UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

RECONSTITUTION PALÉOÉCOLOGIQUE DES CONDITIONS INITIALES DE LA PALUDIFICATION DANS LA PESSIÈRE NOIRE À MOUSSES DU QUÉBEC BORÉAL.

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DE LA MAÎTRISE EN GÉOGRAPHIE

PAR

ÉLOÏSE LE STUM-BOIVIN

OCTOBRE 2018

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.01-2006). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

REMERCIEMENTS

Je souhaite tout d'abord remercier ma directrice de recherche Michelle Garneau (UQAM) pour son implication et ses nombreux conseils; merci de m'avoir donné la chance d'étudier la merveilleuse flore des tourbières et ses mécanismes tout en complétant ce beau projet. Je remercie également ma co-directrice Nicole Fenton (UQAT) qui nous a introduite aux tourbières de l'Abitibi et à son extraordinaire strate muscinale. Un énorme merci à Pierre Grondin du Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs (MFFP) pour son inépuisable énergie tant sur le terrain qu'à Québec qui a su me transmettre sa passion inconditionnelle pour les paysages de la forêt québécoise. Et enfin Gabriel Magnan qui m'a énormément aidée depuis le tout premier terrain jusqu'aux corrections finales de l'article. Merci de m'avoir initiée à l'étude des tourbières avec autant de passion et de remise en question ainsi que pour ta grande patience. Grâce à vous quatre, j'ai appris lors de ces dernières années à constamment me questionner, à aller jusqu'au bout de la connaissance et de la rigueur scientifique, en plus de me préparer au milieu du travail, toutes des notions qui me serviront tout au long de ma vie.

Je tiens aussi à remercier Véronique Poirier (MFFP) pour son aide inestimable quant au superbe graphisme des toposéquences. Je remercie Yves Bergeron (UQAT-UQAM) pour ses commentaires à la relecture de l'article. Merci également à Éric Rosa (UQAT) pour la carte des dépôts de surface de l'Abitibi et à Martin Roy (UQAM) pour celle du till de Cochrane. En plus, merci à Hans Asnong (UQAM) pour son aide avec mes analyses granulométriques. Merci également à Danielle Charron (CEF) pour la logistique financière du projet et celle lors des campagnes de terrain.

Ensuite, je souhaite remercier l'équipe de l'Université de Montpellier, Adam Ali, Sarah Ivorra, Isabelle Figueira, Cécile Fouquemberg et Bertrand Limier pour m'avoir introduite à l'analyse anthracologique lors de mon séjour en France, ainsi qu'à ma famille de Montpellier qui m'a hébergée.

Je tiens à remercier Joannie Beaulne et Patrick Vaillancourt qui ont réalisé diverses analyses en laboratoire pour Gabriel et moi. Merci de votre patience avec notre légendaire organisation. Je remercie également tous mes collègues et amis du groupe de recherche *Les Tourbeux*, particulièrement lors des fameuses séances de *poster bashing*, des discussions passionnées sur les tourbières et surtout des 5 à tard au Benelux! Donc merci à Louis-Martin, Gabriel, Simon, Steve, Marc-André, Joannie, Mylène, Guillaume, Nolann et Nicole.

Pour le soutien financier octroyé, je remercie Mitacs accélération (fonds obtenus par le professeur Yves Bergeron (UQAT-UQAM) et Michelle Garneau (UQAM)), les industriels forestiers (Barette-Chapais Ltée et Groupe Remabec), le Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs (MFFP) ainsi que le programme de bourse à la mobilité de l'UQAM.

J'aimerais également remercier les nombreux réviseurs de l'article et du présent mémoire qui, avec leurs commentaires judicieux, ont grandement amélioré la qualité de ce travail : Dale H. Vitt, un réviseur anonyme, Terri Lacourse, Martin Girardin et Benoît Lafleur.

Je souhaite enfin souligner le support de ma famille et de mes amis, particulièrement les VTP, j'espère vous avoir transmis un peu de ma passion pour les tourbières! Finalement, j'aimerais plus que remercier mon meilleur ami, collègue et amoureux, Louis-Martin Pilote. Tu as été bien plus que les trois ensemble, je te serai à jamais reconnaissante de m'avoir soutenue et aidée pendant les hauts et les bas de notre quotidien au cours de ces dernières années hautes en émotions. On y est arrivés ensemble!

