Knohl A, Linke P, Boerner A, Schulze E-D (2006) Inter-annual and seasonal variability of radial growth, wood density and carbon isotope ratios in tree rings of beech (*Fagus sylvatica*) growing in Germany and Italy. *Trees* 20:571-586.
- Szeicz JM, MacDonald GM (1994) Age-dependent tree-ring growth responses of subarctic white spruce to climate. *Can J For Res* 24:120-132.
- Tamm CO (1991) Nitrogen in terrestrial ecosystems: questions of productivity, vegetational changes, and ecosystem stability. Springer-Verlag, Heidelberg.
- Thompson DK, Simpson BN, Beaudoin A (2016) Using forest structure to predict the distribution of treed boreal peatlands in Canada. *For Ecol Manag* 372:19-27.



- Tognetti T, Cherubini P, Innes JL (2000) Comparative stem-growth rates of Mediterranean trees under background and naturally enhanced ambient CO<sub>2</sub> concentrations. *New Phytol* 146:59-74.
- Ung CH, Bernier P, Guo XJ (2008) Canadian national biomass equations: new parameter estimates that include British Columbia data. *Can J For Res* 38:1123–1132.
- van Bellen S, Magnan G, Davies L, Froese D, Mullan-Boudreau G, Zaccone C, ... Shotyk W (2018) Testate amoeba records indicate regional 20th-century lowering of water tables in ombrotrophic peatlands in central-northern Alberta, Canada. *Glob Change Biol* 24:2758-2774.
- Van Cleve K, Dyrness CT, Viereck LA, Fox J, Chapin FS, Oechel W (1983) Taiga ecosystems in interior Alaska. *BioScience* 33:39-44.
- Van Cleve K, Viereck LA (1981) Forest succession in relation to nutrient cycling in the boreal forest of Alaska. In DC West, HH Shugart, DB Botkin (Eds.) *Forest succession: concepts and application*. Springer-Verlag, New-York.
- van der Sleen P, Groenendijk P, Vlam M, Anten NPR, Boom A, Bongers F, ... Zuidema PA (2015) No growth stimulation of tropical trees by 150 years of CO<sub>2</sub> fertilization but water-use efficiency increased. *Nat Geosci* 8:24-28.
- Vicca S, Luyssaert S, Peñuelas J, Campioli M, Chapin FS, Ciais P, ... Janssens IA (2012) Fertile forests produce biomass more efficiently. *Ecol Lett* 15:520-526.
- Viereck LA, Johnston WF (1990) *Picea mariana* (Mill.) B.S.P. In RM Burns & BH Honkala (Eds.) *Silvics of North America: 1. Conifers*. US Department of Agriculture. Forest Service, Washington.
- Vincent J-S, Hardy L (1977) L'évolution et l'extension des lacs glaciaires Barlow et Ojibway en territoire québécois. *Géo Phy Quat* 31:357-372.
- Vitousek PM, Howarth RW (1991) Nitrogen limitation on land and in the sea: how can it occur? *Biogeochemistry* 13:87-115.
- Walker X, Johnstone JF (2014) Widespread negative correlations between black spruce growth and temperature across topographic moisture gradients in the boreal forest. *Environ Res Lett* 9:064016 (9p).
- Wang W, Liu X, An W, Xu G, Zeng X (2012) Increased intrinsic water-use efficiency during a period with persistent decreased tree radial growth in northwestern China: Causes and implications. *For Ecol Manag* 275:14-22.
- Waterhouse JS, Switsur VR, Barker AC, Carter AHC, Hemming DL, Loader NJ, Robertson I (2004) Northern European trees show a progressively diminishing response to increasing atmospheric carbon dioxide concentrations. *Quat Sci Rev* 23:803-810.

- Webster K, Bhatti JS, Thompson DK, Nelson SA, Shaw CH, Bona KA, ... Kurz WA (2018) Spatially-integrated estimates of net ecosystem exchange and methane fluxes from Canadian peatlands. *Carbon Balance Manag* 13:1-21.
- Wu G, Liu X, Chen T, Xu G, Wang W, Zeng X, Zhang X (2015) Elevation-dependent variations of tree growth and intrinsic water-use efficiency in Schrenk spruce (*Picea schrenkiana*) in the western Tianshan Mountains, China. *Front Ecol Evol* 6:309.
- Yakir D (1992) Variations in the natural abundance of oxygen-18 and deuterium in plant carbohydrates. *Plant Cell Environ* 15:1005-1020.

#### 4.8 Figures

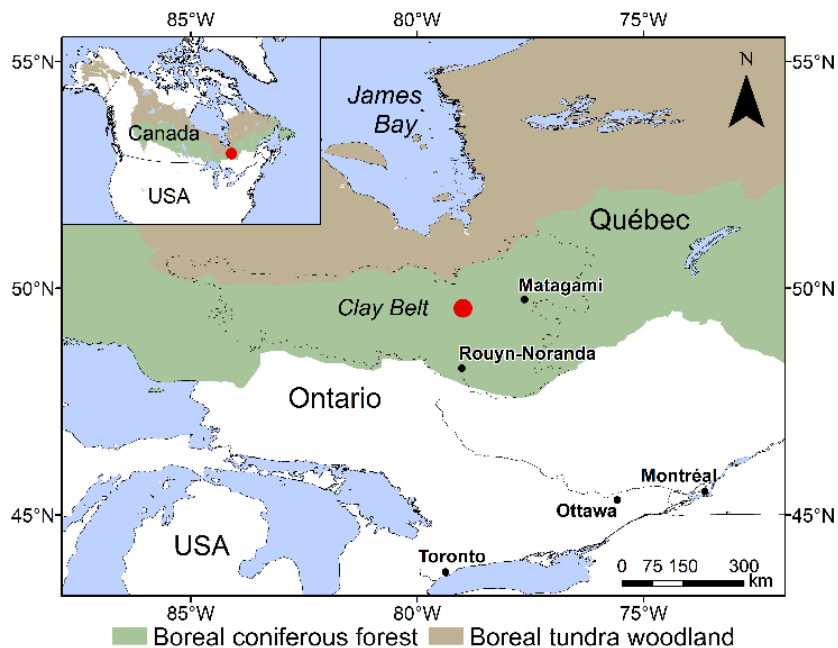


Figure 4.1 Location of the studied Casa boreal forested peatland (red dot).

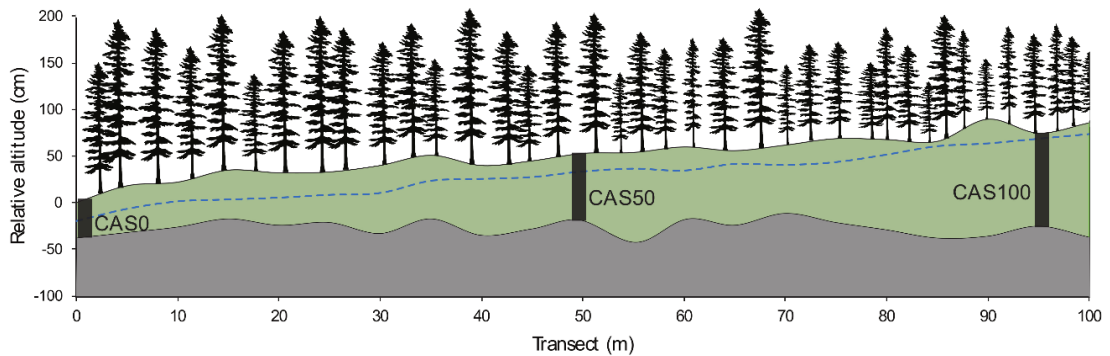


Figure 4.2 Schematic of the three sites along the study transect. Relative altitude of the organic layer (green) and the mineral surface (grey) are shown. Black rectangles represent the locations of the sampled peat cores. The dotted blue line indicates the water table level measured on the field. Trees are not to scale but are representative of variations in canopy openness along the transect.

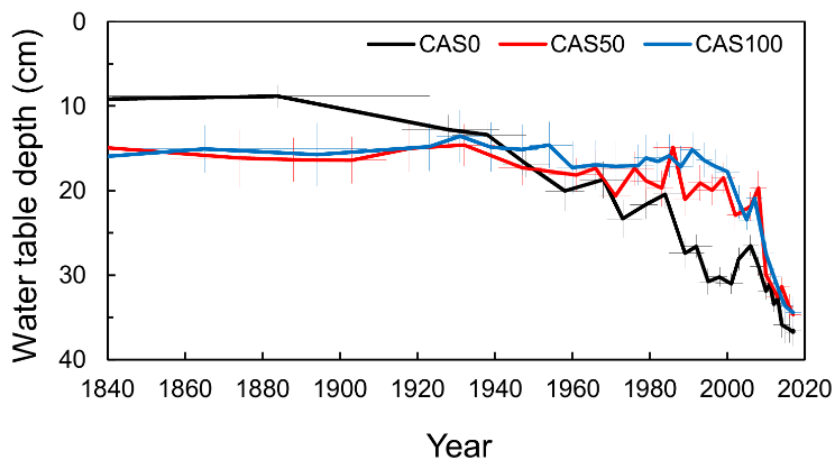


Figure 4.3 WTD reconstructions for the post-fire period based on testate amoeba records. Error bars of both WTD reconstructions and age-depth modelling are shown by pale thin lines.

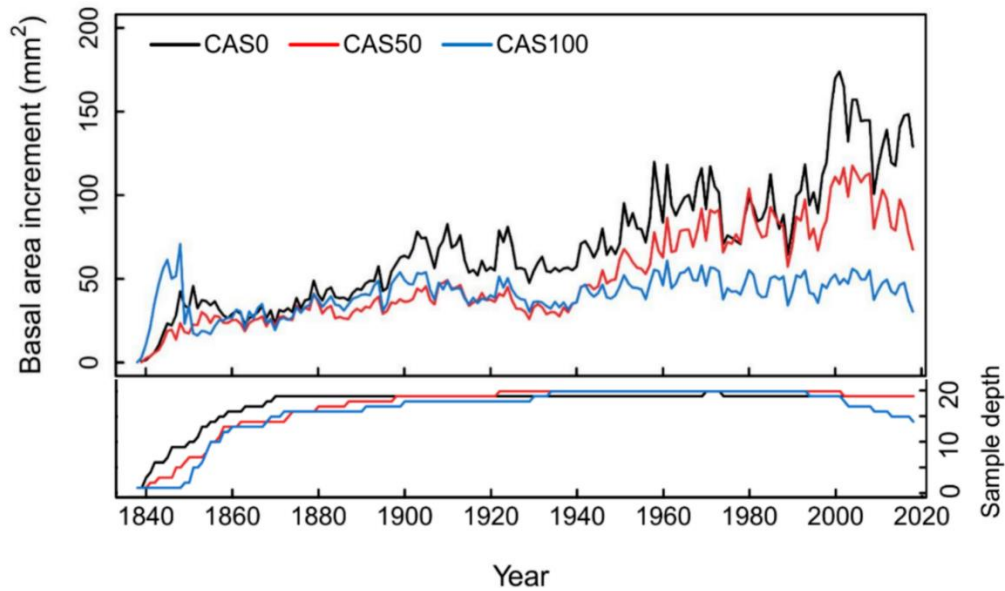


Figure 4.4 Mean annual basal area increment of black spruce trees since their establishment after the last fire event. The decrease in sample depth at CAS100 since 2000 is explained by some trees for which the latest rings were partly absent. See Fig. S4.4 for basal area increment (BAI) distribution.

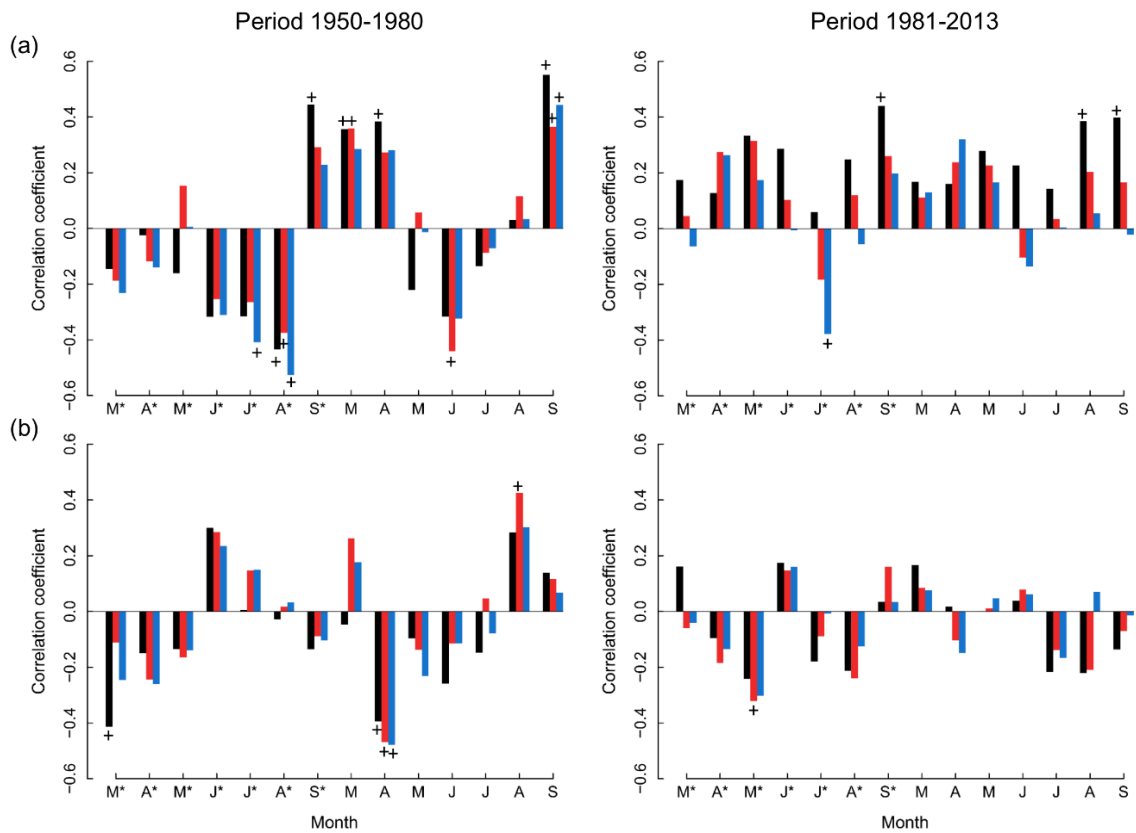


Figure 4.5 Pearson correlations between (a) standardized ring-width and monthly temperature, and (b) standardized ring-width and monthly precipitation for the periods 1950-1980 and 1981-2013. Correlation coefficients were calculated from March to September of the current year and the year preceding ring formation. Months from the previous year of stem growth are marked with an asterisk and significant correlations ( $p < 0.05$ ) are marked with crosses. Results from CAS0, CAS50, and CAS100 are shown in black, red, and blue respectively.

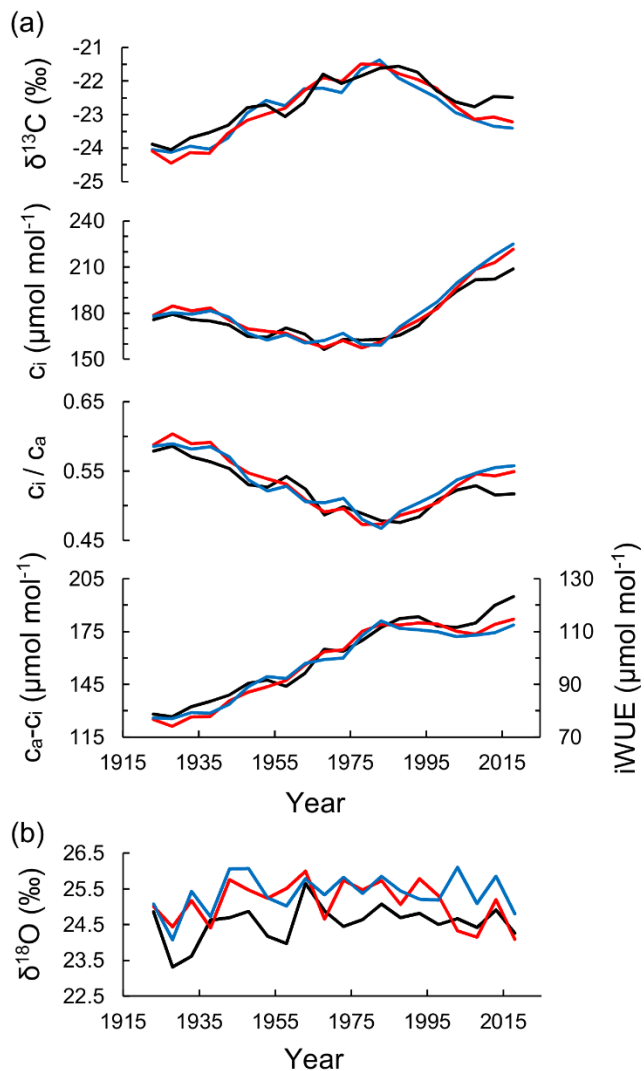


Figure 4.6 Black spruce ecophysiological response to rising  $c_a$  based on five-year resolution  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{18}\text{O}$  analyses for the period 1919-2018. (a) Tree-ring  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{13}\text{C}$ -derived ecophysiological parameter values ( $c_i$ ,  $c_i / c_a$ ,  $c_a - c_i$ ,  $i\text{WUE}$ ); (b) tree-ring  $\delta^{18}\text{O}$  values. Results from CAS0, CAS50, and CAS100 are shown in black, red, and blue respectively.

Table 4.1 Characteristics of the three study sites.

Site	Organic layer thickness (cm)	WTD (cm)	Mean DBH (cm)	Trees (n)	Tree biomass (kg m <sup>-2</sup> )	Tree density <sup>a</sup> (trees ha <sup>-1</sup> )	Mean tree height <sup>b</sup> (m)
CAS0	40	25	10.4	20	8.9	1200	13.8
CAS50	75	19	9.4	24	7.6	1200	11.3
CAS100	100	10	5.6	34	4.6	1000	10.4

<sup>a</sup> Include trees with a diameter at breast height (DBH)  $\geq 9$  cm

<sup>b</sup> Calculated from the twenty black spruce trees (dominant and co-dominant) sampled at each site.

## 4.9 Supplementary material

### 4.9.1 Macrofossil analysis

Plant macrofossils were analysed at 4 cm intervals along each peat core to reconstruct vegetation dynamics since peat initiation. Subsamples of 4 cm<sup>3</sup> were gently boiled in a 5% KOH solution before being washed through a 125  $\mu$ m mesh sieve, following the protocol of Mauquoy et al. (2010). Macrofossils were analysed in a gridded Petri dish under a stereomicroscope (10-40  $\times$  magnification), using Lévesque et al. (1988) and Mauquoy and van Geel (2007) for plant identification. In addition to estimates of the relative abundances of the main peat components, the degree of plant material decomposition was also determined visually using an index ranging from 1 (poorly decomposed) to 5 (highly decomposed).

### 4.9.2 Testate amoeba analysis

In order to reconstruct past hydrological conditions, testate amoeba assemblages were analysed at 1 cm intervals along the cores. Testate amoeba shells were extracted from

1 cm<sup>3</sup> peat subsamples following the standard protocol of Booth et al. (2010). Subsamples were gently boiled in distilled water and washed through 300 and 15 µm sieves. The material remaining in the 15 µm mesh was stained and mounted on glass slides before being analysed under an optical microscope (40× magnification). Testate amoebae were identified following the taxonomy of Mitchell (2002), Siemensma (2018), and Charman et al. (2000), with the modifications of Booth and Sullivan (2007).

The dataset of the transfer function used to reconstruct WTD variations (Lamarre et al. 2013) was improved by adding 40 surface samples collected along the study transect, and 40 others sampled in another forested peatland in the study area. Peat surface samples of approximately 10 cm<sup>3</sup> were cut with a serrated knife, following the method described in Lamarre et al. (2013). Samples were collected in lawns and hummocks, as these are the only microforms found in our sites.

#### 4.9.3 Isotopic analysis of tree rings

Black spruce ecophysiological response to rising ambient CO<sub>2</sub> concentration and climate variability was evaluated through δ<sup>13</sup>C and δ<sup>18</sup>O analyses. These analyses were performed on cross-sections from five trees per site. For each selected cross-section, two wood strips of 3 X 10 mm were cut and finely sanded on all sides. A five-year resolution covering a 100 year period (1919-2018) was considered. After having carefully cross-dated the wood strips, tree rings were cut with a razor blade under a binocular microscope. Rings of the same years were pooled together in equal amounts, resulting in 20 subsamples of five years per site, which were then grinded using a mixer mill (Retsch MM400) to ensure homogeneity (Borella et al. 1998). Alpha-cellulose was then extracted as suggested for black spruce samples (Bégin et al. 2015) following the protocol used by Naulier et al. (2014).



All isotopic analyses were carried out at the Light stable isotope geochemistry laboratory of the GEOTOP Research Center (Université du Québec à Montréal, Canada). Stable isotope ratios of carbon and oxygen were analyzed with an isotope ratio mass spectrometer (Isoprime 100 for  $\delta^{13}\text{C}$  and Isoprime VisIon for  $\delta^{18}\text{O}$ ) coupled to an elemental analyser (Elementar Vario MicroCube for  $\delta^{13}\text{C}$  and Elementar Vario PyroCube for  $\delta^{18}\text{O}$ ) in continuous flow mode. Results were normalized with three internal standards on NBS19-LSVEC and VSMOW-SLAP scales for  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{18}\text{O}$  respectively. Results are reported in ‰ ( $\pm 0.1\text{‰}$  for  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\pm 0.3\text{‰}$  for  $\delta^{18}\text{O}$ ) relative to VPDB for carbon isotopic ratios and to VSMOW for oxygen isotopic ratios. Because of the high combustion of  $^{13}\text{C}$ -depleted fossil fuels since the industrial period (~1850), atmospheric  $^{13}\text{C}$  concentration is significantly decreasing, which causes a declining trend in tree ring  $\delta^{13}\text{C}$  values. This Suess effect was therefore corrected as proposed by McCarroll and Loader (2004).

## 4.9.3. Supplementary figures



Figure S4.1 Photographs of the Casa forested peatland showing sites CAS100 (top) and CAS0 (bottom).

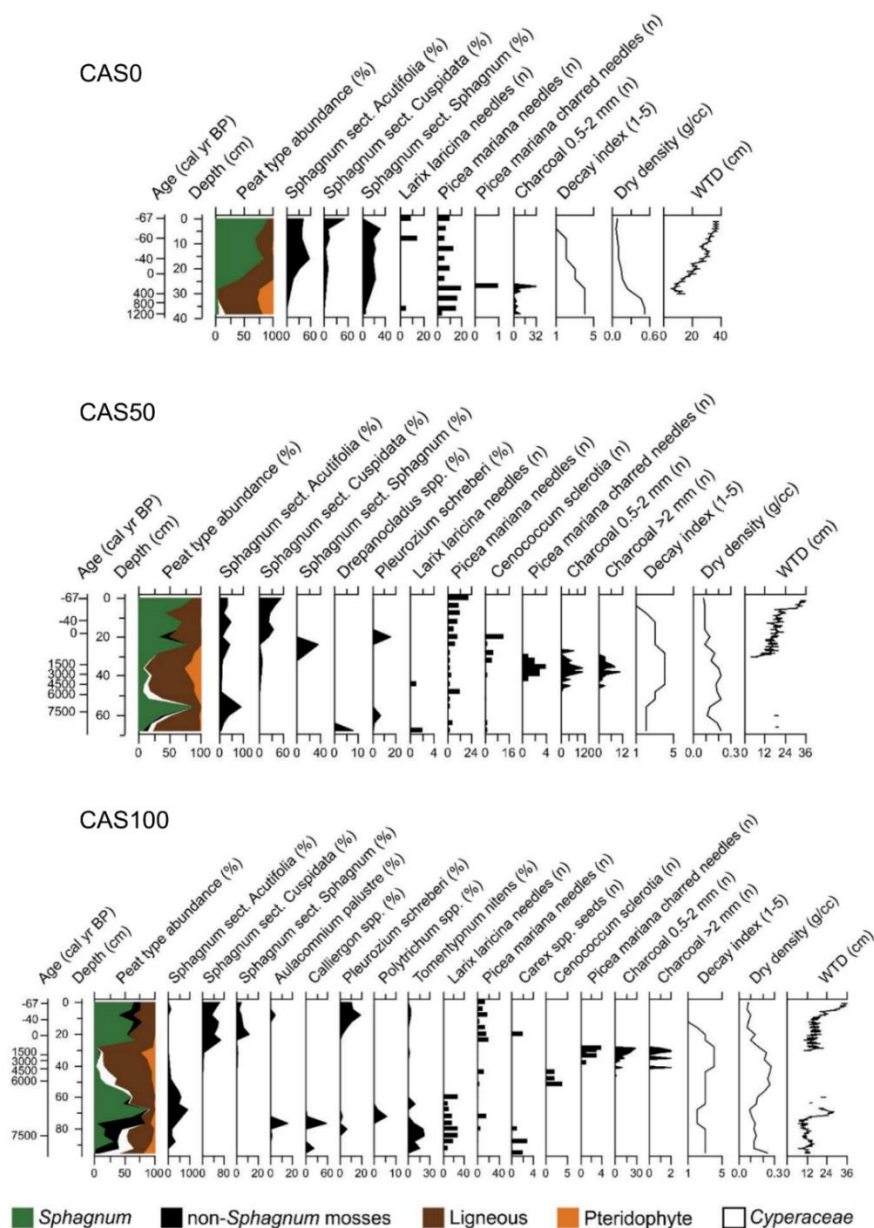


Figure S4.2 Plant macrofossil diagrams of three peat cores analysed. Data are presented in percentages (silhouettes) and in counts (bars, except for charcoals). The main peat components (%) are shown in the left column: *Sphagnum* (green), non-*Sphagnum* mosses (black), ligneous material (brown), Pteridophyte (orange), and *Cyperaceae* (white). The visual decay index, the dry density of peat, and the water table depth (WTD) reconstructions from testate amoeba assemblages (see Fig. S4.3) are also presented in the right columns.

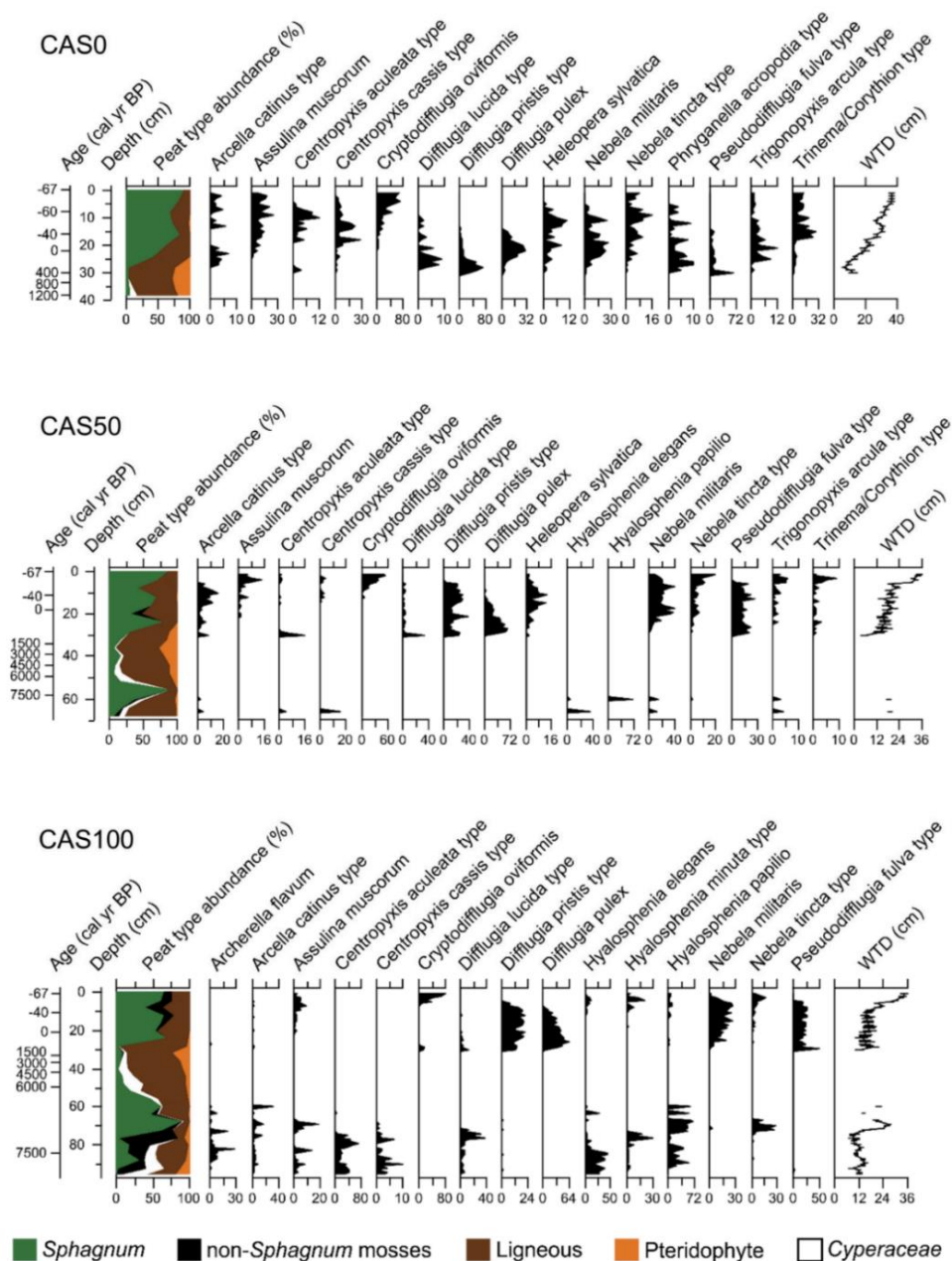


Figure S4.3 Testate amoeba diagrams. Diagrams show the abundance (%) of the dominant taxa in the three peat cores analysed. The water table depth (WTD) values inferred from testate amoeba records are presented in the right column (high values indicate dry conditions). Blanks in WTD reconstructions are due to exceptionally low test concentrations in some horizons, where the minimum count (20 tests) was not reached. The main peat components (%) are shown in the left column: *Sphagnum* (green), non-*Sphagnum* mosses (black), ligneous material (brown), Pteridophyte (orange), and *Cyperaceae* (white).

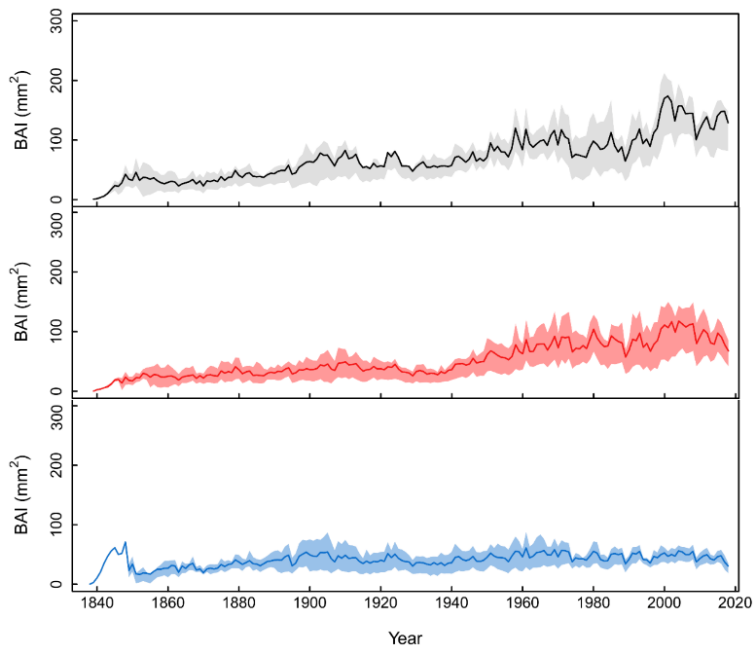


Figure S4.4 Basal area increment distribution between the 25<sup>th</sup> and the 75<sup>th</sup> quantiles. Sites CAS0, CAS50, and CAS100 are shown in black, red, and blue respectively. The solid line represents the mean annual values of each site.

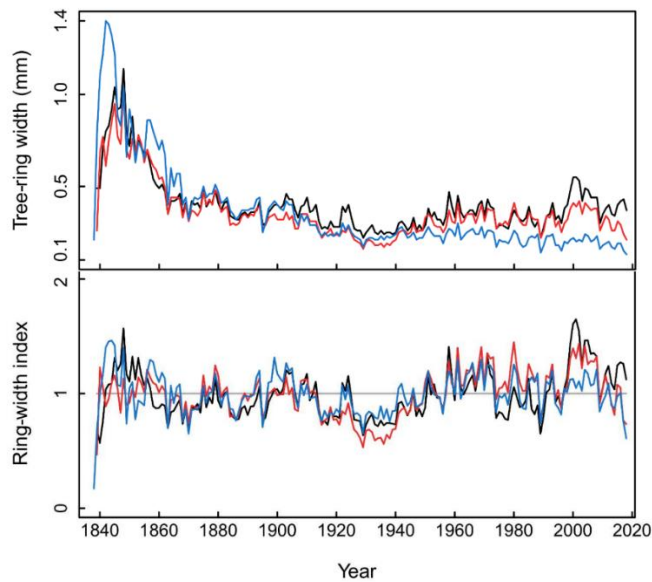


Figure S4.5 Raw tree-ring-width series and standardized ring-width series. Sites CAS0, CAS50, and CAS100 are shown in black, red, and blue respectively.

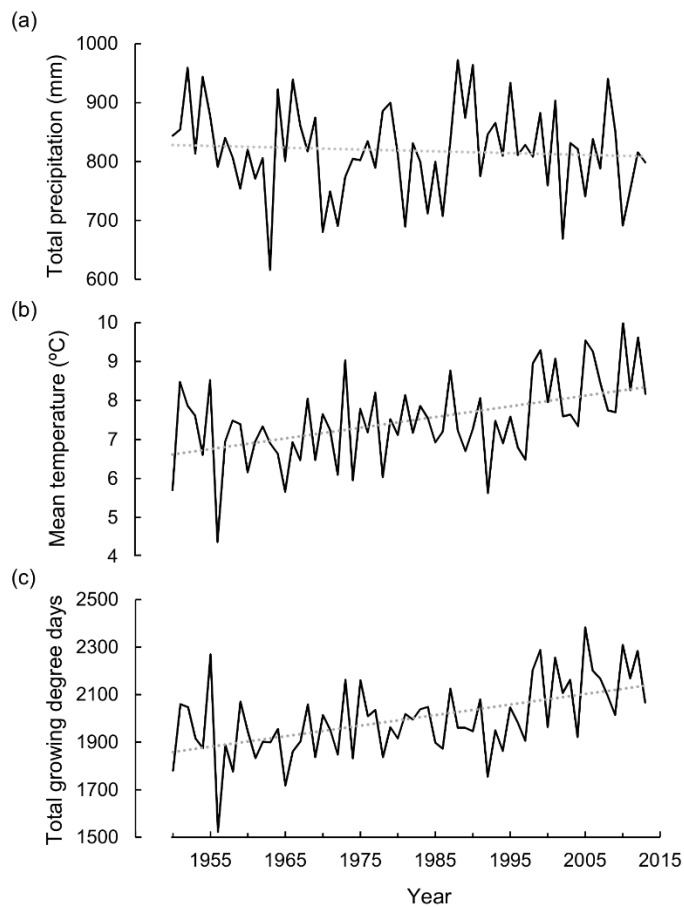


Figure S4.6 March to September climate trends in the study area for the period 1950-2013. (a) precipitation, (b) temperature, and (c) growing degree days (>0°C). Linear trends are shown by dotted lines. Data were extracted from McKenney et al. (2011).

Table S4.1 Radiocarbon ( $^{14}\text{C}$ ) dates.

Core	Depth (cm)	Laboratory number	Material dated	Radiocarbon age $\pm$ error ( $^{14}\text{C}$ yr BP)	Calibrated age range (cal yr BP)	Median age (cal yr BP)
CAS0	26-27	UOC-9614	Charcoal, charred needles	158 $\pm$ 29	0-285	175
	38-39	UOC-8508	Bulk peat	1314 $\pm$ 32	1182-1296	1255
CAS50	26-27	UOC-9615	Charcoal, charred needles	171 $\pm$ 29	0-290	179
	33-34	UOC-8509	Charcoal, charred needles	1264 $\pm$ 24	1175-1281	1224
	56-57	UOC-9617	<i>Sphagnum</i> stems	6610 $\pm$ 29	7440-7565	7502
	69-70	UOC-9616	Bulk peat	6838 $\pm$ 29	7610-7724	7667
CAS100	28-29	UOC-8512	Charcoal, charred needles	154 $\pm$ 24	35-284	178
	44-45	UOC-8513	<i>Picea</i> needles, <i>Sphagnum</i> stems	4691 $\pm$ 31	5320-5577	5397
	52-53	UOC-8514	<i>Picea</i> needles, <i>Sphagnum</i> stems	5469 $\pm$ 38	6190-6386	6274
	72-73	UOC-8515	<i>Picea</i> and <i>Larix</i> needles	6466 $\pm$ 34	7311-7436	7374
	95-96	UOC-6053	Bulk peat	6635 $\pm$ 41	7441-7578	7522

### 3. Supplementary references

Bégin C, Gingras M, Savard MM, Marion J, Nicault A, Bégin Y (2015) Assessing tree-ring carbon and oxygen stable isotopes for climate reconstruction in the Canadian northeastern boreal forest. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 423:91-101.

Booth RK, Lamentowicz M, Charman DJ (2010) Preparation and analysis of testate amoebae in peatland palaeoenvironmental studies. *Mires Peat* 7:1-7.

Booth RK, Sullivan M (2007) Key to testate amoebae inhabiting *Sphagnum*-dominated peatlands with an emphasis on taxa preserved in Holocene sediments. Earth and Environmental Science Department, Lehigh University, Bethlehem.

Borella S, Leuenberger M, Saurer M, Siegwolf R (1998) Reducing uncertainties in  $\delta^{13}\text{C}$  analysis of tree rings: pooling, milling and cellulose extraction. *J Geophys Res* 103:19519-19526.

- Charman DJ, Hendon D, Woodland WA (2000) The identification of Testate Amoebae (Protozoa: Rhizopoda) in peats, Technical Guide No. 9. Quaternary Research Association, London.
- Lamarre A, Magnan G, Garneau M, Boucher É (2013) A testate amoeba-based transfer function for paleohydrological reconstruction from boreal and subarctic peatlands in northeastern Canada. *Quat Int* 306:88-96.
- Lévesque PEM, Diné H, Larouche A (1988) Guide illustré des macrofossiles végétaux des tourbières du Canada. Agriculture du Canada, Direction générale de la recherche. Publication no. 1817.
- Mauquoy D, Hughes PDM, van Geel B (2010) A protocol for plant macrofossil analysis of peat deposits. *Mires Peat* 7:1-5.
- Mauquoy D, van Geel B (2007) Plant macrofossil methods and studies: Mire and peat macros. In SA Elias (Ed.) *Encyclopedia of Quaternary Science*. Elsevier Science, Amsterdam.
- McCarroll D, Loader NJ (2004) Stable isotopes in tree rings. *Quat Sci Rev* 23:771-801.
- McKenney DW, Hutchinson MF, Papadopol P, Lawrence K, Pedlar J, Campbell K, ... Owen T (2011) Customized spatial climate models for North America. *Bull Am Meteorol Soc* December 1612-1622.
- Mitchell EAD (2002) The identification of *Centropyxis*, *Cyclopyxis*, *Trigonopyxis* and similar *Phryganella* species living in *Sphagnum*. Available online at <http://istar.wikidot.com/id-keys>.
- Naulier N, Savard MM, Bégin C, Marion J, Arseneault D, Bégin Y (2014) Carbon and oxygen isotopes of lakeshore black spruce trees in northeastern Canada as proxies for climatic reconstruction. *Chem Geol* 374-375:7-43.
- Siemensma F (2018) Microworld – World of amoeboid organisms. Available online at <http://www.arcella.nl/>.



## CHAPITRE V

### PEAT DEPOSITS STORE MORE CARBON THAN TREES IN FORESTED PEATLANDS OF THE BOREAL BIOME<sup>2</sup>

Joannie Beaulne<sup>1,2,3,\*</sup>, Michelle Garneau<sup>1,2,3,4,\*</sup>, Gabriel Magnan<sup>1,3</sup>, and Étienne Boucher<sup>1,2,4</sup>

<sup>1</sup> Geotop Research Center, Université du Québec à Montréal, Montréal, Québec H3C 3P8, Canada

<sup>2</sup> Department of Geography, Université du Québec à Montréal, Montréal, Québec H3C 3P8, Canada

<sup>3</sup> GRIL-UQAM, Université du Québec à Montréal, Montréal, Québec H3C 3P8, Canada

<sup>4</sup> Centre d'études nordiques, Université Laval, Québec, Québec G1V 0A6, Canada

\* Emails: joannie.beaulne@gmail.com; garneau.michelle@uqam.ca

#### Abstract

Peatlands are significant carbon (C) stores, playing a key role in nature-based climate change mitigation. While the effectiveness of non-forested peatlands as C reservoirs is increasingly recognised, the C sequestration function of forested peatlands remains poorly documented, despite their widespread distribution. Here, we evaluate the C

<sup>2</sup> Article soumis à la revue *Scientific Reports*

sequestration potential of boreal forested peatlands over both recent and millennial timescales. C stock estimates reveal that most of the carbon stored in these ecosystems is found in soil organic horizons (22.6-66.0 kg m<sup>-2</sup>), whereas tree C mass (2.3-4.5 kg m<sup>-2</sup>) decreases with thickening peat. For the first time, we compare the boreal C storage capacities of soil organic layers and tree aboveground biomass on the same timescale, showing that organic horizons (11.0-12.6 kg m<sup>-2</sup>) can store more carbon than trees (2.3-4.5 kg m<sup>-2</sup>) even over a short time period (last 200 years). We also show that forested peatlands have similar recent rates of C accumulation to boreal non-forested peatlands but lower long-term rates, suggesting higher decay and more important peat layer combustion during fire events. Our findings highlight the significance of forested peatlands for C sequestration and suggest that greater consideration should be given to peat soil C stores in national accounting.

## 5.1 Introduction

Terrestrial vegetation is a key component in global climate cycles through its capacity for carbon (C) sequestration [1]. In the boreal biome, forests cover ~8% of the land area and sequester approximately 272±23 Gt of carbon [2], while northern peatlands store an estimated 547±74 Gt of carbon, covering only ~2% of the global land surface [3].

In the Northern Hemisphere, peatland development has mostly been attributed to the paludification process, which led to the establishment of open or forested peatlands depending on drainage and the initial presence of forest vegetation [4,5]. Boreal forested peatlands are characterised by a closed to semi-open canopy cover and an organic layer thickness larger than 30 cm [6-8]. Recent methodological mapping improvements revealed that the coverage of forested peatlands has most likely been

underestimated. In Canada, for example, preliminary estimates suggested that between 10 and 17% of northern peatlands were forested [8], but new estimates indicate that these ecosystems probably cover up to 50% of the Canadian peatland area in the boreal and subarctic biomes [9,10]. Despite their widespread distribution, the global C sequestration potential of boreal forested peatlands remains poorly documented.

Estimation of C storage capacities in the boreal biome has recently been biased towards aboveground forest-related components, while belowground components remained neglected. For example, climate change mitigation efforts tend to focalize on evaluating the role and importance of forests as carbon sinks for anthropogenic C emissions sequestration [e.g., 11-14]. From that point of view, boreal forested peatlands may have been overlooked as unproductive ecosystems, due to their semi-open structure and low stem density. Despite the recommendations of the *IPCC Special Report on Climate Change and Land* [15] for reducing deforestation and increasing C storage by preserving peatland ecosystems, there remains a lack of consideration for organic layer C stores in national accounting [16,17]. As a result, the C sequestration potential of forested peatlands is inaccurately evaluated and their role in climate mitigation is certainly underestimated.

Recently, Magnan *et al.* [18] contributed to documenting C dynamics in boreal forested peatlands by investigating their long-term C storage capacities. Through a comparison of C stocks between tree aboveground biomass and peat layers, they showed that organic horizons – accumulated over millennia – store significantly more carbon than mature black spruce trees. However, contrasting timescales associated with peat accumulation and forest maturation make comparing these two components difficult in terms of their relative effectiveness as C stores. This highlights that comparing forests and peatland ecosystems in terms of C sequestration is a non-trivial task. There is an important need to document C storage capacities of trees and soil organic layers on

common timescales to better inform decisions on ecosystem management and nature-based solutions for climate change mitigation.