Éloïse Le Stum-Boivin

TABLE DES MATIÈRES

LISTE DES FIGURES	vii
LISTE DES TABLEAUX	X
LISTE DES ABRÉVIATIONS, SIGLES ET ACRONYMES	xi
LISTE DES SYMBOLES	xiii
LISTE DES ESPÈCES VÉGÉTALES CITÉES	xiv
RÉSUMÉ	xvi
CHAPITRE I	2
INTRODUCTION ET CONTEXTE DE LA RECHERCHE	2
1.1 Contexte général	2
1.2 Terminologie et processus de la paludification	3
1.3 Influence des facteurs autogènes (topographie et nature du substrat le processus de paludification	minéral) sur 6
1.3.1 Topographie	6
1.3.2 La composition du substrat minéral et l'hydrologie	8
1.4 Influence des facteurs allogènes (feu et climat) sur le processus de paludification	10
	10
	10
1.4.2 Climat	12
1.5 Originalité et objectifs de recherche	14
CHAPITRE II	16
REGIONS A L'ETUDE	16
2.1 Contexte biophysique	16
2.1.1 Contexte de la déglaciation au Québec	17
2.1.2 Région des basses-terres de l'Abitibi et de la baie James	19
2.1.3 Région de la Côte-Nord	20
CHAPITRE III	22
MÉTHODOLOGIE	22
3.1 Sélection des sites à l'étude	22

3.2 Échantillonnage des carottes de tourbe	22
3.3 Acquisition des données topographiques	23
3.3.1 Mesures d'altitude de surface	23
3.3.2 Mesures de l'épaisseur de la matière organique	23
3.3.3 Mesures de la profondeur de la nappe phréatique	24
3.4 Relevés de végétation	24
3.5 Description des sites à l'étude	24
3.5.1 Site du transect Lili (49°17'21'' N : 79°36'91'' O)	24
3.5.2 Site du transect Villebois (49°42'09'' N: 79°00'03'' O)	25
3.5.3 Site du transect Gaillard (50°11'32'' N : 68°80'83'' O)	26
3.6 Analyses en laboratoire	27
3.6.1 Densité et teneur en matière organique de la tourbe	27
3.6.2 Analyses macrofossiles	27
3.6.3 Dénombrement des charbons de bois	28
3.6.4 Analyses anthracologiques	28
3.6.5 Granulométrie	29
3.6.6 Datations au radiocarbone et par dendrochronologie	30
CHAPITRE IV	31
ARTICLE: SPATIO-TEMPORAL EVOLUTION OF PALUDIFICATION ASSOCIATED WITH AUTOGENIC AND ALLOGENIC FACTORS IN THE BLACK SPRUCE-MOSS BOREAL FOREST OF QUEBEC, CANADA	31
4.1. Introduction	32
4.2 Methods	35
4.2.1 Study regions and sites	35
4.2.2 Field measurements and samples processing	37
4.2.3 Laboratory analysis	38
4.2.3.1 Macrofossil analysis	38
4.2.3.2 Charcoal analyses	39
4.2.3.3 Granulometry analyses	40

v

4.2.3.4 Chronologies	40
4.5 Results	41
4.5.1 Characteristics of the three toposequences	41
4.5.2 Vegetation dynamics related to the paludification process	42
4.5.3 Vegetation dynamics after fire	44
4.6 Discussion	45
4.6.1 Influence of autogenic factors (topography and mineral substrate) on vegetation dynamics	45
4.6.2 Influence of allogenic factors (climate and fire) on vegetation dynamics	346
4.6.3 Change in forest vegetation caused by paludification expansion within landscapes	49
4.7 Conclusion	50
4.8 Acknowledgments	51
4.9 References	51
CONCLUSION	74
RÉFÉRENCES	78

.