Here we investigate C sequestration in boreal forested peatlands over both recent and millennial timescales – which respectively correspond to the timeframe of tree growth (last two centuries) and that of peat accumulation – by combining paleoecological and dendrochronological approaches. To highlight the potential value of C sink capacities, we compared C stocks in tree aboveground biomass and soil organic layers by using a high temporal resolution approach in a forested peatland in eastern Canada (Fig. 5.1). To our knowledge, there has not been yet such a comparison on C stock quantification in the boreal biome.

## 5.2 Results

### 5.2.1 Peat and tree chronologies

To document tree aboveground and peat belowground C stocks in boreal forested peatlands, we established a transect with an increase in organic layer thickness reflecting different degrees of paludification. The selected study sites CAS0, CAS50 and CAS100 along the transect have a mean soil organic layer thickness of 40, 75 and 100 cm, respectively (Fig. 5.2). Radiocarbon ( $^{14}\text{C}$ ) dating revealed that peat initiation started around 1200 cal yr BP at CAS0 and around 7600 cal yr BP at both CAS50 and CAS100 (Table S5.1). Charcoal fragment counting suggests multiple fire events between 7000 and 150 cal yr BP (Fig. 5.3). The  $^{14}\text{C}$  dating of the most recent charcoal layer of each site indicated that the median calibrated age of the last fire event ranged between 175-179 cal yr BP. These ages were validated by  $^{210}\text{Pb}$  dating (Table S5.2).

Age-depth models were developed for each site by combining  $^{14}\text{C}$  and  $^{210}\text{Pb}$  dating (Fig. S5.1).

The combination of peat dating and tree-ring chronologies confirms that the last fire occurred around 200-250 years ago (~1800 CE). Tree-ring analyses performed on twenty black spruce (*Picea mariana* (Mill.) BSP) trees per site revealed the presence of even-aged stands. Tree chronologies cover the period 1839-2018 CE at CAS0 and CAS50, and the period 1838-2018 CE at CAS100 (last 180 years). Considering that age might be underestimated for trees growing in thick organic substrate [19], these results strongly suggest the establishment of black spruce immediately after the fire.

The vegetation succession of the studied sites is described in Beaulne *et al.* [20]. Over the last two centuries, the canopy opening which resulted from the last fire first allowed the establishment and the expansion of *Sphagnum* mosses at the three sites, followed by the black spruce post-fire regeneration, leading to the present day black-spruce-*Sphagnum* dominated ecosystem.

### 5.2.2 Tree aboveground biomass

Tree growth rates vary according to the degree of paludification. The diameter at breast height (DBH) values decrease as the organic layer thickness increases. Trees from sites CAS0, CAS50 and CAS100 have a mean DBH of 10.4, 9.4 and 5.6 cm respectively (Fig. 5.2). Tree aboveground biomass reaches  $8.9 \text{ kg m}^{-2}$  at CAS0 and  $7.6 \text{ kg m}^{-2}$  at CAS50, but only  $4.6 \text{ kg m}^{-2}$  at CAS100. The mean annual cumulative biomass calculated from ring-width measurements of the twenty black spruce trees per site also indicates a reduction in tree growth along the paludification gradient (Fig. 5.4). CAS0 and CAS50 sites show similar exponential trends in biomass production, although

black spruce growth was more limited at CAS50. At CAS100, tree aboveground biomass progressed at a very similar rate to CAS50 until the 1960s. Thereafter, biomass production slowed, increasing linearly rather than exponentially. At the end of the studied period (2018 CE), the mean tree aboveground biomass at CAS0 was two times higher than that of CAS100.

### 5.2.3 Carbon accumulation data

The highest long-term apparent rate of C accumulation (LORCA) is observed at CAS0 (18.0 g C m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup>) where the youngest peat core was collected (Table 5.1). LORCA values are similar at CAS50 and CAS100, where peat initiation occurred around 7600 cal yr BP, with a value of 6.0 and 8.8 g C m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup> respectively. Recent rates of C accumulation (RERCA) were calculated for the periods 1900 CE-present and 1950 CE-present and correspond to the partly decomposed peat layers of the acrotelm. Post-1900 CE RERCA values are similar between the three sites, particularly at CAS0 and CAS50 (83.5 and 84.4 g C m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup>; Table 5.1). RERCA values from 1950 CE to present are comparable at CAS0 and CAS100 (130.8 and 129.3 g C m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup> respectively), and slightly lower at CAS50 (117.1 g C m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup>). The variability in apparent C accumulation rates (CAR) over time are similar between the three sites (Fig. 5.3). CAR values are higher than 100 g C m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup> in the first 20 cm of the peat cores dominated by *Sphagnum* spp. and decrease (<5 g C m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup>) between 30 and 50 cm at CAS50 and CAS100 where ligneous peat is dominant and highly decomposed.

Tree aboveground C mass decreased with organic layer thickening. As a result, the most paludified site (CAS100) exhibited the highest peat C stock and the lowest tree C stock (Fig. 5.5a). Carbon stocks were significantly higher in peat (22.6-66.0 kg m<sup>-2</sup>) compared to tree aboveground biomass (2.3-4.5 kg m<sup>-2</sup>) for all sites – with the organic

soil currently containing between 5 to nearly 30 times more carbon than trees. Considering that organic layers have accumulated carbon during a much longer period than trees (Fig. 5.2), post-fire C stocks were calculated separately to obtain comparable values on the same temporal scale (i.e., ~last 200 years). Therefore, tree aboveground C stocks were compared with peat C stocks above the last charcoal layer at each site. Again, C mass was much higher in these upper peat layers (first 25-27 cm), with a mean value of 11.6 kg m<sup>-2</sup> compared to 3.5 kg m<sup>-2</sup> in trees, resulting in C stocks up to five times higher in peat than in trees (Fig. 5.5b).

### 5.3 Discussion

This study confirms that most of the carbon stored in boreal forested peatlands is found in belowground peat layers. The amount of carbon stored in peat deposits (22.6-66.0 kg m<sup>-2</sup>) – accumulated over millennial timescales – is comparatively much larger than the amount stored in trees (2.3-4.5 kg m<sup>-2</sup>) (Fig. 5.5a). These results support the recent findings of Magnan *et al.* [18] who also observed considerably higher C stocks in organic layers (62-172 kg m<sup>-2</sup>) than in tree aboveground biomass (1.5-5.3 kg m<sup>-2</sup>) in forested peatlands in eastern Canada. Our C stock comparison performed on an equivalent period of time (last ~200 years) revealed that organic layers (11.0-12.6 kg m<sup>-2</sup>) do store more carbon than trees (2.3-4.5 kg m<sup>-2</sup>) even on a short timescale (Fig. 5.5b). While recent horizons will be subjected to further decomposition [21] - as will the tree biomass – this nevertheless suggests that, in the boreal biome, belowground carbon storage is strikingly superior to its aboveground counterpart at all timescales. This is the first attempt to compare the relative efficiency of two different components for C storage over a common timescale in the boreal area.

Total C stocks (trees and peat) estimated in the study sites range from 27.1 to 68.3 kg m<sup>-2</sup>. Although the biomass of shrubs, roots, and deadwood was not included in our estimates, these data are higher than the C storage value of 23.9 kg m<sup>-2</sup> calculated for boreal forests worldwide that includes all the ecosystem components [2]. These results support the statement that peatlands contain much more organic C than other terrestrial ecosystems [22]. Furthermore, the dominance and high water retention capacity of *Sphagnum* mosses in forested peatlands allows for the persistence of wet surface conditions, which makes these ecosystems less susceptible to fire than surrounding upland forests [23,24]. *Sphagnum* mosses are also more recalcitrant to decomposition than vascular species [25,26].

Long-term rates of C accumulation (LORCA) at the three study sites range from 6.0 to 18.0 g C m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup> (Table 5.1). These results are similar to those obtained by Magnan *et al.* [18], ranging between 9.3 and 22.8 g C m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup>. The highest LORCA, observed at CAS0, is consistent with the mean value of 17 g C m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup> reported by Zoltai and Martikainen [7] in Canadian forested peatlands. However, LORCA values at CAS50 and CAS100 are more similar to the 8 g C m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup> calculated in black spruce forests of Alaska by Manies *et al.* [27] and are among the lowest LORCA documented in boreal peatlands. The long-term C accumulation rates of all sites are lower than the global average of 22.9 g C m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup> from northern non-forested peatlands [28] and the mean value of 26.1 g C m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup> documented in boreal and subarctic non-forested peatlands in eastern Canada [29]. Plant macrofossil analyses previously conducted on the three studied peat cores indicate the presence of dense and highly humified woody horizons [20] (mean OM density: 0.14 g cm<sup>-3</sup>; Fig. 5.3) that suggest high decay rates compared to non-forested *Sphagnum* peatlands (mean OM density: 0.105 g cm<sup>-3</sup> [28]) – which likely explains the low rates of C sequestration over millennial timescales in these forested peatlands. This could be attributed to the persistently low water tables over millennia which favour higher aerobic decomposition rates in the upper peat layers – as observed by Magnan *et al.* [30] in similar woody-dominated horizons in another



boreal forested peatland from testate amoeba analysis. The low LORCA values could also be attributed to important organic layer combustion during fire events, as forested peatlands have relatively high woody biomass as opposed to non-forested peatlands. Indeed, the lowest carbon accumulation rates (CAR) in the three peat cores correspond to ligneous horizons [20] with particularly high organic matter density ( $>0.15 \text{ g cm}^{-3}$ ) in which numerous charcoal fragments were found (Fig. 5.3). Our results, supported by those from Magnan *et al.* [18], suggest that boreal forested peatlands are less efficient C sinks over millennial timescales than non-forested peatlands.

Recent apparent rates of C accumulation (RERCA) range between  $83.5$  and  $91.3 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$  for 1900 CE-present and between  $117.1$  to  $130.8 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$  for 1950 CE-present (Table 5.1). While these recently accumulated peat layers will be subject to further decomposition, these RERCA values suggest high contemporaneous C uptake and storage by *Sphagnum* mosses in forested peatlands. These data are comparable with published RERCA in non-forested peatlands of eastern Canada. Indeed, Turunen *et al.* [31] calculated a mean RERCA of  $126.5 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$  for 23 peatlands (1953-2003) while Piilo *et al.* [32] documented a RERCA of  $85.94$  and  $102.50 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$  in high boreal and subarctic peatlands for the periods 1900-2017 CE and 1950-2017 CE respectively. These results show that boreal forested and non-forested peatlands can have similar carbon sequestration potential in a short-term perspective.

The ongoing paludification process at the study sites led to a decrease in tree aboveground biomass (Figs. 5.2-5.3). A decline in forest productivity with organic layer thickening has been commonly observed in the boreal biome [e.g., 33-35]. Thus, forested peatlands are widely managed by the forest industry to control, reduce or reverse the paludification process and increase forest site productivity through drainage, fertilization or mechanical site preparation [36-41]. These management practices – favoring organic layer decay and removal – are performed with different considerations for the impact they generate on  $\text{CO}_2$  and  $\text{CH}_4$  emissions. The most extensive studies

have been conducted in Finland [40,42], while in Canada the C sequestration function of peat soils and carbon accounting are still rarely taken into account in forested peatland management [43,44]. Yet, the value of organic horizons for C sequestration highlighted in the present study suggests that the loss of carbon from peat layer removal cannot be offset within a short-term period (e.g., 200 years) by enhanced tree growth. For example, at CAS0 – which site shows relatively high tree growth rates – tree aboveground biomass would need to be ten times larger to reach organic layer C storage capacities. Our results suggest that prioritising forest growth over peatland development and conservation can have important repercussions on the global carbon cycle on both short- and long-term perspectives.

Our study shows that the key C sequestration function of forested peatlands should be considered in forest management practices. Since it is not possible to optimize both forest productivity and soil carbon sequestration in these ecosystems, criteria based on site characteristics should be established to inform management decisions. Our results show that black spruce growth had similar trends between the three sites up to the 1960s, where stem growth was thereafter more restrained at CAS100 (Fig. 5.4). Age-depth modelling indicated that the organic layer was 75 cm thick at CAS100 at that time. The two other sites, which showed relatively good growth trends, never reached that organic layer thickness. The slowdown in biomass production could be the result of the black spruce rooting zone fully migrating in the organic substrate [34]. While further studies are needed, this may be an indicator of the peat thickness threshold above which the protection of the C sequestration function of forested peatlands should be prioritised over tree productivity.

Through the first comparison of peat deposit and tree aboveground C stocks on the same timescale, we show that peat can have higher C storage capacities than trees, even on a short-term perspective. Although additional studies including tree belowground biomass and relative decomposition projections may be needed, our study clearly

demonstrates the effectiveness of peat soils for carbon sequestration over both recent and millennial timescales in boreal forested peatlands. Thus, our results highlight the important value of forested peatlands for carbon sequestration, but also the key role that these ecosystems can play in climate change mitigation strategies. Considering that tree restoration and afforestation practices may be expensive and that the fertilization potential of trees by rising atmospheric CO<sub>2</sub> concentration is negligible [e.g., 45-48], greater consideration should be given to the conservation of peatland ecosystems, which naturally contribute to reaching climate mitigation goals [49].

## 5.4 Methods

### 5.4.1 Study area

Data were collected in eastern Canada within the Clay Belt region of the black spruce-feather moss bioclimatic domain, south of James Bay [50] (Fig. 5.1a). This area is particularly prone to paludification due to the relatively cold and humid climate, the flat topography, and the dominance of poorly-drained clay deposits left by the proglacial lakes Barlow and Ojibway [38,51]. Moreover, the regional fire cycle is estimated at ~400 years since 1920 [52], allowing the accumulation of thick organic layers between fire events. Mean annual temperature is 0.3°C (1950-2013 period) – ranging from -18.9°C in January to 16.3°C in July – and mean annual precipitation is 818 mm [53].

The studied forested peatland site was selected based on previous studies conducted in the Clay Belt to ensure its regional representativeness [18,34,54]. Its selection was based on ecoforestry maps [55] to identify black spruce–*Sphagnum*-dominated stands and field observations to choose a forested peatland presenting a range in organic layer

thickness. The selected forested peatland (49°33'06"N, 78°59'10"O; Fig. 5.1b) has an organic layer thickness that varies between 40 cm and more than 1 m. The aboveground vegetation is largely dominated by black spruce and ericaceous shrubs, such as *Vaccinium angustifolium*, *Rhododendron groenlandicum*, *Kalmia angustifolia*, and *Chamaedaphne calyculata*. The understory is dominated by *Sphagnum* communities, particularly *S. angustifolium/fallax*.

#### 5.4.2 Fieldwork

Three sampling sites (CAS0, CAS50, CAS100) were established along a 100 m transect following a gradient of organic layer thickness (Fig. 5.2). Relative surface altitude and organic layer thickness were measured at 5 m intervals along the transect using a high precision altimeter (ZIPLEVEL PRO-2000) and an Oakfield probe. Water table depths were measured at the same intervals a few hours after holes were dug to ensure that the water table level had stabilized. At each site, the diameter at breast height (DBH) of all trees (DBH  $\geq$  1 cm) within a 100 m<sup>2</sup> plot (10×10 m) was measured.

One peat monolith was collected down to the mineral soil contact at the three sites using a Box corer [56]. Sampling locations are representative of the mean peat thickness of the sites. Twenty black spruce trees were also selected at each site within a 10 m radius of the collected peat core. Peat thickness was measured at the bottom of each selected tree to make sure that it was representative of the mean peat thickness of the site. Only dominant trees with straight stem and no visible scars were selected. The DBH of selected trees was measured and cross-sections were collected at standard height (1.3 m).

### 5.4.3 Peat core chronologies

Peat chronologies were developed from radiocarbon and  $^{210}\text{Pb}$  dating. A total of 11 samples were submitted to A. E. Lalonde AMS Laboratory (University of Ottawa, Canada) for accelerator mass spectrometry radiocarbon dating ( $^{14}\text{C}$ ). Peat initiation, the last fire event and main transitions in vegetation composition were dated for each core by carefully selecting plant macrofossil remains in the appropriate levels. Results were calibrated with the IntCal13 calibration curve [57].  $^{210}\text{Pb}$  dating was also performed on the uppermost 24-26 cm (above the fire horizon) of peat cores at 1 cm intervals by alpha spectrometry (EGG Ortec 476A) at the GEOTOP Research Center (Université du Québec à Montréal, Canada). Ages were inferred from the measurement of  $^{210}\text{Po}$  activity, using the constant rate of supply model [58] following a  $\text{HNO}_3\text{-HCl-H}_2\text{O}_2$  digestion on samples [59]. Lead-210 dating has been very rarely conducted in forested peatlands but our results suggest that  $^{210}\text{Pb}$  measurements perform well in these ecosystems, as they agree with  $^{14}\text{C}$  dates. Age-depth models were generated with *rbacon* package in R (version 2.3.9.1) [60]. Ages are expressed in calendar years before present (cal yr BP; 1950 CE) and the peat surface age is therefore set to -67 cal yr BP (coring year: 2017 CE).

### 5.4.4 Identification of past fire events

Past local fire events were identified by analysing macroscopic charcoal fragments (>0.5 mm) at 1 cm intervals along the three peat cores [61]. Subsamples of 1 cm<sup>3</sup> were gently boiled with 10% KOH and washed through a 0.5 mm mesh sieve. Charcoal fragments were then counted in a gridded Petri dish under a stereomicroscope (10-40 × magnification).

#### 5.4.5 Tree-ring analysis

Dried cross-sections of the 60 sampled trees were finely sanded (from 80 to 600 grit size) before measuring ring widths along two radii with CooRecorder software (version 8.1.1) [62]. This procedure allowed the development of tree-ring chronologies and the characterisation of black spruce growth at each site. Samples were visually cross-dated using PAST5 software (version 5.0.610) [63] and skeleton plots were generated with the R package *dplR* (version 1.6.9) [64]. Ring-width series were converted into annual cumulative biomass and then yearly averaged using all trees from the same site to compare tree growth along the paludification gradient.

#### 5.4.6 Carbon data from organic layers and tree aboveground biomass

Dry bulk density was determined at each centimeter in the three peat cores after drying overnight a 1 cm<sup>3</sup> subsample at 105°C. Organic matter density was then measured using loss-on-ignition at 550°C for 3h [65]. Peat C stocks were estimated by multiplying the amount of organic matter in peat cores by an estimated 50% carbon content mass [66]. Recent C stocks (last ~200 years) were calculated from the horizons above the last charcoal layer of each site. Long-term apparent rates of carbon accumulation (LORCA, g C m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup>) were obtained by dividing the total mass of carbon accumulated by the basal <sup>14</sup>C age at the organic-mineral interface. Recent apparent rates of carbon accumulation (RERCA, g C m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup>) were calculated for the periods 1900 CE-present and 1950 CE-present by dividing the carbon mass accumulated by the age inferred from age-depth models. Variations in apparent carbon accumulation rates (CAR, g C m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup>) were estimated by dividing the C density (g

$\text{cm}^{-3}$ ) of each continuous centimeter by the deposition time ( $\text{yr cm}^{-1}$ ) generated by the age-depth modelling.

Tree C stocks were calculated from the aboveground biomass of every tree counted in the 100 m<sup>2</sup> plot of each site. All trees within the study plots were black spruce trees. Individual biomass was estimated with DBH measurements using allometric equations adapted to black spruce growth [67,68]. The C content of black spruce trees was assumed to be 50% of tree biomass [69].

## 5.5 References

1. Le Quéré, C. *et al.* Global carbon budget 2014. *Earth Syst. Sci. Data* **7**, 521–610 (2014).
2. Pan, Y. *et al.* A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science* **333**, 988–993 (2011).
3. Yu, Z., Loisel, J., Brosseau, D. P., Beilman, D. W. & Hunt, S. J. Global peatland dynamics since the Last Glacial Maximum. *Geophys. Res. Lett.* **37** (2010).
4. Payette, S. Les principaux types de tourbières in *Écologie des tourbières du Québec-Labrador* (eds. Payette, S. & Rochefort, L.) 39–90 (Les Presses de l'Université Laval, 2001).
5. Charman, D. Peatlands and environmental change (John Wiley & Sons Ltd, 2002).
6. Pakarinen, P. Classification of boreal mires in Finland and Scandinavia: a review. *Vegetatio* **118**, 29–38 (1995).
7. Zoltai, S. C. & Martikainen, P. J. Estimated extent of forested peatlands and their role in the global carbon cycle in *Forest ecosystems, forest management and the global carbon cycle* (eds. Apps, M. J. & Price, D. T.) 47–58 (Springer-Verlag, 1996).
8. Lavoie, M., Paré, D. & Bergeron, Y. Impact of global change and forest management on carbon sequestration in northern forested peatlands. *Environ. Rev.* **13**, 199–240 (2005).

9. Thompson, D. K., Simpson, B. N. & Beaudoin, A. Using forest structure to predict the distribution of treed boreal peatlands in Canada. *For. Ecol. Manag.* **372**, 19–27 (2016).
10. Webster, K. *et al.* Spatially-integrated estimates of net ecosystem exchange and methane fluxes from Canadian peatlands. *Carbon Balance Manag.* **13**, 1–21, <https://doi.org/10.1186/s13021-018-0105-5> (2018).
11. Griscom, B. W. *et al.* Natural climate solutions, *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **114**, 11645–1165 (2017).
12. Yosef, G. *et al.* Large-scale semi-arid afforestation can enhance precipitation and carbon sequestration potential. *Sci. Rep.* **8**, <https://doi.org/10.1038/s41598-018-19265-6> (2018).
13. Bastin, J.-F. *et al.* The global tree restoration potential. *Science* **365**, 76–79 (2019).
14. Lewis, S. L., Wheeler, C. E., Mitchard, E. T. A. & Koch, A. Restoring natural forests is the best way to remove atmospheric carbon. *Nature* **568**, 25–28 (2019).
15. IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). Climate change and land: An IPCC special report on climate change, desertification, land degradation, sustainable land management, food security, and greenhouse gas fluxes in terrestrial ecosystems, <https://www.ipcc.ch/srccl/> (2019).
16. Bona, K. A., Fyles, J. W., Shaw, C. & Kurz, W. A. Are mosses required to accurately predict upland black spruce forest soil carbon in national-scale forest C accounting models? *Ecosystems* **16**, 1071–1086 (2013).
17. Leifeld, J. & Menichetti, L. The underappreciated potential of peatlands in global climate change mitigation strategies. *Nat. Commun.* **9**, 1–7, <https://doi.org/10.1038/s41467-018-03406-6> (2018).
18. Magnan, G., Garneau, M., Le Stum-Boivin, É., Grondin, P. & Bergeron, Y. Long-term carbon sequestration in boreal forested peatlands in eastern Canada. *Ecosystems* (2020).
19. Laamrani, A., DesRochers, A. & Blackburn, L. Effect of organic layer thickness on black spruce aging mistakes in Canadian boreal forests. *Forests* **7**, <https://doi.org/10.3390/f7030069> (2016).
20. Beaulne, J., Boucher, É., Garneau, M. & Magnan, G. Paludification reduces black spruce growth rates but does not alter ecophysiological mechanisms in eastern Canada's boreal forested peatlands. *J. Ecol.* (under review).
21. Young *et al.* Misinterpreting carbon accumulation rates in records from near-surface peat. *Sci. Rep.* **9**, <https://doi.org/10.1038/s41598-019-53879-8> (2019).
22. Joosten, H., Sirin, A., Couwenberg, J., Laine, J. & Smith, P. The role of peatlands in climate regulation in *Peatland Restoration and Ecosystem Services: Science,*



- Policy and Practice* (eds. Bonn, A., Allott, T., Evans, M., Joosten, H. & Stoneman, R.) 63–76 (Cambridge University Press, 2016).
23. Shetler, G., Turetsky, M. R., Kane, E. & Kasischke, E. *Sphagnum* mosses limit total carbon consumption during fire in Alaskan black spruce forests. *Can. J. For. Res.* **38**, 2328–2336 (2008).
  24. Terrier, A., de Groot, W. J., Girardin, M. P. & Bergeron, Y. Dynamics of moisture content in spruce-feather moss and spruce-*Sphagnum* organic layers during an extreme fire season and implications for future depths of burn in Clay Belt black spruce forests. *Int. J. Wildland Fire* **23**, 490–502 (2014).
  25. Moore, T., Bubier, J. & Bledzki, L. Litter decomposition in temperate peatland ecosystems: the effect of substrate and site. *Ecosystems* **10**, 949–963 (2007).
  26. Lang, S. I. *et al.* An experimental comparison of chemical traits and litter decomposition rates in a diverse range of subarctic bryophyte, lichen and vascular plant species. *J. Ecol.* **97**, 886–900 (2009).
  27. Manies, K. L., Harden, J. W., Fuller, C. C. & Turetsky, M. R. Decadal and long-term boreal soil carbon and nitrogen sequestration rates across a variety of ecosystems. *Biogeosciences* **13**, 4315–4327 (2016).
  28. Loisel, J. *et al.* A database and synthesis of northern peatland soil properties and Holocene carbon and nitrogen accumulation. *Holocene* **24**, 1028–1042 (2014).
  29. Garneau, M. *et al.* Holocene carbon dynamics of boreal and subarctic peatlands from Québec, Canada. *Holocene* **24**, 1043–1053 (2014).
  30. Magnan, G. *et al.* Holocene vegetation dynamics and hydrological variability in forested peatlands of the Clay Belt, eastern Canada, reconstructed using a palaeoecological approach. *Boreas* **48**, 131–146 (2019).
  31. Turunen, J., Roulet, N. T., Moore, T. R. & Richard, P. J. H. Nitrogen deposition and increased carbon accumulation in ombrotrophic peatlands in eastern Canada. *Glob. Biogeochem. Cycles* **18**, GB3002 (2004).
  32. Piilo, S. R. *et al.* Recent peat and carbon accumulation following the Little Ice Age in northwestern Québec, Canada. *Environ. Res. Lett.* **14**, p.075002 (2019).
  33. Heikurainen, L. Improvement of forest growth on poorly drained peat soils. *Int. Rev. For. Res.* **1**, 39–113 (1964).
  34. Simard, M., Lecomte, N., Bergeron, Y., Bernier, P. Y. & Paré, D. Forest productivity decline caused by successional paludification of boreal soils. *Ecol. Appl.* **17**, 1619–1637 (2007).
  35. Pluchon, N., Hugelius, G., Kuusinen, N. & Kuhry, P. Recent paludification rates and effects on total ecosystem carbon storage in two boreal peatlands of Northeast European Russia. *Holocene* **24**, 1126–1136 (2014).

36. Päivänen, J. The effects of silvicultural treatments on the ground water table in Norway spruce and Scots pine stands on peat in *Proceedings of the 6<sup>th</sup> International Peat Congress* (ed. International Peat Society) 433–438 (International Peat Society, 1980).
37. Lappalainen, E. Peatlands and peat resources in Finland in *Peatlands in Finland* (ed. Vasander, H.) 36–38 (Finnish Peatland Society, 1996).
38. Lavoie, M., Paré, D., Fenton, N., Groot, A. & Taylor, K. Paludification and management of forested peatlands in Canada: a literature review. *Environ. Rev.* **13**, 21–50 (2005).
39. Lafleur, B., Paré, D., Fenton, N. J. & Bergeron, Y. Growth of planted black spruce seedlings following mechanical site preparation in boreal forested peatlands with variable organic layer thickness: 5-year results. *Ann. For. Sci.* **68**, 1291–1302 (2011).
40. Lohila, A. *et al.* Greenhouse gas flux measurements in a forestry-drained peatland indicate a large carbon sink. *Biogeosciences* **8**, 3203–3218 (2011).
41. Prévost, M. & Dumais, D. Long-term growth response of black spruce advance regeneration (layers), natural seedlings and planted seedlings to scarification: 25th year update. *Scand. J. For. Res.* **33**, 583–593 (2018).
42. Ojanen, P., Minkkinen, K. & Penttilä, T. The current greenhouse gas impact of forestry-drained boreal peatlands. *For. Ecol. Manag.* **289**, 201–208 (2013).
43. Kurz, W. A. *et al.* Carbon in Canada’s boreal forest — A synthesis. *Environ. Rev.* **21**, 260–292 (2013).
44. Lafleur, B. *et al.* Ecosystem management in paludified boreal forests: enhancing wood production, biodiversity, and carbon sequestration at the landscape level. *For. Ecosyst.* **5**, 1–14, <https://doi.org/10.1186/s40663-018-0145-z> (2018).
45. Peñuelas, J., Canadell, J. G. & Ogaya, R. Increased water-use efficiency during the 20th century did not translate into enhanced tree growth. *Glob. Ecol. Biogeogr.* **20**, 597–608 (2011).
46. Lévesque, M., Siegwolf, R., Saurer, M., Eilmann, B. & Rigling, A. Increased water-use efficiency does not lead to enhanced tree growth under xeric and mesic conditions. *New Phytol.* **203**, 94–109, <https://doi.org/10.1111/nph.12772> (2014).
47. van der Sleen, P. *et al.* No growth stimulation of tropical trees by 150 years of CO<sub>2</sub> fertilization but water-use efficiency increased. *Nat. Geosci.* **8**, 24–28 (2014).
48. Giguère-Croteau, C. *et al.* North America’s oldest boreal trees are more efficient water users due to increased [CO<sub>2</sub>], but do not grow faster. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **116**, 2749–2754 (2019).

49. Ciais, P. *et al.* Five decades of northern land carbon uptake revealed by the interhemispheric CO<sub>2</sub> gradient. *Nature* **568**, 221–225 (2019).
50. Saucier, J.-P., Robitaille, A. & Grondin, P. Cadre bioclimatique du Québec in *Manuel de foresterie*, 2nd ed. (eds. Doucet, R. & Côté, M.) 186–205 (Éditions MultiMondes, 2009).
51. Vincent, J.-S. & Hardy, L. L'évolution et l'extension des lacs glaciaires Barlow et Ojibway en territoire québécois. *Géogr. Phys. Quat.* **31**, 357–372 (1977).
52. Bergeron, Y., Gauthier, S., Flannigan, M. D. & Kafka, V. Fire regimes at the transition between mixedwood and coniferous boreal forest in northwestern Quebec. *Ecology* **85**, 1916–1932 (2004).
53. McKenney, D. W. *et al.* Customized spatial climate models for North America. *Bull. Am. Meteorol. Soc.* December, 1612–1622, <https://doi.org/10.1175/2011BAMS3132.1> (2011).
54. Le Stum-Boivin, É. *et al.* Spatiotemporal evolution of paludification associated with autogenic and allogenic factors in the black spruce–moss boreal forest of Québec, Canada. *Quat. Res.* **91**, 650–664 (2019).
55. MFFP (Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs). Ecoforestry maps, [ftp://transfert.mffp.gouv.qc.ca/Public/Diffusion/DonneeGratuite/Foret/DONNEES\\_FOR\\_ECO\\_SUD/Resultats\\_inventaire\\_et\\_carte\\_ecofofor](ftp://transfert.mffp.gouv.qc.ca/Public/Diffusion/DonneeGratuite/Foret/DONNEES_FOR_ECO_SUD/Resultats_inventaire_et_carte_ecofofor) (2019).
56. Jeglum, J. K., Rothwell, R. L., Berry, G. J. & Smith, G. K. M. A Peat Sampler for Rapid Survey. Frontline, Technical Note 13, 921–932 (Canadian Forestry Service, 1992).
57. Reimer, P. J. *et al.* IntCal13 and MARINE13 radiocarbon age calibration curves 0–50000 years calBP. *Radiocarbon* **55**, 1869–1887 (2013).
58. Appleby, P. G. & Oldfield, F. The calculation of <sup>210</sup>Pb dates assuming a constant rate of supply of unsupported <sup>210</sup>Pb to the sediment. *Catena* **5**, 1–8 (1978).
59. Ali, A. A., Ghaleb, B., Garneau, M., Asnong, H. & Loisel, J. Recent peat accumulation rates in minerotrophic peatlands of the Bay James region, Eastern Canada, inferred by <sup>210</sup>Pb and <sup>137</sup>Cs radiometric techniques. *Appl. Radiat. Isot.* **66**, 1350–1358 (2008).
60. Blaauw, M. & Christen, J. A. rbacon: Age-Depth Modelling using Bayesian Statistics. R package version 2.3.9.1, <https://CRAN.R-project.org/package=rbacon> (2019).
61. Magnan, G., Lavoie, M. & Payette, S. Impact of fire on long-term vegetation dynamics of ombrotrophic peatlands in northwestern Québec, Canada. *Quat. Res.* **77**, 110–121 (2012).
62. Cybis Elektronik & Data AB. CooRecorder, version 8.1.1 (Cybis, 2016).

63. SCIEM. PAST5: Personal Analysis System for Tree Ring Research, version 5.0.610 (SCIEM, 2019).
64. Bunn, A. *et al.* dplR: Dendrochronology Program Library in R. R package version 1.6.9, <https://CRAN.R-project.org/package=dplR> (2018).
65. Dean, E. W. Determination of carbonate and organic matter in calcareous sediments and sedimentary rocks by loss on ignition: comparison with other methods. *J. Sediment. Petrol.* **44**, 242–248 (1974).
66. Chambers, F. M., Beilman, D. W., & Yu, Z. Methods for determining peat humification and for quantifying peat bulk density, organic matter and carbon content for palaeostudies of climate and peatland carbon dynamics. *Mires Peat* **7**, 1–10 (2011).
67. Lambert, M. C., Ung, C. H. & Raulier, F. Canadian national tree aboveground biomass equations. *Can. J. For. Res.* **35**, 1996–2018 (2005).
68. Ung, C. H., Bernier, P. & Guo, X. J. Canadian national biomass equations: new parameter estimates that include British Columbia data. *Can. J. For. Res.* **38**, 1123–1132 (2008).
69. Thomas, S. C. & Martin, A. R. Carbon content of tree tissues: a synthesis. *Forests* **3**, 332–352, <https://doi.org/10.3390/f3020332> (2012).

## 5.6 Acknowledgements

We thank Pierre Grondin (MFFP) for his contribution to the field campaign and Nicole Sanderson for her support with  $^{210}\text{Pb}$  dating and the language revision of the manuscript. Thanks to Nolann Chaumont and Camille Lepage for their help with fieldwork. We also thank *Les Tourbeux.ses* for their help and useful advice. Funding was provided by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada through discovery grants to M.G. (NSERC #250287) and É.B. (RGPIN-2016-05244). Scholarships to J.B. were provided by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC-CGS M) and the Fonds de recherche du Québec – Nature et technologies (FRQNT).

## 5.7 Figures

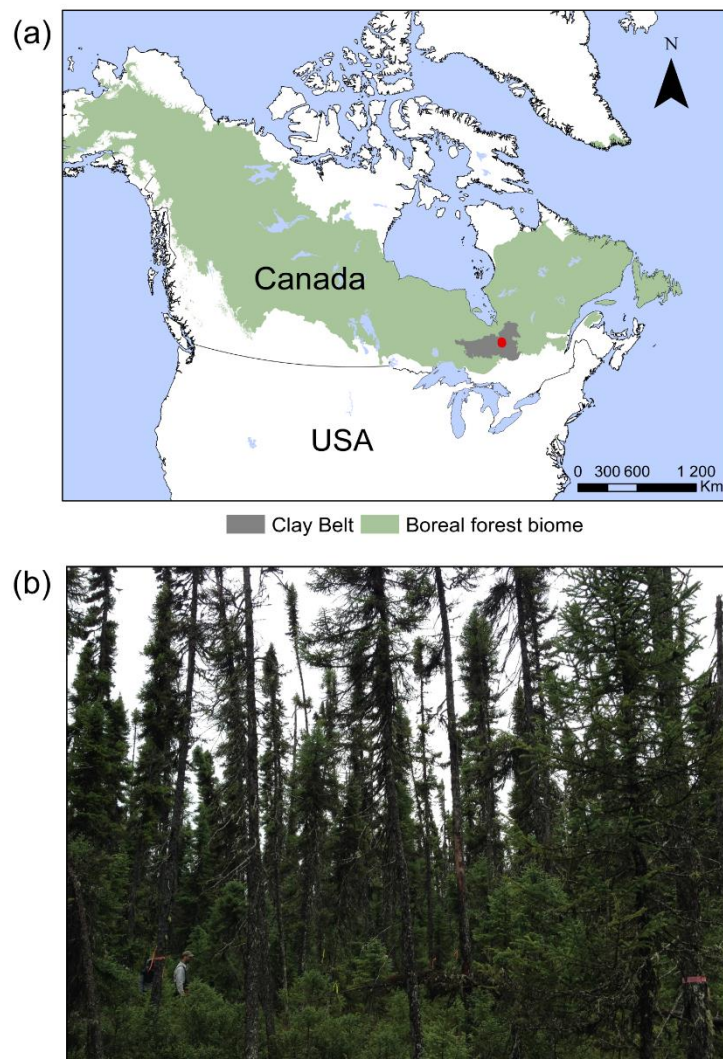


Figure 5.1 (a) Location of the studied boreal forested peatland (red dot) in the Clay Belt of eastern Canada. (b) Photograph of the sampling site CAS100.

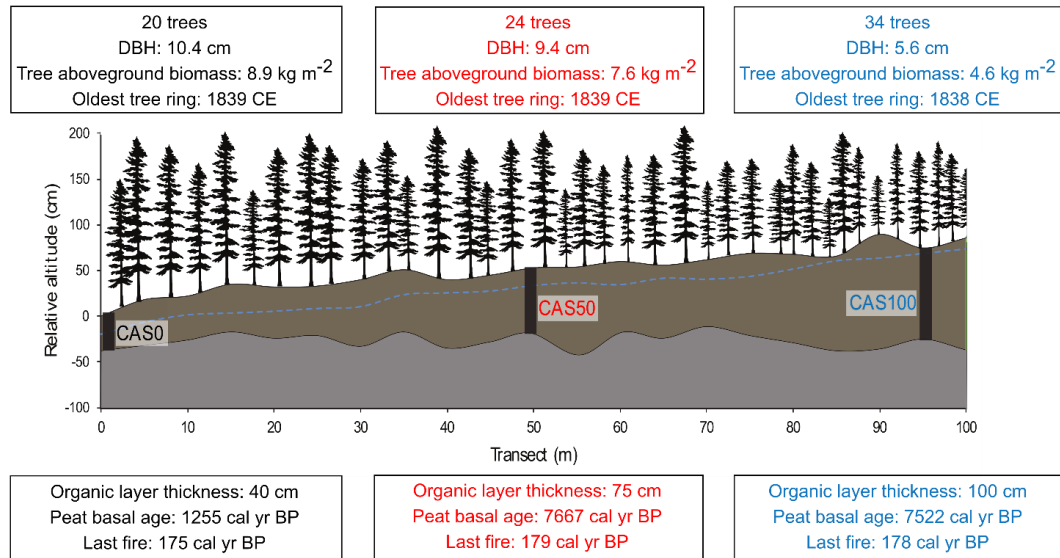


Figure 5.2 Schematic representation of the transect and characteristics of the three study sites. The relative altitude of the organic layer and the mineral surfaces are shown in brown and grey respectively. Black rectangles correspond to the peat cores sampled and the dotted blue line illustrates the water table level measured on the field. Trees are not to scale but are representative of the variation in canopy openness with peat thickening. Tree counting was performed within a 10×10 m plot at each site.

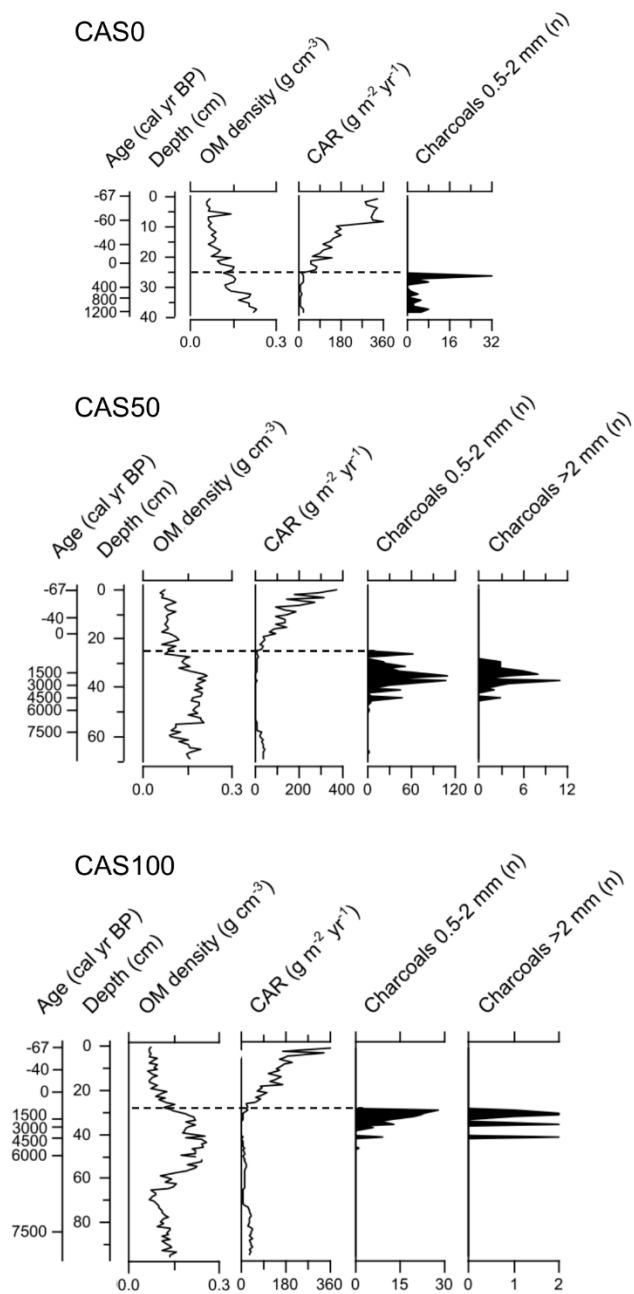


Figure 5.3 Peat organic matter (OM) density, carbon accumulation rates (CAR) and charcoal records from the three studied peat cores along the transect. Dashed lines indicate the last fire event above which RERCA were calculated.

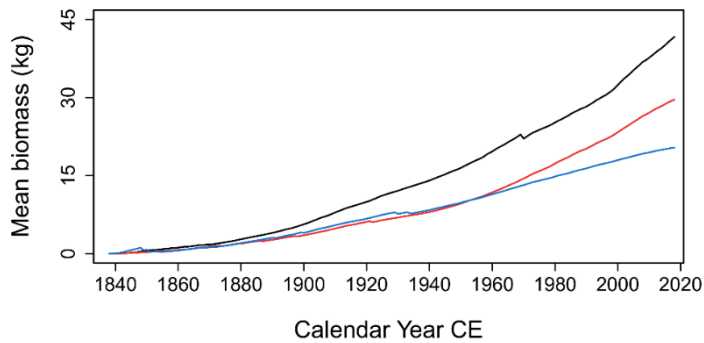


Figure 5.4 Mean annual cumulative biomass of twenty black spruce trees per site. Results from CAS0, CAS50 and CAS100 are presented in black, red, and blue respectively.

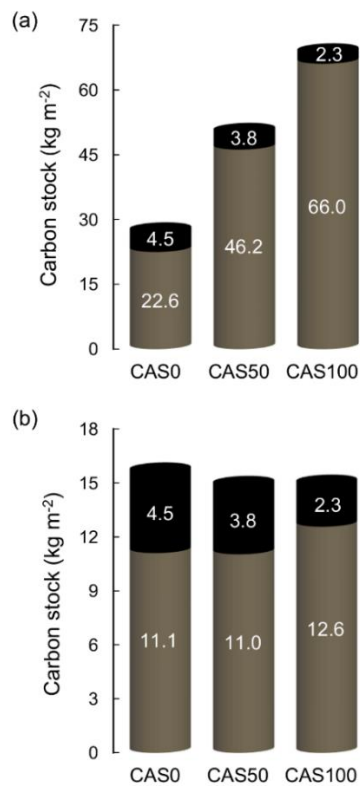


Figure 5.5 (a) C stocks accumulated since peat initiation and (b) the last 200 years (post-fire). In brown, C stocks in peat deposits and in black, tree aboveground biomass at each site. Peat basal ages are 1255, 7667 and 7522 cal yr BP for sites CAS0, CAS50 and CAS100 respectively. Tree minimal age is 180 years old for the three sites.