LISTE DES FIGURES

CHAPITRE I

- Figure 1.2 Schéma théorique de l'écoulement de l'eau souterraine selon trois niveaux d'échelle (locale, intermédiaire et régionale) (USGS, n.d.).....9

CHAPITRE II

- Figure 2.1 Les trois sites à l'étude au sein de la pessière à mousses du Québec (pessière de l'est et pessière de l'ouest) (Saucier *et al.*, 2009).....17

- Figure 2.4 Carte des dépôts de surface de la région des Laurentides centrales avec la localisation du site Gaillard (modifié de MDDELCC, n.d.)......21

CHAPITRE III

CHAPITRE IV

- Figure 4.2 Description of the basal peat section along the three studied transects. Rectangles illustrate the initial process of paludification. Black lines show the position of the first charcoal layer above the mineral within the profiles and circles refer to the forest composition based on the macrofossil data. Blue dashed lines represent the water table. Basal

- Figure S4.1 Plant macrofossils for Lili transect. Black lines show the first fire above mineral and shaded zones refer to the mineral layer. Basal and fire dates are expressed in cal yr BP, except for the even-aged forest (L.0m, V.0m and G.0m) which are in years AD. Data in numbers are represented by bars and data in relative abundance (%) by silhouettes.

LISTE DES TABLEAUX

CHAPITRE IV

Tableau 4.1	Transect descriptions. * No granulometric variations along transects
Tableau 4.2	Ages from ¹⁴ C radiocarbon and dendrochronology. (F) means a date associated to a fire event. * Midpoint cal yr BP calculated by IntCal13 (Reimer et al. 2013) is rounded to the nearest decade. ** Calendar year from dendrochronology is rounded to the nearest decade
Tableau 4.3	Description of the initial vegetation composition at each sampling site. All dates are in cal yr BP except when otherwise indicated.
Tableau 4.4	Age and botanical identification of charcoal fragments found in the first charred layer above the mineral layer. The dash line means that no analysis was made. All dates are in cal yr BP except as indicated otherwise
Tableau S4.1	Topographic sections, slope and organic matter thickness along each transect
Tableau S4.2	Granulometric results of basal sediments for each profile73

LISTE DES ABRÉVIATIONS, SIGLES ET ACRONYMES

AD	Anno Domini
AMS	Accelerator mass spectrometry
Bog	Tourbière ombrotrophe
BP	Before present/ Avant l'actuel
са	Circa/ Environ
cal BP	Calibrated years before present/ Années étalonnées avant l'actuel
DBH	Diameter at breast height
DHP	Diamètre à hauteur de poitrine
e.g.	Par exemple
et al.	et alii/ et autres
Fen	Tourbière minérotrophe
GEOTOP	Centre de recherche sur la dynamique du système Terre
GRES	Groupe de Recherche sur l'Eau Souterraine
IRF	Institut de Recherche sur les Forêts
ISEM	Institut des Sciences de l'Évolution de Montpellier
КОН	Hydroxyde de potassium
LOI	Loss-on-ignition
MDDELCC	Ministère du Développement durable, de l'Environnement et de la Lutte contre les Changements Climatiques.
MFFP	Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs
MO	Matière organique
MRC	Municipalité régionale de comté
PAF	Perte au feu
PVC	Polyvinyl chloride/ polychlorure de vinyle

ROM	Residual organic matter/ Matière organique résiduelle
SMA	Spectromètre de masse à accélérateur de particules
spp.	Sous-espèce
UQÀM	Université du Québec à Montréal
UQÀT	Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue
USGS	United States Geological Survey

.

LISTE DES SYMBOLES

% Pourcentage Année a °C Degré Celsius Centimètre cm cm³ Centimètre cube Gramme g Millier d'année Ka Kilomètre km km² Kilomètre carré Mètre m m^2 Mètre carré Millimètre mm Micromètre μm Year yr

LISTE DES ESPÈCES VÉGÉTALES CITÉES

Abies balsamea (Linnaeus) Miller Alnus rugosa (DuRoi) Sprengel Aulacomnium palustre Schwagrichen Calliergon (Sullivant) Kindberg Carex Linnaeus Cenococcum Mougeot et Fries Drepanocladus (Müler Hal.) Roth Equisetum Linnaeus Ericaceae Jussieu Hylocomium splendens Schimper Kalmia angustifolia Linnaeus Larix laricina (DuRoi) K. Koch *Meesia triquetra* (Linnaeus ex Jolyclerc) Angström Paludella squarrosa Bridel Picea mariana (Miller) Britton