Table 5.1 Long-term apparent rate of carbon accumulation (LORCA) and recent apparent rate of carbon accumulation (RERCA) data for the three study sites.

	CAS0	CAS50	CAS100
Core length (cm)	38	69	95
Basal age (cal yr BP)	1255±57	7667±57	7522±69
LORCA (g C m <sup>-2</sup> yr <sup>-1</sup> )	18.0±0.8	6.0±0.1	8.8±0.1
RERCA 1900 CE (g C m <sup>-2</sup> yr <sup>-1</sup> )	83.5±28.3	84.4±6.3	91.3±15.6
RERCA 1950 CE (g C m <sup>-2</sup> yr <sup>-1</sup> )	130.8±7.6	117.1±5.9	129.3±6.5

## 5.8 Supplementary material

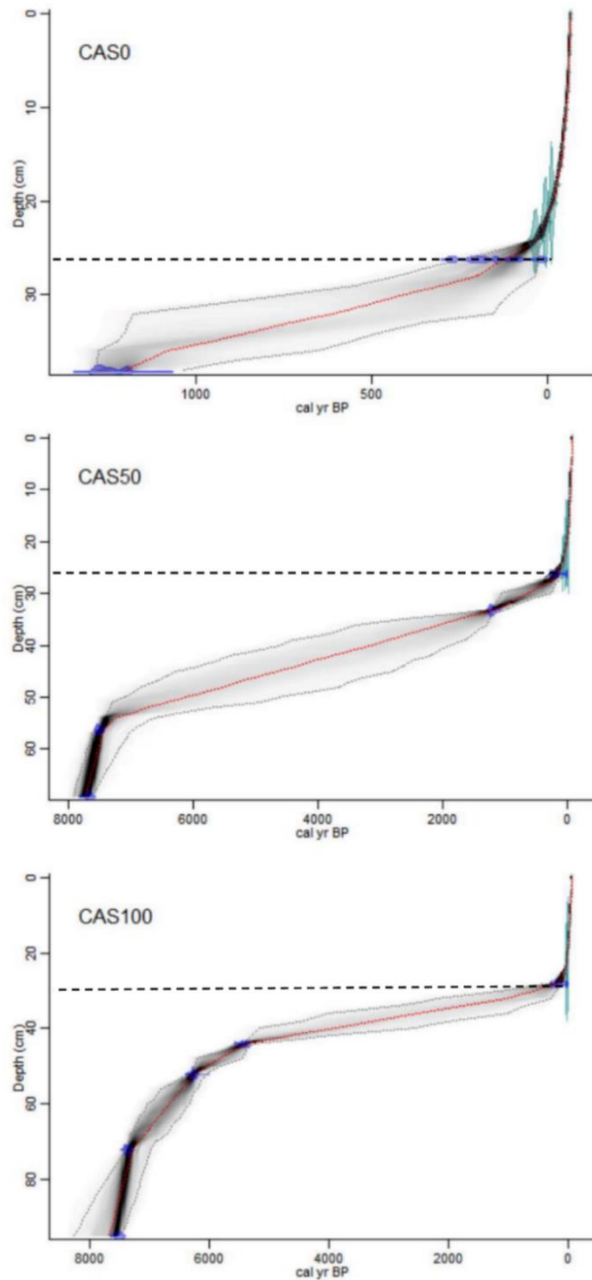


Figure S5.1 Age-depth models for each peat core developed using the rbacon package in R (version 2.3.9.1; Blaauw & Christen, 2019). Dotted grey lines indicate the 95% confidence intervals and the blue shapes show the calibrated ages. Dashed lines indicate the last fire event.

Table S5.1 Radiocarbon ( $^{14}\text{C}$ ) date results.

Core	Depth (cm)	Laboratory number	Material dated	Radiocarbon age $\pm 1\sigma$ ( $^{14}\text{C}$ yr BP)	Calibrated age range (cal yr BP)	Median calibrated age (cal yr BP)
CAS0	26-27	UOC-9614	Charcoal, charred needles	158 $\pm$ 29	0-285	175
	38-39	UOC-8508	Bulk peat	1314 $\pm$ 32	1182-1296	1255
CAS50	26-27	UOC-9615	Charcoal, charred needles	171 $\pm$ 29	0-290	179
	33-34	UOC-8509	Charcoal, charred needles	1264 $\pm$ 24	1175-1281	1224
	56-57	UOC-9617	<i>Sphagnum</i> stems	6610 $\pm$ 29	7440-7565	7502
	69-70	UOC-9616	Bulk peat	6838 $\pm$ 29	7610-7724	7667
CAS100	28-29	UOC-8512	Charcoal, charred needles	154 $\pm$ 24	35-284	178
	44-45	UOC-8513	<i>Picea</i> needles, <i>Sphagnum</i> stems	4691 $\pm$ 31	5320-5577	5397
	52-53	UOC-8514	<i>Picea</i> needles, <i>Sphagnum</i> stems	5469 $\pm$ 38	6190-6386	6274
	72-73	UOC-8515	<i>Picea</i> and <i>Larix</i> needles	6466 $\pm$ 34	7311-7436	7374
	95-96	UOC-6053	Bulk peat	6635 $\pm$ 41	7441-7578	7522

Table S5.2 Results of  $^{210}\text{Pb}$  dating.

Core	Depth (cm)	$^{210}\text{Pb}$ activity (Bq/kg)	$\pm$	Year (CE)
CAS0	0.5	79.41	4.18	2017
	2.5	102.46	5.06	2016
	4.5	98.37	4.59	2014
	6.5	108.74	5.31	2012
	8.5	157.25	6.27	2010
	10.5	168.81	6.80	2005
	12.5	137.72	7.78	2000
	14.5	130.63	6.12	1994
	16.5	114.32	6.35	1987
	18.5	130.76	5.92	1978
	20.5	103.92	4.71	1964
	22.5	72.40	3.21	1946
	24.5	65.74	3.11	1918
CAS50	0.5	186.87	7.92	2016
	2.5	275.90	15.64	2014
	4.5	307.80	16.67	2010
	6.5	354.92	14.12	2005
	8.5	236.38	8.79	1999
	10.5	264.91	10.47	1992
	12.5	202.29	8.78	1985
	14.5	152.45	7.83	1978
	16.5	198.63	9.85	1970
	18.5	198.52	9.65	1957
	20.5	148.80	6.53	1930
	22.5	67.59	3.01	1898
	24.5	46.27	2.30	1863
CAS100	0.5	225.04	8.27	2016
	2.5	220.32	8.00	2013
	4.5	226.30	7.99	2009
	6.5	221.53	7.84	2005
	8.5	176.87	6.46	1999
	10.5	171.00	6.56	1993
	12.5	119.42	5.11	1987
	14.5	129.84	5.45	1981
	16.5	142.69	5.48	1975
	18.5	132.21	4.88	1966
	20.5	99.21	4.18	1952
	22.5	65.17	2.74	1935
	24.5	53.84	2.34	1918
26.5	26.61	1.48	1891	

## CONCLUSION

Ce mémoire avait pour objectifs de mieux caractériser la croissance de l'épinette noire au sein des tourbières forestières boréales, en s'attardant aux mécanismes écophysologiques impliqués, et d'évaluer le potentiel de séquestration du carbone de ces écosystèmes. Pour ce faire, trois sites présentant différents degrés d'entourbement (épaisseurs de matière organique) ont été étudiés dans une tourbière forestière de la pessière à mousses de l'ouest du Québec. L'utilisation d'une approche novatrice combinant des analyses paléoécophysologiques, dendrochronologiques et géochimiques a permis d'étudier les interactions entre la croissance de l'épinette noire et les conditions du site, mais aussi de comparer les capacités de stockage du carbone des arbres et des horizons organiques du sol. Les données générées ne peuvent évidemment pas être généralisées à l'échelle du Canada, ou même du Québec, compte tenu des différents contextes bioclimatiques et géomorphologiques, mais elles constituent un pas important vers une meilleure compréhension de la productivité forestière et de la dynamique du carbone au sein des tourbières forestières boréales.

L'analyse des macrorestes végétaux et le dénombrement des charbons, réalisés sur les carottes de tourbe récoltées aux trois sites, ont d'abord permis de reconstituer la dynamique de la végétation depuis le début de l'entourbement et de comprendre la mise en place du peuplement actuel. Les reconstitutions paléohydrologiques basées sur l'analyse des assemblages de thécamoebiens ont également permis de vérifier l'influence des variations du niveau de la nappe phréatique sur la croissance de l'épinette noire. La mesure des largeurs de cerne a ensuite servi à caractériser la croissance de l'épinette noire le long du gradient d'entourbement. Ces résultats ont notamment été mis en relation avec des données climatiques afin de documenter la

réponse des arbres au climat. L'analyse des ratios isotopiques du carbone et de l'oxygène des cernes d'arbre a également permis d'identifier les mécanismes écophysologiques qui soutiennent la croissance de l'épinette noire au sein des tourbières forestières. Finalement, les calculs de contenu en carbone des carottes de tourbe et de la biomasse aérienne des arbres ont permis de comparer les valeurs de ces deux composantes et d'évaluer le potentiel de séquestration du carbone des tourbières forestières boréales.

Les analyses effectuées sur les carottes de tourbe et les cernes d'arbre ont indiqué la présence d'un même peuplement équien d'épinettes noires aux trois sites, lequel aurait été mis en place il y a environ 200 ans suite au dernier feu. La végétation et les conditions hydrologiques des sites étudiés étaient très similaires depuis le passage du feu. Un assèchement apparent récent a été identifié depuis les années 1990, lequel s'est intensifié de manière abrupte depuis 2010. Il demeure toutefois incertain si l'abaissement de la nappe phréatique est réel ou si cet assèchement apparent est plutôt expliqué par une croissance verticale accrue des sphaignes, laquelle aurait engendré une déconnexion entre la surface de la tourbière et la nappe phréatique.

Les résultats ont montré un déclin significatif de la croissance des tiges de l'épinette noire avec l'accumulation de matière organique au sol. Ce déclin pourrait être attribuable au développement d'un sol froid qui limite l'activité racinaire (Lafleur *et al.*, 2011a) et à la disponibilité des nutriments qui devient de plus en plus limitée avec le développement d'un sol organique épais. L'accès des racines au sol minéral est restreint par le système racinaire adventif de l'épinette noire, lequel est généralement confiné aux premiers 20-30 cm de la surface du sol (Viereck et Johnson, 1990). Les données n'indiquent aucune influence directe des variations du niveau de la nappe phréatique sur la croissance des tiges. De plus, le degré d'entourbement des sites semble avoir peu d'incidence sur la réponse des arbres au climat, étant donné que les relations entre les variations interannuelles de la croissance des tiges et les variables

climatiques (température et précipitations) sont très similaires aux trois sites jusqu'aux années 1980. Toutefois, un changement des relations cernes-climat observé dans les années 1980 suggère une diminution de la sensibilité des arbres au climat, laquelle est plus marquée aux sites les plus entourés. La perte de corrélation entre les variables climatiques et les variations interannuelles de la croissance des tiges pourrait s'expliquer par l'effet de l'âge et/ou des changements dans les conditions du site (D'Arrigo *et al.*, 2008; Konter *et al.*, 2016). En effet, l'abaissement apparent récent de la nappe phréatique, l'accumulation de matière organique et la disponibilité de plus en plus limitée des nutriments pourraient avoir favorisé un changement de stratégie dans l'allocation du carbone de l'épinette noire, priorisant désormais une allocation au système racinaire plutôt qu'aux structures aériennes (ex. tige, branches, feuillage). Il est aussi possible que le degré de paludification affecte davantage la sensibilité de l'épinette noire au climat avec le vieillissement des arbres. Ces résultats soulignent le fait que la réponse des arbres au climat n'est pas constante dans le temps et qu'il est nécessaire de tenir compte des conditions du site lors de l'évaluation des effets des changements climatiques sur la croissance des arbres.

Les paramètres écophysologiques dérivés de l'analyse isotopique du carbone et de l'oxygène des cernes d'arbre ont montré des tendances homogènes entre les trois sites. Ainsi, ces résultats suggèrent que le métabolisme de l'épinette noire, lequel fait référence aux échanges gazeux entre les feuilles et l'atmosphère, serait très peu altéré par le degré de paludification. Une forte augmentation de l'efficacité intrinsèque d'utilisation de l'eau par les arbres de plus de 40% a d'abord été documentée à chaque site au cours de la période 1920-1980. Bien que cette augmentation soit parmi les plus élevées enregistrées à l'échelle globale (Peñuelas *et al.*, 2011; van der Sleen *et al.*, 2014; Frank *et al.*, 2015), elle ne s'est pas traduite par une croissance accrue des tiges. Ces observations supportent les résultats de d'autres études qui ont montré qu'une augmentation de l'efficacité intrinsèque d'utilisation de l'eau par les arbres n'induit pas nécessairement une amélioration de l'efficacité d'utilisation du carbone (Manzoni *et*

*al.*, 2018) ou une stimulation de la croissance des tiges (ex. Peñuelas *et al.*, 2011; Silva et Horwath, 2013; Lévesque *et al.*, 2014; Giguère-Croteau *et al.*, 2019). Dans le cadre de la présente étude, l'absence de stimulation de la croissance de l'épinette noire pourrait être causée par une limitation des nutriments (Norby *et al.*, 2010, Wieder *et al.*, 2015) ou le développement d'un sol organique épais qui nécessite possiblement une plus grande allocation du carbone au système racinaire afin d'assurer un meilleur ancrage des arbres et une meilleure assimilation des nutriments (Vicca *et al.*, 2012; Fernández-Martínez *et al.*, 2014).

Une perte de sensibilité des arbres à l'augmentation de la concentration atmosphérique de CO<sub>2</sub>, caractérisée par le passage d'un  $c_i$  constant à un  $c_a-c_i$  constant, a ensuite été observée aux trois sites à partir des années 1980. Ce changement significatif du comportement écophysologique de l'épinette noire pourrait s'expliquer par l'effet de l'âge et/ou les variations apparentes importantes du niveau de la nappe phréatique (ou des taux d'accumulation de tourbe accrue). De plus, la combinaison des analyses isotopiques du carbone et de l'oxygène suggère une diminution des taux d'assimilation du carbone pour cette période (Scheidegger *et al.*, 2000). Cette réponse pourrait être le résultat d'une saturation de la photosynthèse, induite par le substrat de croissance pauvre en nutriments qui ne peut soutenir une photosynthèse stimulée par une concentration de CO<sub>2</sub> élevée (Tognetti *et al.*, 2000; Norby *et al.*, 2010; Wieder *et al.*, 2015). Les résultats montrent que cet effet limitant est le même entre les sites et est donc invariable en fonction du degré de paludification. Ceci suggère que les sols tourbeux, parce qu'ils sont pauvres en nutriments, pourraient limiter les taux photosynthétiques, mais que cet effet limitatif sur le métabolisme des arbres ne devient pas plus important avec la progression de l'entourbement.

Les résultats de ce mémoire ont aussi montré que les tourbières forestières boréales renferment des quantités importantes de carbone, principalement dans les couches organiques du sol. En effet, la comparaison des stocks de carbone de la biomasse



aérienne des arbres et des couches organiques mises en place depuis le début de l'entourbement a révélé des valeurs significativement plus élevées dans les dépôts de tourbe ( $22,6-66,0 \text{ kg m}^{-2}$ ) que dans les arbres ( $2,3-4,5 \text{ kg m}^{-2}$ ), et ce, pour tous les sites. Étant donné que ces valeurs sont comparées sur des échelles de temps différentes, nous avons procédé au calcul de ces données sur une période de temps équivalente, c'est-à-dire la période de vie des arbres (~200 dernières années). Les résultats ont révélé des masses de carbone de 3 à 5 fois plus importantes dans les couches organiques du sol ( $11,0-12,6 \text{ kg m}^{-2}$ ) que dans la biomasse aérienne des arbres ( $2,3-4,5 \text{ kg m}^{-2}$ ). Ces résultats suggèrent que les dépôts organiques constituent de meilleurs réservoirs de carbone que les arbres à court et à long terme dans les tourbières forestières boréales. Les taux apparents récents d'accumulation du carbone (RERCA) obtenus pour les trois sites (période 1900-2017 :  $83,5-91,3 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ ; période 1950-2017 :  $117,1-130,8 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ ) sont très similaires aux valeurs observées dans les tourbières boréales non forestières de l'est du Canada (Turunen *et al.*, 2004; Piilo *et al.*, 2019). Toutefois, les taux apparents d'accumulation à long terme du carbone (LORCA) observés ( $6,0-18,0 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ ) sont considérablement plus faibles que ceux documentés dans les tourbières non forestières (Garneau *et al.*, 2014; Loisel *et al.*, 2014), avec les sites les plus entourbés ayant des valeurs similaires aux sols des forêts d'épinette noire (Manies *et al.*, 2016). Ces valeurs suggèrent que les tourbières forestières boréales sont des puits de carbone moins efficaces que les tourbières non forestières sur des échelles de temps millénaires. Les données indiquent en effet des taux de décomposition de la tourbe plus élevée et une combustion des horizons organiques plus importante due à une récurrence d'événements de feux, considérant la plus grande biomasse ligneuse des tourbières forestières.

Ces nouvelles connaissances sur la fonction de séquestration du carbone des tourbières forestières boréales montrent le rôle clé de ces écosystèmes dans l'atténuation naturelle des changements climatiques liés à une concentration de  $\text{CO}_2$  atmosphérique élevée. Conséquemment, les pratiques sylvicoles qui visent à perturber les horizons organiques

du sol pour favoriser la productivité forestière au sein de ces milieux devraient être repensées. Les résultats de ce mémoire ont montré que la perturbation des stocks de carbone ne serait vraisemblablement pas compensée à court terme par la capacité des arbres à absorber plus de carbone atmosphérique avec la mise en place de meilleures conditions de croissance. Cela illustre l'importance de considérer la fonction écosystémique des tourbières forestières sur de longues échelles temporelles. Comme il n'est pas possible d'optimiser à la fois la productivité forestière et la séquestration du carbone dans ces milieux, des critères de valeurs de services écosystémiques devraient être établis afin de mieux orienter les décisions d'aménagement au sein du biome boréal. Pour ce faire, la comptabilisation du carbone devrait être intégrée aux pratiques d'aménagement. Face à la crise climatique actuelle, une plus grande attention devrait être accordée aux écosystèmes tourbeux dont le rôle fondamental d'atténuation naturelle des changements climatiques a déjà été reconnu par plusieurs organismes internationaux, dont le Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (GIEC).

## ANNEXE A

### DÉVELOPPEMENT D'UNE FONCTION DE TRANSFERT BASÉE SUR LES THÉCAMOEBIENS

Dans les dernières décennies, plusieurs fonctions de transfert visant à reconstituer les conditions hydrologiques passées par l'analyse des assemblages de thécamoebiens ont été développées pour différentes régions à travers le monde (ex. Lamentowicz et Mitchell, 2005; Payne *et al.*, 2006; Charman *et al.*, 2007; Booth, 2008; Lamarre *et al.*, 2013; Amesbury *et al.*, 2016). Ces fonctions de transfert ont toutefois été développées à partir d'échantillons de surface prélevés essentiellement dans des tourbières ouvertes non forestières. Récemment, l'étude de Beaulne *et al.* (2018) a démontré que l'écologie des thécamoebiens est similaire dans les tourbières forestières, mais que leur optimum hydrologique est considérablement plus sec. Pour la présente étude, il a donc été préférable d'utiliser une fonction de transfert qui inclut des échantillons de surface récoltés au sein de milieux tourbeux forestiers.

#### *Échantillons de surface*

Lors de la première campagne de terrain, des échantillons de surface ont été récoltés afin de bonifier la fonction de transfert développée par Beaulne *et al.* (2018). Un total de 84 échantillons a été récolté, soit 42 au site Casa et 42 autres à quelques kilomètres plus au sud le long d'un transect de 100 mètres. La récolte d'échantillons a été répartie dans les deux seuls biotopes présents sur le terrain, c'est-à-dire les platières et les buttes.

Pour ce faire, des blocs de 10 X 10 X 10 cm ont été découpés en surface à l'aide d'un couteau dentelé (Lamarre *et al.*, 2013). Les échantillons ont ensuite été enveloppés dans du papier cellophane et du papier d'aluminium avant d'être conservés au frais. La profondeur de la nappe phréatique ainsi que le pH ont été mesurés à chaque point d'échantillonnage. La mesure de la profondeur de la nappe phréatique a été prise dans la cavité laissée par la tourbe retirée, et ce après un délai d'au moins une heure. Le pH a été prélevé sur place à partir de l'eau interstitielle extraite des sphaignes vivantes.

En laboratoire, une dizaine de tiges de sphaigne a été sélectionnée pour chaque échantillon. Seuls les cinq premiers centimètres sous le capitulum ont été conservés puisque cette portion contient la plus grande diversité de thécamoebiens et la meilleure représentativité des assemblages (Mitchell et Gilbert, 2004). Le protocole utilisé pour la suite des manipulations est le même que celui détaillé à la section 3.4.3 pour les échantillons fossiles. Pour chaque échantillon, un total de 150 thécamoebiens a été identifié afin d'avoir un maximum d'analogues modernes inclus dans la base de données utilisée pour développer la fonction de transfert (Payne et Mitchell, 2009).

Étant donné que les tourbières forestières ont un gradient hydrologique restreint, la diversité des taxons observés au sein des échantillons de surface est limitée. L'absence de certains taxons dans la base de données moderne peut devenir problématique lorsque ceux-ci sont présents au sein d'échantillons fossiles. Les reconstitutions de la nappe phréatique peuvent alors être biaisées puisque la présence de ces taxons n'est pas considérée, du fait que leur optimum hydrologique n'est pas connu (Charman *et al.*, 2007). Afin d'éviter ce problème, Beaulne *et al.* (2018) ont proposé d'intégrer des échantillons de surface provenant à la fois de tourbières forestières et non forestières dans la base de données servant à développer la fonction de transfert. Ainsi, les 199 échantillons de surface récoltés dans les tourbières ouvertes non-forestières du Québec par Lamarre *et al.* (2013) ont été combinés aux échantillons de surface de la présente étude, mais aussi à ceux prélevés au sein de tourbières forestières des basses-terres de

l'Abitibi et de la baie James par Beaulne *et al.* (2018). La base de données contient donc un total de 301 échantillons de surface et inclut 57 taxons.