Pinus banksiana Lambert Pleurozium schreberi (Bridel) Mitten Polytrichum Hedwig Populus tremuloides Michaux Ptilium crista-castrensis Hedwig Rhododendron canadense Linnaeus Sphagnum Linnaeus Sphagnum sect. Acutifolia Sphagnum sect. Cuspidata Sphagnum sect. Sphagnum Sphagnum capillifolium (Ehrhart) Hedwig Sphagnum magellanicum Bridel Sphagnum russowii Warnstorf Sphagnum wulfianum Girgensohn Tomentypnum nitens Hedwig Loeske

RÉSUMÉ

La paludification est le processus de formation des tourbières le plus commun en forêt boréale. Elle consiste en une accumulation progressive de matière organique faiblement décomposée sur un sol préalablement colonisé (paludification secondaire) ou non (paludification primaire) par une végétation forestière, et ce en absence d'une phase initiale aquatique. L'envahissement des sphaignes et l'accumulation d'une épaisse couche de tourbe favorisent, dans les horizons supérieurs du sol, une diminution de la température, une réduction des nutriments, une hausse du niveau de la nappe phréatique et finalement un déclin de la productivité forestière. La paludification se divise en deux processus soit paludification primaire et secondaire. Ces deux processus peuvent coexister au sein d'un même peuplement forestier puis coalescer lorsque l'épaisseur de la tourbe augmente.

L'objectif de cette recherche est, dans un premier temps, d'évaluer l'importance relative des facteurs autogènes (topographie et nature du substrat minéral) et allogènes (feu et climat) qui ont favorisé le processus initial de paludification, puis de déterminer comment ces facteurs ont influencé l'évolution temporelle et spatiale de l'entourbement. Le processus de paludification a été étudié au sein de trois différents contextes géomorphologiques de la pessière noire à mousses du Québec boréal en utilisant une approche paléoécologique. Deux sites sont localisés dans les basses-terres de l'Abitibi et de la baie James, dont l'un sur le till de Cochrane et le second sur l'argile du lac pro-glaciaire Ojibway. Le troisième est quant à lui situé sur des dépôts sablo-graveleux dans la région de la Côte-Nord.

L'approche méthodologique de la présente étude a permis l'acquisition de données le long de transects (un pour chacune des régions) dont la composition végétale de surface actuelle varie de la pessière noire à mousses à la tourbière forestière. Plusieurs carottes de tourbe basale (n=30) dont la longueur est inférieure à 50 cm ont été récoltées le long de ces transects. Les analyses macrofossiles (végétation et charbon) ont permis de reconstituer les successions végétales et l'histoire des feux pendant l'initiation du processus d'entourbement. Les relevés topographiques et les analyses granulométriques ont quant à eux fourni des informations sur le substrat minéral sous-jacent.

La comparaison des résultats obtenus le long des trois transects a tout d'abord permis d'associer l'évolution temporelle de la végétation aux deux processus de paludification (primaire et secondaire), puis d'évaluer l'importance relative des facteurs autogéniques et allogéniques dans le déclenchement du processus d'entourbement. Pour la paludification primaire, qui est caractérisée par une accumulation de tourbe directement sur le substrat minéral, la topographie locale est le principal facteur ayant favorisé l'entourbement suivi de la microtopographie. Dans les sites étudiés, les dépressions topographiques plus ou moins profondes ont permis le développement de tourbières minérotrophes rapidement après la déglaciation, et ce à partir de 8000 cal BP. La paludification secondaire a quant à elle été initiée entre 5100 et 2300 cal BP sous des conditions climatiques plus fraiches accompagnées d'épisodes de feux peu sévères et de l'expansion latérale de la tourbe dans les peuplements forestiers relativement bien drainés. Les facteurs allogènes (feu et climat) et la microtopographie ont favorisé l'entourbement des forêts par paludification secondaire. Au sein de la pessière noire à mousses du Québec, la paludification semble avoir atteint un stade avancé d'entourbement lorsqu'on considère l'importante superficie occupée par les tourbières dans le biome boréal. Ce phénomène a eu comme conséquence de modifier la composition du paysage forestier en réduisant notamment la présence de pin gris et de sapin baumier sur le territoire boréal.

Mots clés : Paludification; feu; tourbière forestière; succession végétale; macrofossiles végétaux; Holocène; anthracologie; basses-terres de l'Abitibi et de la Baie James; Côte-Nord; domaine bioclimatique de la pessière noire à mousses.

CHAPITRE I

INTRODUCTION ET CONTEXTE DE LA RECHERCHE

1.1 Contexte général

La forêt boréale constitue le plus grand biome terrestre. Au Québec, elle couvre une superficie de 550 000 km² (Forestier en chef, 2010). Cette zone bioclimatique régularise le climat, agit comme réservoir de diversité biologique, joue un rôle dans les cycles biogéochimiques tels que celui du carbone et du méthane, fournit des ressources renouvelables, des habitats pour la faune et la flore ainsi que plusieurs activités récréotouristiques et forestières (Gauthier *et al.*, 2015). La pessière noire à mousses, qui compose une partie de ce biome boréal, est dynamisée par les perturbations naturelles, dont les feux sont les plus importants (Payette, 1992). L'étude du domaine bioclimatique de la pessière noire à mousses demeure toujours pertinente de nos jours puisque son exploitation cherche de plus en plus à respecter son intégrité via l'aménagement écosystémique (Gauthier *et al.*, 2008). Cette pratique en évolution nécessite des connaissances sur la dynamique naturelle des forêts en lien avec les régimes de perturbations naturelles et les changements climatiques.

La préservation des milieux naturels tels que les tourbières forestières, dont l'importance a longtemps été sous-estimée, est un enjeu fondamental dans le cadre de l'aménagement forestier. Ces écosystèmes couvrent en effet de larges superficies au sein du biome boréal (Kurz *et al.*, 2013) et permettent d'emmagasiner l'eau, de fournir des habitats pour la faune et de séquestrer le carbone terrestre. Toutefois, les tourbières forestières sont caractérisées par une faible productivité ligneuse, ce qui représente un défi dans le domaine de l'aménagement forestier (Simard *et al.*, 2007). Afin d'être qualifié *forestière*, le milieu tourbeux doit être caractérisé par un recouvrement d'arbres (>4 mètres de hauteur) supérieur à 10% (Leboeuf et al., 2012).

La paludification, qui est l'un des deux modes de formation des tourbières, est responsable du développement de larges écosystèmes tourbeux dans les régions où dominent les substrats argileux, notamment dans le sud de la Finlande (Korhola, 1995), sur le territoire recouvert par le lac pro-glaciaire Agassiz (Heinselman, 1970; Siegel, 1983) ainsi que dans la ceinture d'argile du Québec et de l'Ontario (Taylor et al., 1987; Klinger et Short, 1996; Fenton et al., 2005; Simard et al., 2007). Les forêts paludifiées ont également été observées sur d'autres types de substrats postglaciaires dont les vastes deltas des régions maritimes de l'est du Canada (Payette et al., 2012; Magnan et Garneau, 2014; Schaffhauser et al., 2016) ainsi que sur le pergélisol de la région de l'ouest de la Sibérie (Glebov et Korzukhin, 1992; Sheng et al., 2004; Lapshina et Pologova, 2011), de l'ouest canadien continental (Bauer et al., 2003; Bauer et Vitt, 2011) et de l'Alaska (Heilman, 1966; Jones et Yu, 2010; Loisel et al., 2013). Toutefois les facteurs et les mécanismes responsables du déclenchement de la paludification demeurent peu documentés au niveau des peuplements (échelle locale) et des paysages (échelle régionale), principalement en raison du manque d'études paléoécologiques permettant de reconstruire les conditions initiales de l'entourbement au sein de différents contextes géomorphologiques.