### *Développement de la fonction de transfert et validation statistique*

Une fois toutes les données compilées, des analyses de correspondance (CCA et DCA) ont été réalisées à l'aide du logiciel Canoco 5 (ter Braak et Smilauer, 2012) afin de valider la relation entre les assemblages de thécamoebiens et la profondeur de la nappe phréatique. Les analyses statistiques ont validé que la profondeur de la nappe phréatique est la principale variable qui influe sur les assemblages de thécamoebiens observés, confirmant ainsi qu'il est possible de développer une fonction de transfert pour reconstituer les variations hydrologiques des sites étudiés.

La fonction de transfert a été développée avec l'extension *rioja* (Juggins, 2017) du logiciel R (R Core Team, 2018) en testant les différents modèles de la moyenne pondérée (WA). Ceux-ci ont été choisis puisqu'ils génèrent de meilleures performances et qu'ils sont plus robustes aux autocorrélations spatiales (Telford et Birks, 2005; Payne *et al.*, 2012). La performance de chaque modèle a été évaluée par une validation croisée de type *bootstrap* (1000 cycles). Afin d'améliorer la performance des modèles, les échantillons ayant obtenu de hautes valeurs résiduelles ont été éliminés de la base de données (Payne *et al.*, 2006; Charman *et al.*, 2007; Lamarre *et al.*, 2013). La base de données finalement utilisée contient un total de 272 échantillons, dont 81 sont issus de tourbières forestières. La fonction de transfert appliquée sur les échantillons fossiles provient du modèle ayant présenté les meilleures performances, soit le WA.inv.tol (*weighted average with tolerance down-weighting and inverse deshrinking*;  $R^2 = 0,81$ ). Ce choix a été basé sur le coefficient de détermination ( $R^2$ ), la valeur maximale de résidus (Max biais) et l'erreur de prédiction (RMSEP) de chacun des modèles.

## ANNEXE B

### DONNÉES CLIMATIQUES DE LA RÉGION D'ÉTUDE

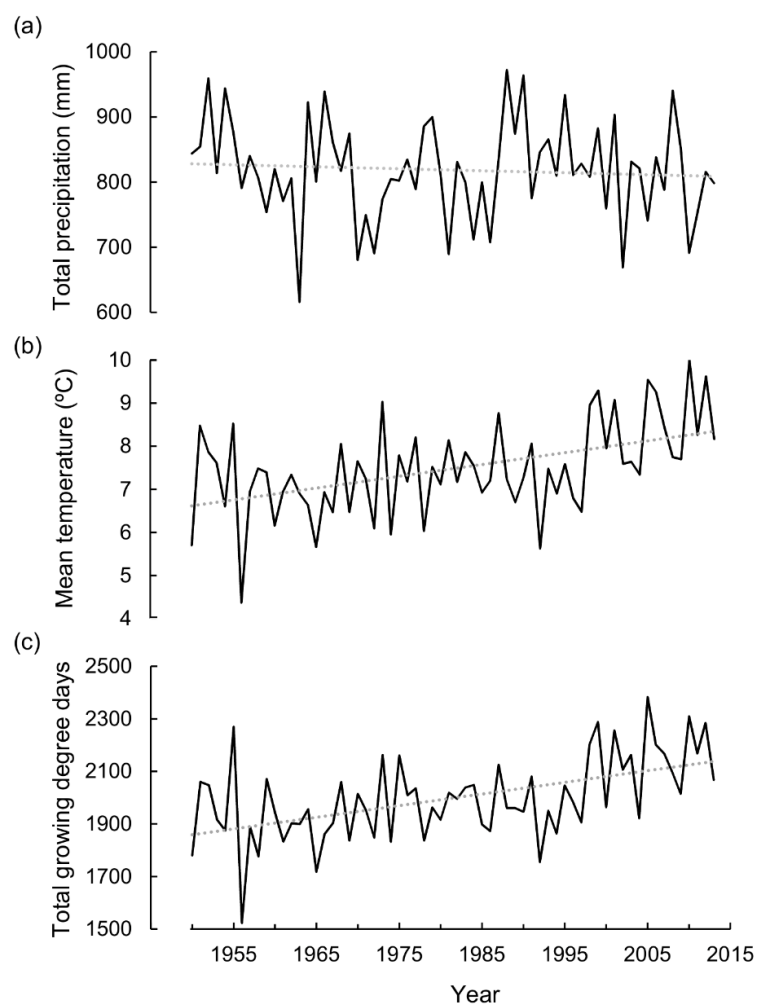


Figure B.1 Données climatiques annuelles de la région d'étude pour la période 1950-2013 : (a) précipitations totales, (b) températures moyennes et (c) nombre de degrés-jour de croissance  $> 0^{\circ}\text{C}$ . Les données ont été extraites de la base de données de McKenney *et al.* (2011).

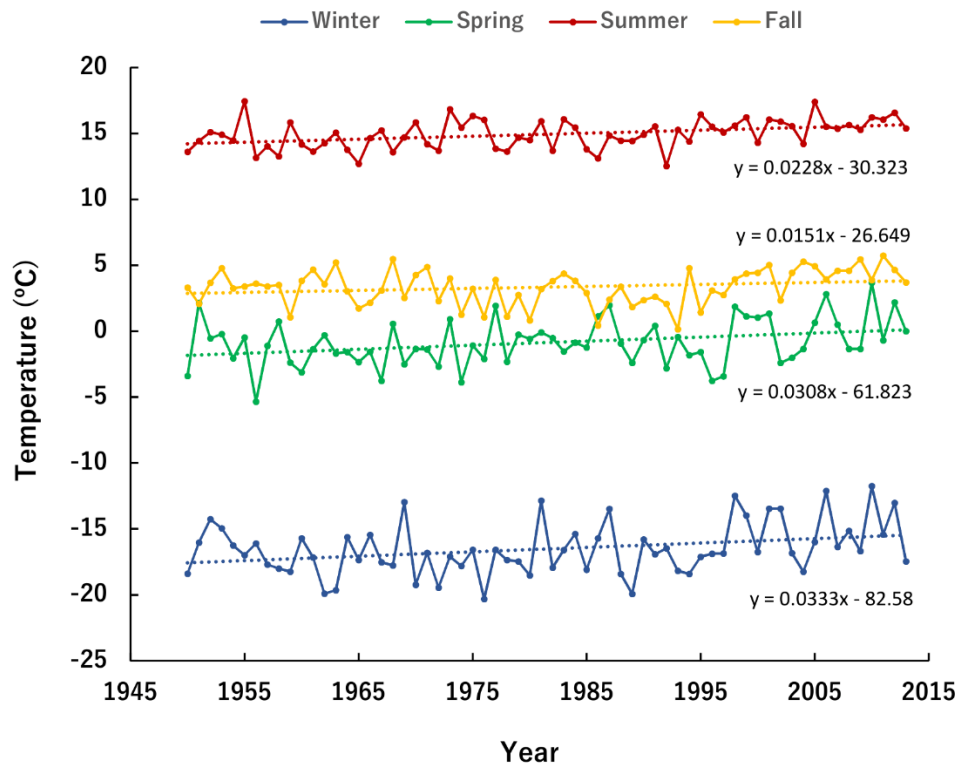


Figure B.2 Températures annuelles moyennes par saison de la région d'étude pour la période 1950-2013. Les données ont été extraites de la base de données de McKenney *et al.* (2011).

## ANNEXE C

### NOTIONS THÉORIQUES SUR LES RATIOS ISOTOPIQUES DU CARBONE ( $\delta^{13}\text{C}$ ) ET DE L'OXYGÈNE ( $\delta^{18}\text{O}$ )

Le ratio isotopique du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) mesuré dans les cernes d'arbre représente le ratio  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  présent dans les cellules du bois. Il varie selon le fractionnement isotopique du  $\text{CO}_2$  atmosphérique assimilé par l'arbre, ce qui se traduit par la discrimination du  $^{13}\text{C}$ . Les cernes d'arbre sont donc appauvris en  $^{13}\text{C}$  comparativement à l'air ambiant et ont un faible ratio  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ . Cette discrimination a d'abord lieu lors de la diffusion du  $\text{CO}_2$  à travers les stomates durant laquelle les isotopes légers sont favorisés, menant à un fractionnement de 4,4‰ (*a*). Un autre fractionnement se produit lors de la fixation du carbone par l'enzyme Rubisco puisque celle-ci tend à prioriser le  $^{12}\text{C}$ , ce qui entraîne un appauvrissement en  $^{13}\text{C}$  de l'ordre de 27‰ (*b*). Ces deux discriminations étant constantes, les variations du  $\delta^{13}\text{C}$  sont plutôt reliées à la concentration du  $\text{CO}_2$  intercellulaire ( $c_i$ ) de la feuille par rapport à celle de l'air ambiant ( $c_a$ ), ce ratio étant lui-même fonction du taux de photosynthèse et de la conductance stomatique des arbres. Le fractionnement isotopique ( $\Delta\%$ ) du carbone est donc contrôlé par la réponse des arbres à leur environnement et peut être exprimé à partir des équations suivantes (Farquhar *et al.*, 1982; McCarroll et Loader, 2004) :

$$\Delta\% = (\delta^{13}\text{C}_{\text{air}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{arbre}}) / (1 + \delta^{13}\text{C}_{\text{arbre}} / 1000) \quad (1)$$

$$\Delta\% = a + (b - a) (c_i/c_a) \quad (2)$$

À partir de ces équations, il est possible d'obtenir la valeur de  $c_i$  puisque les autres variables sont connues. Les valeurs annuelles de  $c_a$  utilisées sont celles enregistrées à



Mauna Loa, Hawaï (<https://www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/>). L'efficacité intrinsèque de l'utilisation de l'eau par les arbres (iWUE), c'est-à-dire le rapport entre le carbone assimilé et l'eau perdue par transpiration, peut alors être évaluée selon l'équation suivante (Farquhar *et al.*, 1989; Ehleringer *et al.*, 1993) :

$$iWUE = A / g_s = (c_a - c_i) / 1,6 \quad (3)$$

L'équation (3) montre que tout comme le  $\delta^{13}\text{C}$ , le iWUE des arbres est contrôlé par le taux de fixation du carbone ( $A$ ) et la conductance stomatique ( $g_s$ ). La constante de 1,6 représente le ratio de diffusion de la vapeur d'eau et des molécules de  $\text{CO}_2$ .

Les ratios isotopiques du carbone permettent de mesurer les échanges gazeux des arbres en réponse à leur environnement, mais ne permettent pas de distinguer si un changement du iWUE et du  $\delta^{13}\text{C}$  est expliqué par une modification de la photosynthèse ou de la conductance stomatique, ou encore par une modification de ces deux processus. La mesure des ratios isotopiques de l'oxygène ( $\delta^{18}\text{O}$ ) peut servir à préciser cette information (Roden *et al.*, 2000; Scheidegger *et al.*, 2000).

Le  $\delta^{18}\text{O}$  représente le ratio  $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$  enregistré dans les cernes d'arbre. Il est principalement influencé par la signature isotope de la source d'eau utilisée par l'arbre et par le fractionnement isotopique ayant lieu lors de la transpiration (McCarroll et Loader, 2004). Étant donné que l'isotope léger ( $^{16}\text{O}$ ) s'évapore plus rapidement, dû à sa plus petite masse, il se crée un enrichissement en  $^{18}\text{O}$  dans les feuilles d'arbre (Yakir, 1992). Le  $\delta^{18}\text{O}$  est donc indépendant du taux de photosynthèse et peut être utilisé comme indicateur de la conductance des stomates (Barbour et Farquhar, 2000). Un modèle semi-qualitatif a d'ailleurs été développé par Scheidegger *et al.* (2000) pour interpréter les valeurs isotopiques de l'oxygène obtenues, de pair avec celles du carbone.

## RÉFÉRENCES

- Ali, A.A., Ghaleb, B., Garneau, M., Asnong, H. et Loisel, J. (2008). Recent peat accumulation rates in minerotrophic peatlands of the Bay James region, Eastern Canada, inferred by  $^{210}\text{Pb}$  and  $^{137}\text{Cs}$  radiometric techniques, *Applied Radiation and Isotopes*, 66, 10, 1350-1358.
- Amesbury, M.J., Swindles, G.T., Bobrov, A., Charman, D.J., Holden, J., Lamentowicz, M., ... Warner, B.G. (2016). Development of a new pan-European testate amoeba transfer function for reconstructing peatland palaeohydrology, *Quaternary Science Reviews*, 152, 132-151.
- Andres, R.J., Fielding, D.J., Marland, G., Boden, T.A. et Kumar, N. (1999). Carbon dioxide emissions from fossil-fuel use, 1751–1950, *Tellus B: Chemical and Physical Meteorology*, 51, 4, 759-765.
- Antonovsky, M.Y., Glebov, F.Z. et Korzukin, M.D. (1987). *A regional model of long-term wetland-forest dynamics*. Working paper WP-87-63. Laxenbourg: International Institute for Applied Systems Analysis.
- Barbour, M.M. et Farquhar, G.D. (2000). Relative humidity- and ABA-induced variation in carbon and oxygen isotope ratios of cotton leaves, *Plant, Cell and Environment*, 23, 5, 473-485.
- Bastin, J.-F., Fingold, Y., Garcia, C., Mollicone, D., Rezende, M., Routh, D., ... Crowther, T. W. (2019) The global tree restoration potential, *Science*, 365, 6448, 76-79.
- Beaulne, J., Magnan, G. et Garneau, M. (2018). Evaluating the potential of testate amoebae as indicators of hydrological conditions in boreal forested peatlands, *Ecological Indicators*, 91, 386-394.
- Bégin, C., Gingras, M., Savard, M.M., Marion, J., Nicault, A. et Bégin, Y. (2015). Assessing tree-ring carbon and oxygen stable isotopes for climate reconstruction in the Canadian northeastern boreal forest, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 423, 91-101.

- Bergeron, Y., Cyr, D., Drever, C.R., Flannigan, M., Gauthier, S., Kneeshaw, D., ... Logan, K. (2006). Past, current, and future fire frequencies in Quebec's commercial forests: implications for the cumulative effects of harvesting and fire on age-class structure and natural disturbance-based management, *Canadian Journal of Forest Research*, 36, 2737-2744.
- Bergeron, Y., Cyr, D., Girardin, M.P. et Carcaillet, C. (2010). Will climate change drive 21st century burn rates in Canadian boreal forest outside of its natural variability: collating global climate model experiments with sedimentary charcoal data, *International Journal of Wildland Fire*, 19, 8, 1127-1139.
- Bergeron, Y., Drapeau, P., Gauthier, S. et Lecomte, N. (2007) Using knowledge of natural disturbances to support sustainable forest management in the northern Clay Belt, *The Forestry Chronicle*, 83, 3, 326-337.
- Bergeron, Y., Gauthier, S., Flannigan, M.D. et Kafka, V. (2004). Fire regimes at the transition between mixedwood and coniferous boreal forest in northwestern Quebec, *Ecology*, 85, 7, 1916-1932.
- Bergeron, J.-F., Grondin, P. et Blouin, J. (1998). *Rapport de classification écologique du sous-domaine bioclimatique de la pessière à mousses de l'ouest*. Ministère des Ressources naturelles du Québec, Direction des inventaires forestiers. [En ligne]. (<https://mffp.gouv.qc.ca/publications/forets/connaissances/rc-pessiere-mousses-ouest-61.pdf>). Page consultée le 13 août 2019.
- Berrill, J.-F. et O'Hara, K.L. (2014). Estimating site productivity in irregular stand structures by indexing the basal area or volume increment of the dominant species, *Canadian Journal of Forest Research*, 44, 1, 92-100.
- Bertrand, L. et Levac, P. (2010). *Gestion durable de la forêt boréale: Vision globale et recherche de l'équilibre*. Gouvernement du Québec, Bureau du forestier en chef. [En ligne]. (<https://forestierenchef.gouv.qc.ca/wp-content/uploads/2012/12/fec-fic-avis-fb.pdf>). Page consultée le 13 août 2019.
- Bhatti, J.S., van Kooten, G.C., Apps, M.J., Laird, L.D., Campbell, I.D., Campbell, C., ... Banfield, E. (2003). Carbon balance and climate change in boreal forests, in P.J. Burton, C. Messier, D.W. Smith, et W.L. Adamowicz (dir.) *Towards sustainable management of the boreal forest*, Ottawa: NRC Research Press, p.799-855.
- Biondi, F. et Qeadan, F. (2008). A theory-driven approach to tree-ring standardization: defining the biological trend from expected basal area increment, *Tree-Ring Research*, 64, 2, 81-96.

- Blaauw, M. et Christen, J.A. (2005). Radiocarbon peat chronologies and environmental change, *Journal of the Royal Statistical Society: Series C (Applied Statistics)*, 54, 4, 805-816.
- Blaauw, M. et Christen, J.A. (2019). *rbacon: Age-Depth Modelling using Bayesian Statistics*, version 2.3.9.1 [Logiciel, extension de R].
- Blouin, J. et Berger, J.-P. (2005). *Guide de reconnaissance des types écologiques de la région écologique 6a - Plaine du lac Matagami et 6b - Plaine de la baie de Rupert*. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec, Direction des inventaires forestiers, Division de la classification écologique et productivité des stations. [En ligne]. (<https://mffp.gouv.qc.ca/publications/forets/connaissances/guide-ecologique-6ab.pdf>). Page consultée le 30 mai 2019.
- Bonan, G. et Shugart, H. (1989). Environmental factors and ecological processes in boreal forests, *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20, 1-28.
- Booth, R.K. et Sullivan, M. (2007). *Key to testate amoebae inhabiting Sphagnum-dominated peatlands with an emphasis on taxa preserved in Holocene sediments* [Document non-publié]. Lehigh University, Earth and Environmental Science Department.
- Booth, R.K. (2008). Testate amoebae as proxies for mean annual water-table depth in *Sphagnum*-dominated peatlands of North America, *Journal of Quaternary Science*, 23, 1, 43-57.
- Booth, R.K., Lamentowicz, M. et Charman, D.J. (2010). Preparation and analysis of testate amoebae in peatland palaeoenvironmental studies, *Mires and Peat*, 7, 2, 1-7.
- Borella, S., Leuenberger, M., Saurer, M. et Siegwolf, R. (1998). Reducing uncertainties in  $\delta^{13}\text{C}$  analysis of tree rings: pooling, milling and cellulose extraction, *Journal of Geophysical Research*, 103, D16, 19519-19526.
- Boudreault, C., Bergeron, Y., Gauthier, S. et Drapeau, P. (2002). Bryophyte and lichen communities in mature to old-growth stands in eastern boreal forests of Canada, *Canadian Journal of Forest Research*, 32, 6, 1080-1093.
- Brandt, J.P. (2009). The extent of the North American boreal zone, *Environmental Reviews*, 17, 101-161.
- Brandt, J.P., Flannigan, M.D., Maynard, D.G., Thompson, I.D. et Volney, W.J.A. (2013). An introduction to Canada's boreal zone: ecosystem processes, health, sustainability, and environmental issues, *Environmental Reviews*, 21, 4, 207-226.

- Bunn, A., Korpela, M., Biondi, F., Campelo, F., Mérian, P., Qeadan, F., ... Wernicke, J. (2018). *dplR: Dendrochronology Program Library in R*, version 1.6.9 [Logiciel, extension de R].
- Camill, P., Barry, A., Williams, E., Andreassi, C., Limmer, J. et Solick, D. (2009). Climate-vegetation-fire interactions and their impact on long-term carbon dynamics in a boreal peatland landscape in northern Manitoba, Canada, *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 114, G4, 1-10.
- Chambers, F.M., Beilman, D.W. et Yu, Z. (2011). Methods for determining peat humification and for quantifying peat bulk density, organic matter and carbon content for palaeostudies of climate and peatland carbon dynamics, *Mires and Peat*, 7, 7, 1-10.
- Chang, C.-C. (1999). Carbon sequestration cost by afforestation in Taiwan, *Environmental Economics and Policy Studies*, 2, 3, 199-213.
- Charman, D.J. (2001). Biostratigraphic and palaeoenvironmental applications of testate amoebae, *Quaternary Science Reviews*, 20, 16, 1753-1764.
- Charman, D. (2002). *Peatlands and environmental change*. Chichester: John Wiley & Sons Ltd.
- Charman, D.J., Hendon, D. et Woodland, W.A. (2000). *The identification of Testate Amoebae (Protozoa: Rhizopoda) in peats*. Technical Guide No. 9. London: Quaternary Research Association.
- Charman, D.J., Blundell, A. et ACCROTELM members. (2007). A new European testate amoebae transfer function for palaeohydrological reconstruction on ombrotrophic peatlands, *Journal of Quaternary Science*, 22, 3, 209-221.
- Charron, I., et Greene, D.F. (2002). Post-wildfire seedbeds and tree establishment in the southern mixedwood boreal forest, *Canadian Journal of Forest Research*, 32, 9, 1607-1615.
- Cook, E., Briffa, K., Shiyatov, S. et Mazepa, V. (1990). Tree-ring standardization and growth-trend estimation, in E.R. Cook et L.A. Kairiukstis (dir.) *Methods of dendrochronology: Applications in the environmental sciences*, Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, p. 104-123.
- Crawford, R.M.M., Jeffree, C.E. et Rees, W.G. (2003). Paludification and forest retreat in northern oceanic environments, *Annals of Botany*, 91, 2, 213-226.
- Cybis Elektronik and Data AB. (2016). *CooRecorder*, version 8.1.1 [Logiciel]. Saltsjöbaden: Cybis.

- D'Arrigo, R., Wilson, R., Liepert, B. et Cherubini, P. (2008). On the 'Divergence Problem' in Northern Forests: A review of the tree-ring evidence and possible causes, *Global and Planetary Change*, 60, 3, 289-305.
- Dean, E.W. (1974). Determination of carbonate and organic matter in calcareous sediments and sedimentary rocks by loss on ignition: comparison with other methods, *Journal of Sedimentary Petrology*, 44, 1, 242-248.
- Delwaide, A. et Filion, L. (2010). Échantillonnage et datation dendrochronologiques, in S. Payette et L. Filion (dir.) *La dendroécologie : Principes, méthodes et applications*, Québec : Presses de l'Université Laval, p. 167-197.
- Dyke, A.S. (2004). An outline of North American deglaciation with emphasis on central and northern Canada, in J. Ehlers et P.L. Gibbard (dir.), *Quaternary Glaciations – Extent and Chronology, Part II: North America*, Amsterdam: Elsevier, p. 373-424.
- Ehleringer, J.R., Hall, A.E. et Farquhar, G.D. (1993). *Stable isotopes and plant carbon-water relations*. New York: Academic Press.
- Emili, L.A., Price, J.S. et Fitzgerald, D.F. (2006). Hydrogeological influences on forest community type along forest-peatland complexes in coastal British Columbia, *Canadian Journal of Forest Research*, 36, 8, 2024-2037.
- Epstein, S. et Krishnamurthy, R.V. (1990). Environmental information in the isotopic record in trees, *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series A, Mathematical and Physical Sciences*, 300, 1615, 427-439.
- Farquhar, G.D., O'Leary, M.H. et Berry, J.A. (1982). On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves, *Australian Journal of Plant Physiology*, 9, 121-137.
- Farquhar, G.D., Ehleringer, J.R. et Hubick, K.T. (1989). Carbon isotope discrimination and photosynthesis, *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 40, 1, 503-537.
- Fenton, N., Lecomte, N., Légaré, S. et Bergeron, Y. (2005). Paludification in black spruce (*Picea mariana*) forests of eastern Canada: Potential factors and management implications, *Forest Ecology and Management*, 213, 1, 151-159.
- Fenton, N.J. et Bergeron, Y. (2006). Facilitative succession in a boreal bryophyte community driven by changes in available moisture and light, *Journal of Vegetation Science*, 17, 1, 65-76.

- Fenton, N.J., Bergeron, Y. et Paré, D. (2010). Decomposition rates of bryophytes in managed boreal forests: influence of bryophyte species and forest harvesting, *Plant and Soil*, 336, 1, 499-508.
- Fenton, N.J., Simard, M. et Bergeron, Y. (2009) Emulating natural disturbances: the role of silviculture in creating even-aged and complex structures in the black spruce boreal forest of eastern North America, *Journal of Forest Research*, 14, 5, 258-267.
- Fernández-Martínez, M., Vicca, S., Janssens, I. A., Sardans, J., Luyssaert, S., Campioli, M., ... Peñuelas, J. (2014). Nutrient availability as the key regulator of global forest carbon balance, *Nature Climate Change*, 4, 6, 471-476.
- Foster, D. (1985). Vegetation development following fire in *Picea mariana* (black spruce)–*Pleurozium* forests of south-eastern Labrador, Canada, *Journal of Ecology*, 73, 2, 517–534.
- Frank, D.C., Poulter, B., Saurer, M., Esper, J., Huntingford, C., Helle, G., ... Weigl, M. (2015). Water-use efficiency and transpiration across European forests during the Anthropocene, *Nature Climate Change*, 5, 579-583.
- Freyer, H.D. et Belacy, N. (1983).  $^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$  records in northern hemispheric trees during the past 500 years: Anthropogenic impact and climatic superpositions, *Journal of Geophysical Research*, 88, C11, 6844-6852.
- Fritts, H.C. (1976). *Tree rings and climate*. New York: Academic Press.
- Frolking, S., Talbot, J., Jones, M.C., Treat, C.C., Kauffman, J.B., Tuittila, E.-S. et Roulet, N. (2011). Peatlands in the Earth's 21st century climate system, *Environmental Reviews*, 19, 371-396.
- Fu, L., Sharma, R.P., Zhu, G., Li, H, Hong, L., Guo, H., ... Tang, S. (2017). A basal area increment-based approach of site productivity evaluation for multi-aged and mixed forests, *Forests*, 8, 4, 119-136.
- Garneau, M., van Bellen, S., Magnan, G., Beaulier-Audy, V., Lamarre, A. et Asnong, H. (2014). Holocene carbon dynamics of boreal and subarctic peatlands from Québec, Canada, *The Holocene*, 24, 9, 1043-1053.
- Garneau, M. et van Bellen, S. (2016). *Synthèse de la valeur et la répartition du stock de carbone terrestre au Québec*. Rapport présenté au Ministère du Développement durable, Environnement et Lutte contre les changements climatiques du Québec. [En ligne]. ([http://www.environnement.gouv.qc.ca/changementsclimatiques/Rapport\\_final.PDF](http://www.environnement.gouv.qc.ca/changementsclimatiques/Rapport_final.PDF)). Page consultée le 13 août 2019.

- Giguère-Croteau, C., Boucher, É., Bergeron, Y., Girardin, M.P., Drobyshv, I., Silva, L.C.R., ... Garneau, M. (2019). North America's oldest boreal trees are more efficient water users due to increased [CO<sub>2</sub>], but do not grow faster, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116, 7, 2749-2754.
- Girard-Côté, F., Martel, P., Munoz, P. et Valois, É. (2006). *Portrait territorial : Abitibi-Témiscamingue*. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec, Direction générale de l'Abitibi-Témiscamingue, Direction régionale de la gestion du territoire public de l'Abitibi-Témiscamingue. [En ligne]. (<https://mern.gouv.qc.ca/publications/territoire/planification/portrait-abitibi.pdf>). Page consultée le 30 mai 2019.
- Gorham, E. (1957). The development of peat lands, *The Quarterly Review of Biology*, 32, 2, 145-166.
- Gorham, E. (1991). Northern peatlands: role in the carbon cycle and probable responses to climatic warming, *Ecological Applications*, 1, 2, 182-195.
- Grainger, A. (1990). *Proceedings of the IPCC Conference on Tropical Forestry Response Options to Global Climate Change, São Paulo*, (U.S. Environmental Protection Agency), 93–104.
- Gray, D.R., Régnière J. et Boulet B. (2000). Analysis and use of historical patterns of spruce budworm defoliation to forecast outbreak patterns in Quebec, *Forest Ecology and Management*, 127, 1-3, 217–231.
- Greene, D., Zasada, J., Sirois, L., Kneeshaw, D., Morin, H., Charron, I. et Simard, M.-J. (1999). A review of the regeneration dynamics of North American boreal forest tree species, *Canadian Journal of Forest Research*, 29, 6, 824–839.
- GRES-UQAT. (2013). *Carte 10 : Géologie du Quaternaire. Secteur Villebois, Val-Paradis, Beaucanton, Québec* [Carte]. Échelle : 1 : 100 000.
- Griscom, B.W., Adams, J., Ellis, P.W., Houghton, R.A., Lomax, G., Miteva, D.A., ... Fargione, J. (2017). Natural climate solutions, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 114, 44, 11645-1165.
- Hardy, L. (1977). La déglaciation et les épisodes lacustre et marin sur le versant québécois des basses terres de la baie de James, *Géographie physique et Quaternaire*, 31, 3-4, 261–273.
- Harper, K., Boudreault, C., DeGrandpré, L., Drapeau, P., Gauthier, S. et Bergeron, Y. (2003). Structure, composition, and diversity of old-growth black spruce forest of the Clay Belt region in Quebec and Ontario, *Environmental Reviews*, 11, S1, S79-S98.



- Heal, O.W. (1962). The abundance and micro-distribution of testate amoebae (Rhizopoda:Testacea) in *Sphagnum*, *Oikos*, 13, 1, 35-47.
- Hébert, R. (2010). *Portrait territorial : Nord-du-Québec*. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec, Direction générale du Nord-du-Québec, Direction des affaires régionales. [En ligne]. (<https://mern.gouv.qc.ca/publications/territoire/planification/portrait-nord-du-quebec.pdf>). Page consultée le 30 mai 2019.
- Heinselman, M.L. (1963). Forest sites, bog processes, and peatland types in the glacial Lake Agassiz region, *Ecological Monographs*, 33, 4, 327-374.
- Hellberg, E., Niklasson, M. et Granström, A. (2004). Influence of landscape structure on patterns of forest fires in boreal forest landscapes in Sweden, *Canadian Journal of Forest Research*, 34, 2, 332-338.
- Hörnberg, G., Ohlson, M. et Zackrisson, O. (1997). Influence of bryophytes and microrelief conditions on *Picea abies* seed regeneration patterns in boreal old-growth swamp forests, *Canadian Journal of Forest Research*, 27, 7, 1015-1023.
- Hu, J., Emile-Geay, J. et Pardin, J. (2017). Correlation-based interpretations of paleoclimate data – where statistics meet past climates, *Earth and Planetary Science Letters*, 459, 362-371.
- Husch, B., Beers, T.W. et Kershaw Jr., J. A. (2003). *Forest Mensuration* (4<sup>e</sup> éd.). New York: John Wiley & Sons.
- Jacobs, J., Work, T., Pare, D. et Bergeron, Y. (2015). Paludification of boreal soils reduces wood decomposition rates and increases wood-based carbon storage, *Ecosphere*, 6, 12, 1-20.
- Jeglum, J.K., Rothwell, R.L., Berry, G.J. et Smith, G.K.M. (1992). *A peat sampler for rapid survey*. Canadian Forestry Service, Sault-Ste-Marie. Frontline, Technical Note 13, 921– 932.
- Juggins, S. (2014). *C2*, version 1.7.7 [Logiciel]. United Kingdom: Newcastle University.
- Juggins, D. (2017). *rioja: Analysis of Quaternary Science Data*, version 0.9-15.1 [Logiciel, extension de R].
- Jutras, S., Bégin, J., Plamondon, A.P. et Hökkä, H. (2007). Draining an unproductive black spruce peatland stand: 18-year post-treatment tree growth and stand productivity estimation, *The Forestry Chronicle*, 83, 5, 723-732.

- Klinger, L.F. (1996). Coupling of soils and vegetation in peatland succession, *Arctic and Alpine Research*, 28, 3, 380-387.
- Klinger, L.F. et Mankiewicz, P.S. (1990). Global patterns in community succession: 1. Bryophytes and forest decline, *Memoirs of the Torrey Botanical Club*, 24, 1, 1-50.
- Konter, O., Büntgen, U., Carrer, M., Timonen, M. et Esper, J. (2016). Climate signal age effects in boreal tree-rings: Lessons to be learned for paleoclimatic reconstructions, *Quaternary Science Reviews*, 142, 164-172.
- Korhola, A. (1996). Initiation of a sloping mire complex in southwestern Finland: autogenic versus allogenic controls, *Écoscience*, 3, 2, 216-222.
- Korhola, A., Ruppel, M., Seppä, H., Väliranta, M., Virtanen, T. et Weckström, J. (2010). The importance of northern peatland expansion to the late-Holocene rise of atmospheric methane, *Quaternary Science Reviews*, 29, 5, 611-617.
- Körner, C. (2017). A matter of tree longevity, *Science*, 355, 6321, 130-131.
- Kreuzwieser, J. et Gessler, A. (2010). Global climate change and tree nutrition: influence of water availability, *Tree Physiology*, 30, 9, 1221-1234.
- Kuhry, P. (1994). The role of fire in the development of *Sphagnum*-dominated peatlands in western boreal Canada, *Journal of Ecology*, 82, 4, 899-910.
- Kuhry, P. et Turunen, J. (2006). The postglacial development of boreal and subarctic peatlands, in R.K. Wieder et D. Vitt (dir.) *Boreal peatland ecosystems – Ecological studies 188*, Heidelberg: Springer Verlag, p. 25-46.
- Kurz, W.A., Shaw, C.H., Boisvenue, C., Stinson, G., Metsaranta, J., Leckie, D., ... Neilson, E.T. (2013). Carbon in Canada's boreal forest — A synthesis, *Environmental Reviews*, 21, 2, 260-292.
- Laamrani, A., Valeria, O., Fenton, N., Bergeron, Y. et Cheng, L.Z. (2014). The role of mineral soil topography on the spatial distribution of organic layer thickness in a paludified boreal landscape, *Geoderma*, 221-222, 70-81.
- Laamrani, A., Valeria, O., Bergeron, Y., Fenton, N. et Cheng, L.Z. (2015). Distinguishing and mapping permanent and reversible paludified landscapes in Canadian black spruce forests, *Geoderma*, 237-238, 88-97.
- Lafleur, B., Paré, D., Fenton, N.J. et Bergeon, Y. (2011a). Growth and nutrition of black spruce seedlings in response to disruption of Pleurozium and Sphagnum moss carpets in boreal forested peatlands, *Plant Soil*, 345, 141-153.

- Lafleur, B., Paré, D., Fenton, N.J. et Bergeron, Y. (2011b). Growth of planted black spruce seedlings following mechanical site preparation in boreal forested peatlands with variable organic layer thickness: 5-year results, *Annals of Forest Science*, 68, 8, 1291-1302.
- Lafleur, B., Fenton, N.J., Simard, M., Leduc, A., Paré, D., Valeria, O. et Bergeron, Y. (2018). Ecosystem management in paludified boreal forests: enhancing wood production, biodiversity, and carbon sequestration at the landscape level, *Forest Ecosystems*, 5, 1, 1-14.
- Laine, J., Harju, P., Timonen, T. Laine, A., Tuittila, E.-S., Minkkinen, K. et Vasander, H. (2011). *The intricate beauty of Sphagnum mosses: a Finnish guide to identification*. Helsinki: University of Helsinki.
- Lamarre, A., Magnan, G., Garneau, M. et Boucher, É. (2013). A testate amoeba-based transfer function for paleohydrological reconstruction from boreal and subarctic peatlands in northeastern Canada, *Quaternary International*, 306, 88-96.
- Lambert, M.C., Ung, C.H. et Raulier, F. (2005). Canadian national tree aboveground biomass equations, *Canadian Journal of Forest Research*, 35, 8, 1996-2018.
- Lamentowicz, M. et Mitchell, E.A.D. (2005). The ecology of testate amoebae (Protists) in *Sphagnum* in north-western Poland in relation to peatland ecology, *Microbial Ecology*, 50, 48-63.
- Lang, S.I., Cornelissen, J.H.C., Klahn, T., van Logtestijn, R.S.P., Broekman, R., Schweikert, W. et Aerts, R. (2009). An experimental comparison of chemical traits and litter decomposition rates in a diverse range of subarctic bryophyte, lichen and vascular plant species, *Journal of Ecology*, 97, 5, 886-900.
- Lavoie, M., Paré, D. et Bergeron, Y. (2005a). Impact of global change and forest management on carbon sequestration in northern forested peatlands, *Environmental Reviews*, 13, 4, 199-240.
- Lavoie, M., Paré, D., Fenton, N., Groot, A. et Taylor, K. (2005b). Paludification and management of forested peatlands in Canada: a literature review, *Environmental Reviews*, 13, 2, 21-50.
- Lavoie, M., Harper, K., Paré, D. et Bergeron, Y. (2007). Spatial pattern in the organic layer and tree growth: A case study from regenerating *Picea mariana* stands prone to paludification, *Journal of Vegetation Science*, 18, 2, 213-222.
- Le Stum-Boivin, É., Magnan, G., Garneau, M., Fenton, N.J., Grondin, P. et Bergeron, Y. (2019). Spatiotemporal evolution of paludification associated with autogenic and allogenic factors in the black spruce–moss boreal forest of Québec, Canada, *Quaternary Research*, 91, 2, 650-664.

- Leavitt, S.W. et Danzer, S.R. (1993). Method for batch processing of small wood samples to holocellulose for stable carbon isotope analysis, *Analytical Chemistry*, 65, 1, 87–89.
- Leavitt, S.W. et Lara, A. (1994). South American tree rings show declining  $\delta^{13}\text{C}$  trend, *Tellus B: Chemical and Physical Meteorology*, 46, 2, 152-157.
- Leavitt, S.W. (2010). Tree-ring C-H-O isotope variability and sampling, *Science of the Total Environment*, 408, 22, 5244-5253.
- Lecomte, N., Simard, M., Bergeron, Y., Larouche, A., Asnong, H. et Richard, P.J.H. (2005). Effects of fire severity and initial tree composition on understory vegetation dynamics in a boreal landscape inferred from chronosequence and paleoecological data, *Journal of Vegetation Science*, 16, 6, 665-674.
- Lecomte, N., Simard, M. et Bergeron, Y. (2006a). Effects of fire severity and initial tree composition on stand structural development in the coniferous boreal forest of northwestern Québec, Canada, *Écoscience*, 13, 2, 152-163.
- Lecomte, N., Simard, M., Fenton, N. et Bergeron, Y. (2006b). Fire severity and long-term ecosystem biomass dynamics in coniferous boreal forests of eastern Canada, *Ecosystems*, 9, 8, 1215-1230.
- Lévesque, P.E.M., Diné, H. et Larouche, A. (1988). *Guide illustré des macrofossiles végétaux des tourbières du Canada*. Agriculture du Canada, Direction générale de la recherche. Publication no. 1817.
- Lévesque, M., Siegwolf, R., Saurer, M., Eilmann, B., et Rigling, A. (2014). Increased water-use efficiency does not lead to enhanced tree growth under xeric and mesic conditions, *New Phytologist*, 203, 1, 94-109.
- Lewis, S.L., Wheeler, C.E., Mitchard, E.T.A. et Koch, A. (2019). Restoring natural forests is the best way to remove atmospheric carbon, *Nature*, 568, 7750, 25-28.
- Li, T., Ducruc, J.-P., Côté, M.-J., Bellavance, D. et Poisson, F. (2014). *Les provinces naturelles : première fenêtre sur l'écologie du Québec*. Ministère du Développement durable, de l'Environnement et de la Lutte contre les changements climatiques du Québec, Direction de l'expertise en biodiversité. [En ligne]. ([http://www.environnement.gouv.qc.ca/biodiversite/cadre-ecologique/rapports/Provinces\\_Internet\\_16-12-2014.pdf](http://www.environnement.gouv.qc.ca/biodiversite/cadre-ecologique/rapports/Provinces_Internet_16-12-2014.pdf)). Page consultée le 30 mai 2019.
- Lieffers, V.J. et Rothwell, R.L. (1987a). Rooting of peatland black spruce and tamarack in relation to depth of water table, *Canadian Journal of Botany*, 65, 5, 817-821.

- Lieffers, V.J. et Rothwell, R.L. (1987b). Effects of drainage on substrate temperature and phenology of some trees and shrubs in an Alberta peatland, *Canadian Journal of Forest Research*, 17, 2, 97-104.
- Loader, N.J., Robertson, I., Barker, A.C., Switsur, V.R. et Waterhouse, J.S. (1997). An improved technique for the batch processing of small wholewood samples to  $\alpha$ -cellulose, *Chemical Geology*, 136, 3, 313-317.
- Loisel, J., Yu, Z., Beilman, D.W., Camill, P., Alm, J., Amesbury, M.J., ... Zhou, W. (2014). A database and synthesis of northern peatland soil properties and Holocene carbon and nitrogen accumulation, *The Holocene*, 24, 9, 1028-1042.
- Macdonald, S.E. et Lieffers, V.J. (1990). Photosynthesis, water relations, and foliar nitrogen of *Picea mariana* and *Larix laricina* from drained and undrained peatlands, *Canadian Journal of Forest Research*, 20, 7, 995-1000.
- Magnan, G., Garneau, M., Le Stum-Boivin, É., Grondin, P. et Bergeron, Y. (2020). Long-term carbon sequestration in boreal forested peatlands in eastern Canada, *Ecosystems*.
- Magnan, G., Lavoie, M. et Payette, S. (2012). Impact of fire on long-term vegetation dynamics of ombrotrophic peatlands in northwestern Québec, Canada, *Quaternary Research*, 77, 1, 110-121.
- Magnan, G., Le Stum-Boivin, É., Garneau, M., Grondin, P., Fenton, N. et Bergeron, Y. (2019). Holocene vegetation dynamics and hydrological variability in forested peatlands of the Clay Belt, eastern Canada, reconstructed using a palaeoecological approach, *Boreas*, 48, 1, 131-146.
- Malmer, N. (1993). Mineral nutrients in vegetation and surface layers of *Sphagnum*-dominated peat-forming systems, in N.G. Miller (dir.) *Biology of Sphagnum – Advances in bryology*, vol. 5, Berlin: J. Cramer, p. 223-248.
- Manies, K.L., Harden, J.W., Fuller, C.C. et Turetsky, M.R. (2016). Decadal and long-term boreal soil carbon and nitrogen sequestration rates across a variety of ecosystems, *Biogeosciences*, 13, 15, 4315-4327.
- Manzoni, S., Čapek, P., Porada, P., Thurner, M., Winterdahl, M., Beer, ... Way, D. (2018). Reviews and syntheses: Carbon use efficiency from organisms to ecosystems – definitions, theories, and empirical evidence, *Biogeosciences*, 15, 19, 5929-5949.
- Mauquoy, D. et van Geel, B. (2007). Plant macrofossil methods and studies: Mire and peat macros, in S.A. Elias (dir.) *Encyclopedia of Quaternary Science*, Amsterdam: Elsevier Science, p. 2315-2336.

- Mauquoy, D., Hughes, P.D.M. et van Geel, B. (2010). A protocol for plant macrofossil analysis of peat deposits, *Mires and Peat*, 7, 6, 1-5.
- McCarroll, D. et Loader, N.J. (2004). Stable isotopes in tree rings, *Quaternary Science Reviews*, 23, 7, 771-801.
- McCarroll, D., Gagen, M.H., Loader, N.J., Robertson, I., Anchukaitis, K.J., Los, S., ... Waterhouse, J.S. (2009). Correction of tree ring stable carbon isotope chronologies for changes in the carbon dioxide content of the atmosphere, *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 73, 6, 1539-1547.
- McKenney, D.W., Hutchinson, M.F., Papadopol, P., Lawrence, K., Pedlar, J., Campbell, K., ... Owen, T. (2011). Customized spatial climate models for North America, *Bulletin of American Meteorological Society*, December, 1612-1622.
- McLaren, B.E. et Jeglum, J.K. (1998). Black spruce growth and foliar nutrient responses to drainage and fertilization: Wally Creek, Ontario, *The Forestry Chronicle*, 74, 1, 106-115.
- Ménard, M. (2012). *Caractérisation des phases tardives du lac glaciaire Ojibway dans le nord-ouest de l'Abitibi*, mémoire de maîtrise non-publié. Montréal : Université du Québec à Montréal, Département des sciences de la Terre. [En ligne]. (<https://archipel.uqam.ca/51116/>). Page consultée le 30 mai 2019.
- Mitchell, E.A.D., Borcard, D., Buttler, A.J., Grosvernier, P., Gilbert, D. et Godat, J.-M. (2000). Horizontal distribution patterns of testate amoebae (Protozoa) in a *Sphagnum magellanicum* carpet, *Microbial Ecology*, 39, 4, 290-300.
- Mitchell, E.A.D. (2002). *The identification of Centropyxis, Cyclopyxis, Trigonopyxis and similar Phryganella species living in Sphagnum*. [En ligne]. (<http://istar.wikidot.com/id-keys>). Page consultée le 21 janvier 2019.
- Mitchell, E.A.D. et Gilbert, D. (2004). Vertical micro-distribution and response to nitrogen deposition of testate amoebae in *Sphagnum*, *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 51, 4, 480-490.
- Moore, T.R., Bubier, J.L. et Bledzki, L. (2007). Litter decomposition in temperate peatland ecosystems: the effect of substrate and site, *Ecosystems*, 10, 6, 949-963.
- Morin, H., Laprise, D., Simard, A.-A. et Amouch, S. (2009). Spruce budworm outbreak regimes in eastern North America, in S. Gauthier, M-A. Vaillancourt, A. Leduc, L. De Grandpré, D.D. Kneeshaw, H. Morin, P. Drapeau et Y. Bergeron (dir.), *Ecosystem management in the boreal forest*, Québec : Les Presses de l'Université du Québec, p. 155-182.