1.2 Terminologie et processus de la paludification

La paludification est le mode de formation des tourbières le plus commun à l'échelle circumboréale (Sjörs, 1983; Payette, 2001; Charman, 2002; Ruppel *et al.*, 2013). Elle consiste en une accumulation progressive de matière organique faiblement décomposée sur un sol préalablement colonisé (secondaire) ou non (primaire) par une végétation forestière, et ce en absence d'une phase initiale aquatique (Payette, 2001). L'accumulation organique débute lorsque la production de

tourbe excède sa décomposition (Payette, 2001; Vitt, 2006). L'envahissement des sphaignes et l'accumulation importante de matière organique causent, dans les sols, une baisse des températures (van Cleve *et al.*, 1983), une diminution des nutriments disponibles (Prescott *et al.*, 2000) ainsi qu'une hausse des nappes phréatiques (Taylor *et al.*, 1987; Fenton et Bergeron, 2006; Magnan *et al.*, 2018), ce qui entraine un déclin de la productivité forestière (Simard *et al.*, 2007). À l'échelle du paysage, l'importance du processus de paludification peut également causer une diminution de la fréquence des feux (Cyr *et al.*, 2005) et une modification de la composition forestière dont une réduction de l'abondance du sapin baumier et du pin gris telle qu'observé à partir de *ca* 4000-3000 cal BP au Québec boréal (Ali *et al.*, 2008; Payette *et al.*, 2012; Messaoud *et al.*, 2014). Ces modifications au niveau du paysage sont dues aux conditions du sol qui deviennent plus humides. Il existe deux types de processus associés à la paludification, ceux-ci correspondent aux successions écologiques «primaire» et «secondaire» (Fig.1.1).

La paludification «primaire» correspond à l'accumulation de matière organique directement sur un substrat minéral et récemment exondé suite à la déglaciation ou à l'émersion post glaciaire du territoire (Larsen, 1982; Sjörs, 1983; Charman, 2002; Kuhry et Turunen, 2006; Rydin et Jeglum, 2006; Korhola *et al.*, 2010). Ce processus est caractérisé par une absence de phase forestière initiale en raison des conditions locales du sol minéral saturées en eau. Des études sur la ceinture d'argile de l'ouest du Québec ont introduit de nouveaux concepts permettant de mieux caractériser les processus de paludification en tenant compte de la dynamique et de la productivité forestière (Simard *et al.*, 2007). Dans le contexte des pratiques forestières au sein de la pessière de l'ouest, la paludification primaire, alors décrite comme «édaphique» est considérée irréversible puisque les conditions d'humidité élevées du sol impliquent l'établissement d'une végétation hygrophile et une accumulation progressive de la tourbe accompagnée d'une strate arborescente ouverte dominée par les épinettes noires (Laamrani *et al.*, 2014).

La paludification «secondaire» est quant à elle associée à l'accumulation et/ou l'expansion latérale des sphaignes dans un peuplement forestier relativement bien drainé (Heinselman, 1963; Charman, 2002). Ce processus se produit à un rythme variable en fonction de la topographie locale, du substrat minéral, des conditions hydrologiques, du climat et des feux (Mäkilä, 1997; Korhola, 1994; 1995; Korhola et al., 2010). L'accumulation importante de matière organique peut constituer à elle seule un moteur de la paludification (Viereck, 1970; Mäkilä et al., 2001). Fenton et Bergeron (2006) et Simard et al. (2009) ont précisé cette définition en introduisant le concept de paludification «successionnelle» et l'ont associée à la dynamique de succession forestière après feu dans la région de la ceinture d'argile. La paludification «successionnelle» est un processus réversible puisque la couche organique peut être entièrement éliminée lors d'un feu sévère, ce qui permet la régénération de peuplements forestiers sur sol minéral (Simard et al., 2007; Laamrani et al., 2014). Dans ce contexte, le feu peut retarder l'entourbement en maintenant des conditions défavorables à la croissance des sphaignes (Schaffauser et al., 2016). Inversement, lorsque le feu ne consume pas complètement la couche organique, la mortalité des arbres augmente la quantité de lumière au sol et favorise la hausse des nappes phréatiques. La réduction de l'évapotranspiration cause alors l'entourbement du milieu (Chambers, 1997; Fenton et al., 2005; Wieder et al., 2009, Schaffauser et al., 2016).