- Nalder, I.A. et Wein, R.W. (1999). Long-term forest floor carbon dynamics after fire in upland boreal forests of western Canada, *Global Biogeochemical Cycles*, 13, 4, 951-968.
- Nappi, A. (2013). Paludification – Fascicule 4.9, in Bureau du forestier en chef (dir.) *Manuel de détermination des possibilités forestières 2013-2018*. Gouvernement du Québec, Roberval, p. 193-199. [En ligne]. ([https://forestierenchef.gouv.qc.ca/wp-content/uploads/2013/01/MDPF\\_VF.pdf](https://forestierenchef.gouv.qc.ca/wp-content/uploads/2013/01/MDPF_VF.pdf)). Page consultée le 30 mai 2019.
- Naulier, N., Savard, M.M., Bégin, C., Marion, J., Arseneault, D. et Bégin, Y. (2014). Carbon and oxygen isotopes of lakeshore black spruce trees in northeastern Canada as proxies for climatic reconstruction, *Chemical Geology*, 375-375, 37-43.
- Nguyen-Xuan, T., Bergeron, Y., Simard, D., Fyles, J.W. et Paré, D. (2000). The importance of forest floor disturbance in the early regeneration patterns of the boreal forest of western central Québec: a wildfire versus logging comparison, *Canadian Journal of Forest Research*, 30, 9, 1353-1364.
- Nicault, A., Bégin, Y. et Guiot, J. (2010). Standardisation des séries dendrochronologiques, in S. Payette et L. Filion (dir.) *La dendroécologie : Principes, méthodes et applications*, Québec : Presses de l'Université Laval, p. 199-227.
- Noble, M.G., Lawrence, D.B. et Streveler, G.P. (1984). Invasion beneath an evergreen forest canopy in southeastern Alaska, *American Bryological and Lichenological Society*, 87, 2, 119-127.
- Norby, R.J., Warrena, J.M., Iversena, C.M., Medlynb, B.E. et McMurtrie, R.E. (2010). CO<sub>2</sub> enhancement of forest productivity constrained by limited nitrogen availability, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107, 45, 19368-19373.
- Payette, S. (1992). Fire as a controlling process in the North American boreal forest, in H.H. Shugart, R. Leemans et G.B. Bonan (dir.), *A systems analysis of the boreal forest*, Cambridge: Cambridge University Press, p. 144-169.
- Payette, S. (2001). Les principaux types de tourbières, in S. Payette et L. Rochefort (dir.) *Écologie des tourbières du Québec-Labrador*, Québec : Les Presses de l'Université Laval, p. 39-90.

- Payette, S., Garneau, M., Delwaide, A. et Schaffhauser, A. (2013). Forest soil paludification and mid-Holocene retreat of jack pine in easternmost North America: Evidence for a climatic shift from fire-prone to peat-prone conditions, *The Holocene*, 23, 4, 494-503.
- Payne, R.J., Kishaba, K., Blackford, J.J. et Mitchell, E.A.D. (2006). Ecology of testate amoebae (Protista) in south-central Alaska peatlands: building transfer-function models for palaeoenvironmental studies, *The Holocene*, 16, 3, 403-414.
- Payne, R.J. et Mitchell, E.A.D. (2009). How many is enough? Determining optimal count totals for ecological and palaeoecological studies of testate amoebae, *Journal of Paleolimnology*, 42, 4, 483-495.
- Payne, R.J., Telford, R.J., Blackford, J.J., Blundell, A., Booth, R.K., Charman, D.J., ... Woodland, W. (2012). Testing peatland testate amoeba transfer functions: Appropriate methods for clustered training-sets, *The Holocene*, 22, 7, 819-825.
- Peñuelas, J., Canadell, J.G. et Ogaya, R. (2011). Increased water-use efficiency during the 20th century did not translate into enhanced tree growth, *Global Ecology and Biogeography*, 20, 4, 597-608.
- Piilo, S.R., Zhang, H., Garneau, M., Gallego-Sala, A., Amesbury, M.J. et Väiliranta, M.M. (2019). Recent peat and carbon accumulation following the Little Ice Age in northwestern Québec, Canada, *Environmental Research Letters*, 14, 7, p.075002.
- Pilcher, J.R. (1990). Sample preparation, cross-dating, and measurement, in E.R. Cook et L.A. Kairiukstis (dir.) *Methods of dendrochronology: Applications in the environmental sciences*, Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, p. 40-51.
- Piotrowska, N., Blaauw, M., Mauquoy, D. et Chambers, F.M. (2011). Constructing deposition chronologies for peat deposits using radiocarbon dating, *Mires and Peat*, 7, 10, 1-14.
- Pluchon, N., Hugelius, G., Kuusinen, N. et Kuhry, P. (2014). Recent paludification rates and effects on total ecosystem carbon storage in two boreal peatlands of Northeast European Russia, *The Holocene*, 24, 9, 1126-1136.
- Prescott, C.E., Maynard, D.G. et Laiho, R. (2000). Humus in northern forests: friend or foe?, *Forest Ecology and Management*, 133, 1, 23-36.
- Prévost, M. (1992). Effets du scarifiage sur les propriétés du sol, la croissance des semis et la compétition : revue des connaissances actuelles et perspectives de recherches au Québec, *Annales des sciences forestières*, 49, 3, 277-296.



- Prévost, M., Belleau, P. et Plamondon, A.P. (1997). Substrate conditions in a treed peatland: Responses to drainage, *Écoscience*, 4, 4, 543-554.
- Prévost, M. et Dumais, D. (2003). Croissance et statut nutritif de marcottes, de semis naturels et de plants d'épinette noire à la suite du scarifiage : résultats de 10 ans, *Revue canadienne de recherche forestière*, 33, 11, 2097-2107.
- Prévost, M. et Dumais, D. (2018). Long-term growth response of black spruce advance regeneration (layers), natural seedlings and planted seedlings to scarification: 25th year update, *Scandinavian Journal of Forest Research*, 33, 6, 583-593.
- Prévost, M., Plamondon, A., et Roy, V. (2001). La production forestière, in S. Payette et L. Rochefort (dir.), *Écologie des tourbières du Québec-Labrador*, Québec : Les Presses de l'Université Laval, p. 423-447.
- R Core Team. (2018). *R: A language and environment for statistical computing*, version 3.5.5 [Logiciel]. Viennes: R Foundation for Statistical Computing.
- Raffalli-Delercé, G., Masson-Delmotte, V., Dupouey, J.L., Stievenard, M., Breda, N., Moisselin, J.M. (2004). Reconstruction of summer droughts using tree-ring cellulose isotopes: a calibration study with living oaks from Brittany (western France), *Tellus B: Chemical and Physical Meteorology*, 56, 2, 160-174.
- Reimer, P.J., Bard, E., Bayliss, A., Beck, J.W., Blackwell, P.G., Bronk Ramsey, C., ... van der Plicht, J. (2013). IntCal13 and MARINE13 radiocarbon age calibration curves 0-50000 years calBP, *Radiocarbon*, 55, 4, 1869-1887.
- Remy, C.C., Fouquemberg, C., Asselin, H., Andrieux, B., Magnan, G., Brossier, B., ... Ali, A.A. (2018). Guidelines for the use and interpretation of palaeofire reconstructions based on various archives and proxies, *Quaternary Science Reviews*, 193, 312-322.
- Rinne, K.T., Boettger, T., Loader, N.J., Robertson, I., Switsur, V.R. et Waterhouse, J.S. (2005). On the purification of  $\alpha$ -cellulose from resinous wood for stable isotope (H, C and O) analysis, *Chemical Geology*, 222, 1, 75-82.
- Rochefort, L., Vitt, D.H. et Bayley, S.E. (1990). Growth, production and decomposition dynamics of *Sphagnum* under natural and experimentally acidified conditions, *Ecology*, 71, 5, 1986-2000.
- Roden, J.S., Lin, G. et Ehleringer, J.R. (2000). A mechanistic model for interpretation of hydrogen and oxygen isotope ratios in tree-ring cellulose, *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 64, 1, 21-35.

- Roy, M., Dell'Oste, F., Veillette, J.J., de Vernal, A., Hélie, J.-F. et Parent, M. (2011). Insights on the events surrounding the final drainage of Lake Ojibway based on James Bay stratigraphic sequences, *Quaternary Science Reviews*, 30, 5-6, 682-692.
- Roy, M., Veillette, J.J., Daubois, V. et Ménard, M. (2015). Late-stage phases of glacial Lake Ojibway in the central Abitibi region, eastern Canada, *Geomorphology*, 248, 14-23.
- Rubino, D.L. et McCarthy, B.C. (2000). Dendroclimatological analysis of white oak (*Quercus alba* L., Fagaceae) from an old-growth forest of southeastern Ohio, USA, *Journal of the Torrey Botanical Society*, 127, 3, 240-250.
- Ruppel, M., Väiliranta, M., Virtanen, T. et Korhola, A. (2013). Postglacial spatiotemporal peatland initiation and lateral expansion dynamics in North America and northern Europe, *The Holocene*, 23, 11, 1596-1606.
- Rydin, H. et Jeglum, J.K. (2006). *The biology of peatlands*. Oxford: Oxford University Press.
- Saucier, J.-P., Robitaille, A. et Grondin, P. (2009). Cadre bioclimatique du Québec, in R. Doucet et M. Côté (dir.) *Manuel de foresterie* (2<sup>e</sup> éd.), Québec : Éditions MultiMondes, p. 186-205.
- Saurer, M., Spahni, R., Frank, D.C., Joos, F., Leuenberger, M., Loader, N.J., ... Young, G.H.F. (2014). Spatial variability and temporal trends in water-use efficiency of European forests, *Global Change Biology*, 20, 12, 3700-3712.
- Scheidegger, Y., Saurer, M., Bahn, M. et Siegwolf, R. (2000). Linking stable oxygen and carbon isotopes with stomatal conductance and photosynthetic capacity: A conceptual model, *Oecologia*, 125, 3, 350-357.
- SCIEM. (2019). *PAST5: Personal Analysis System for Tree Ring Research*, version 5.0.610 [Logiciel]. Viennes: SCIEM.
- Shetler, G., Turetsky, M.R., Kane, E. et Kasischke, E. (2008). *Sphagnum* mosses limit total carbon consumption during fire in Alaskan black spruce forests, *Canadian Journal of Forest Research*, 38, 8, 2328-2336.
- Siemensma, F.J. (2018). *Microworld, world of amoeboid organisms*. [En ligne]. (<https://www.arcella.nl/>). Page consultée le 21 janvier 2019.
- Silva, L.C.R. et Horwath, W.R. (2013). Explaining global increases in water use efficiency: why have we overestimated responses to rising atmospheric CO<sub>2</sub> in natural forest ecosystems?, *PloS one*, 8, 1, e53089 (5p).

- Simard, M., Lecomte, N., Bergeron, Y., Bernier, P.Y. et Paré, D. (2007). Forest productivity decline caused by successional paludification of boreal soils, *Ecological Applications*, 17, 6, 1619-1637.
- Simard, M., Lecomte, N., Bergeron, Y., Bernier, P.Y. et Paré, D. (2008). Un aménagement écosystémique de la pessière du nord de la ceinture d'argile québécoise – Gérer la forêt... mais surtout les sols, in S. Gauthier, M.-A. Vaillancourt, A. Leduc, L. De Grandpré, D. Kneeshaw, H. Morin, P. Drapeau et Y. Bergeron (dir.) *Aménagement écosystémique en forêt boréale*, Québec : Presses de l'Université du Québec, p.269-299.
- Simard, M., Bernier, P.Y., Bergeron, Y., Paré, D. et Guérine, L. (2009). Paludification dynamics in the boreal forest of the James Bay Lowlands: effect of time since fire and topography, *Canadian Journal of Forest Research*, 39, 3, 546-552.
- Speer, J.H. (2010). *Fundamentals of tree-ring research*. Tucson: The University of Arizona Press.
- Sponseller, R.A., Gundale, M.J., Fitter, M., Ring, E., Nordin, A., Näsholm, T. et Laudon, H. (2016). Nitrogen dynamics in managed boreal forests: Recent advances and future research directions, *Ambio*, 2, Supplement 2, 175-187.
- Statistique Canada. (s.d.). *Tableau 14-10-0092-01 Emploi selon l'industrie, données annuelles, provinces et régions économiques (x 1 000)*, [En ligne]. (<https://www150.statcan.gc.ca/t1/tbl1/fr/tv.action?pid=1410009201>). Page consultée le 30 mai 2019.
- Stokes, M.A. et Smiley, T.L. (1996). *An introduction to tree-ring dating* (2e éd.). Tucson: The University of Arizona Press.
- Sullivan, P.F., Pattison, R.R., Brownlee, A.H., Cahoon, S.M.P. et Hollingsworth, T.H. (2016). Effect of tree-ring detrending method on apparent growth trends of black and white spruce in interior Alaska, *Environmental Research Letters*, 11, 11, 114007-114019.
- Tamm, C.O. (1991). *Nitrogen in terrestrial ecosystems*. Heidelberg: Springer-Verlag.
- Taylor, S.J., Carleton, T.J. et Adams, P. (1988). Understory vegetation change in a *Picea mariana* chronosequence, *Vegetatio*, 73, 2, 63-72.
- Telford, R.J. et Birks, H.J.B. (2005). The secret assumption of transfer functions: problems with spatial autocorrelation in evaluating model performance, *Quaternary Science Reviews*, 24, 20, 2173-2179.
- ter Braak, C.J.F. et Smilauer, P. (2012). *Canoco for Windows*, version 5 [Logiciel]. Wageningen: Biometris.

- Terrier, A., de Groot, W.J., Girardin, M.P. et Bergeron, Y. (2014). Dynamics of moisture content in spruce-feather moss and spruce-*Sphagnum* organic layers during an extreme fire season and implications for future depths of burn in Clay Belt black spruce forests, *International Journal of Wildland Fire*, 23, 4, 490-502.
- Thomas, S.C. et Martin, A.R. (2012). Carbon content of tree tissues: a synthesis, *Forests*, 3, 2, 332-352.
- Tognetti, T., Cherubini, P. et Innes, J. L. (2000). Comparative stem-growth rates of Mediterranean trees under background and naturally enhanced ambient CO<sub>2</sub> concentrations, *New Phytologist*, 146, 1, 59-74.
- Tolonen, K. (1986). Rhizopod analysis, in B.E. Berglund (dir.) *Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology*, Chichester: Wiley, p.645-666.
- Treydte, K., Schleser, G.H., Schweingruber, F.H. et Winiger, M. (2001). The climatic significance of  $\delta^{13}\text{C}$  in subalpine spruces (Lötschental, Swiss Alps): A case study with respect to altitude, exposure and soil moisture, *Tellus B: Chemical and Physical Meteorology*, 53, 5, 593-611.
- Tryon, P.R. et Chapin F.S. III. (1983). Temperature control over root growth and biomass in taiga forest trees, *Canadian Journal of Forest Research*, 13, 827-833.
- Turetsky, M.R. (2003). The role of bryophytes in carbon and nitrogen cycling, *The Bryologist*, 106, 3, 395-409.
- Turetsky, M.R., Mack, M.C., Hollingsworth, T.N. et Harden, J.W. (2010). The role of mosses in ecosystem succession and function in Alaska's boreal forest, *Canadian Journal of Forest Research*, 40, 7, 1237-1264.
- Turetsky, M.R., Benscoter, B., Page, S., Rein, G., van der Werf, G.R. et Watts, A. (2015). Global vulnerability of peatlands to fire and carbon loss, *Nature Geoscience*, 8, 1, 11-14.
- Turunen, J. (2003). Past and present carbon accumulation in undisturbed boreal and subarctic mires: a review, *Suo*, 54, 1, 15-28.
- Turunen, J., Roulet, N.T., Moore, T.R. et Richard, P.J.H. (2004). Nitrogen deposition and increased carbon accumulation in ombrotrophic peatlands in eastern Canada, *Global Biogeochemical Cycles*, 18, 3.
- Turunen, J., Tompo, E., Tolonen, K. et Reinikainen, A. (2002). Estimating carbon accumulation rates of undrained mires in Finland - applications to boreal and subarctic regions, *The Holocene*, 12, 1, 69-80.

- Ung, C.H., Bernier, P. et Guo, X.J. (2008). Canadian national biomass equations: new parameter estimates that include British Columbia data, *Canadian Journal of Forest Research*, 38, 5, 1123-1132.
- Urbanski, S. (2014). Wildland fire emissions, carbon, and climate: Emission factors, *Forest Ecology and Management*, 317, 51-60.
- van Bellen, S., Garneau, M., Ali, A.A. et Bergeron, Y. (2012). Did fires drive Holocene carbon sequestration in boreal ombrotrophic peatlands of eastern Canada?, *Quaternary Research*, 78, 1, 50-59.
- van Breemen, N. (1995). How *Sphagnum* bogs down other plants, *Trends in Ecology & Evolution*, 10, 7, 270-275.
- Van Cleve, K. et Viereck, L. (1981). Forest succession in relation to nutrient cycling in the boreal forest of Alaska, in D.C. West, H.H. Shugart et D.B. Botkin (dir.) *Forest succession: concepts and applications*, New-York: Springer-Verlag, p. 185-211.
- van der Sleen, P., Groenendijk, P., Vlam, M., Anten, N.P.R., Boom, A., Bongers, F., ... Zuidema, P.A. (2014). No growth stimulation of tropical trees by 150 years of CO<sub>2</sub> fertilization but water-use efficiency increased, *Nature Geoscience*, 8, 24-28.
- Veillette, J.J. (1994). Evolution and paleohydrology of glacial lakes Barlow and Ojibway, *Quaternary Science Reviews*, 13, 9-10, 945-971.
- Veillette, J.J. (1997). Le rôle d'un courant de glace tardif dans la déglaciation de la baie James, *Géographie physique et Quaternaire*, 51, 2, 141-161.
- Vicca, S., Luysaert, S., Peñuelas, J., Campioli, M., Chapin, F.S., Ciais, P., ... Janssens, I. A. (2012). Fertile forests produce biomass more efficiently, *Ecology Letters*, 15, 6, 520-526.
- Viereck, L.A. et Johnston, W.F. (1990). *Picea mariana* (Mill.) BSP black spruce, in R.M. Burns et B.H. Honkala (dir.) *Silvics of North America. Vol. 1. Conifers*, Washington: United States Department of Agriculture Forest Service, p. 227-237.
- Vincent, J.-S. et Hardy, L. (1977). L'évolution et l'extension des lacs glaciaires Barlow et Ojibway en territoire québécois, *Géographie physique et Quaternaire*, 31, 3-4, 357-372.
- Vitousek, P.M. et Howarth, R.W. (1991). Nitrogen limitation on land and in the sea: how can it occur?, *Biogeochemistry*, 13, 2, 87-115.

- Vitt, D.H., Wieder, K., Halsey, L.A., et Turetsky, M. (2003). Response of *Sphagnum fuscum* to nitrogen deposition: a case study of ombrogenous peatlands in Alberta, Canada, *The Bryologist*, 106, 2, 235-245.
- Walker, M. (2005). *Quaternary dating methods*. Chichester: Wiley.
- Webster, K., Bhatti, J., Thompson, D., Nelson, S., Shaw, C., Bona, K., ... Kurz, W. (2018). Spatially-integrated estimates of net ecosystem exchange and methane fluxes from Canadian peatlands, *Carbon Balance and Management*, 13, 1, 1-21.
- Wieder, W.R., Cleveland, C.C., Smith, W.K. et Todd-Brown, K. (2015). Future productivity and carbon storage limited by terrestrial nutrient availability, *Nature Geoscience*, 8, 441-444.
- Woodland, W.A., Charman, D.J. et Sims, P.C. (1998). Quantitative estimates of water tables and soil moisture in Holocene peatlands from testate amoebae, *The Holocene*, 8, 3, 261-273.
- Yakir, D. (1992). Variations in the natural abundance of oxygen-18 and deuterium in plant carbohydrates, *Plant, Cell and Environment*, 15, 9, 1005-1020.
- Yosef, G., Walko, R., Avisar, R., Tatarinov, F., Rotenberg, E. et Yakir, D. (2018). Large-scale semi-arid afforestation can enhance precipitation and carbon sequestration potential, *Scientific Reports*, 8, 1, 996.
- Yu, Z., Beilman, D.W. et Jones, M.C. (2009). Sensitivity of northern peatland carbon dynamics to Holocene climate change, in A.J. Baird, L.R. Belyea., X. Comas, A.S. Reeve et L.D. Slater (dir.) *Carbon cycling in northern peatlands – Geophysical monograph series 184*, Washington: American Geophysical Union, p. 55-69.
- Zasada, J. C., Norum, R.A., Teutsch, C.E. et Densmore, R. (1987). Survival and growth of planted black spruce, alder, aspen and willow after fire on black spruce/feather moss sites in interior Alaska, *The Forestry Chronicle*, 63, 2, 84-88.
- Zoltai, S.C. et Martikainen, P.J. (1996). Estimated extent of forested peatlands and their role in the global carbon cycle, in M.J. Apps et D.T. Price (dir.) *Forest ecosystems, forest management and the global carbon cycle*, Heidelberg: Springer-Verlag, p. 47-58.
- Zoltai, S.C., Morrissey, L.A., Livingston, G.P. et Groot, W.J. (1998). Effects of fires on carbon cycling in North American boreal peatlands, *Environmental Reviews*, 6, 1, 13-24.