Figure 1.1 Schéma théorique des deux types de paludification

Les deux processus de paludification peuvent coexister au sein d'un même peuplement forestier (Simard *et al.*, 2007) puis coalescer lorsque l'épaisseur de la matière organique devient assez importante pour favoriser une expansion latérale des sphaignes (Fig.1.1) (Foster et Fritz, 1987; Lindsay *et al.*, 1988). Les processus de paludification sont donc influencés à la fois par des facteurs autogènes (topographie et nature du substrat minéral) et allogènes (feux et climat).

1.3 Influence des facteurs autogènes (topographie et nature du substrat minéral) sur le processus de paludification

1.3.1 Topographie

La topographie locale joue un rôle important sur l'amorce de l'entourbement par le maintien des nappes d'eau superficielles qui favorise une accumulation de matière organique supérieure à sa décomposition. Les terrains plats sont généralement associés à des conditions de mauvais drainage et à la formation de vastes complexes tourbeux (Gorham, 1991) tels que dans les basses-terres de l'Abitibi et de la baie James (Simard et al., 2009) ainsi que celles de la Sibérie occidentale (Glebov et Korzukhin, 1992; Sheng et al., 2004; Lapshina et Pologova, 2011). Dans certains contextes, la paludification peut aussi se produire sur des sites relativement en pente même si le drainage latéral est considéré plus important (Simard et al., 2009). À partir de la caractérisation topographique du substrat minéral, Laamrani et al. (2014) ont établi qu'une pente de 2% représentait le seuil supérieur pour une épaisseur importante de matière organique (MO > 60 cm) et qu'une pente de 3,5% pouvait séparer les sites paludifiés de ceux qui sont non paludifiés. L'entourbement initial des tourbières par paludification primaire débute généralement dans les dépressions locales du substrat minéral suivi d'une expansion latérale plus ou moins rapide (Korhola et al., 2010). L'expansion latérale est limitée par les marges des dépressions, ce qui suggère qu'une topographie accentuée peut restreindre spatialement l'expansion des tourbières (Korhola, 1994; Bauer et al., 2003). L'accumulation verticale de la tourbe dans les sections centrales doit être suffisamment importante pour permettre la hausse des nappes phréatiques et son expansion dans les milieux forestiers adjacents relativement bien drainés (Frenzel, 1983; Bauer et al., 2003).

Le long d'une toposéquence, les forêts situées dans les secteurs les plus élevés sont davantage sujettes au passage du feu en raison des meilleures conditions de drainage (Cyr *et al.*, 2007). La sévérité et la combustion en profondeur de la matière organique par le feu limitent l'accumulation de tourbe par le retour à un stade moins avancé de succession (Terrier *et al.*, 2014). Les sites peu paludifiés (MO < 40 cm) peuvent donc présenter des caractéristiques locales (e.g. meilleur drainage) qui favorisent un retour cyclique au premier stade de paludification secondaire soit l'établissement d'une forêt directement sur le sol minéral (Fig.1.1) (Lecomte *et al.*, 2006; Schaffhauser *et al.*, 2016).

La microtopographie peut également favoriser l'entourbement par son influence sur la disponibilité en eau pour la croissance des sphaignes (Tolonen, 1983;

Rydin, 1993; Lavoie *et al.*, 2007; Turetsky *et al.*, 2012). La microtopographie est représentée soit par le microrelief du substrat minéral (< 50 cm de hauteur; Lavoie *et al.*, 2007), soit par les buttes de sphaignes non brûlées (Jasieniuk et Johnson, 1982; Rydin, 1993) ou soit encore par le bois mort tels que des souches et des troncs d'arbres tombés au sol (Fenton *et al.*, 2007; Moroni *et al.*, 2015). Ces différentes conditions locales favorisent le maintien de microenvironnements mal drainés qui sont optimaux pour le développement des colonies de sphaignes forestières telle que *Sphagnum capillifolium* (Fenton *et al.*, 2007).

Des études ont également démontré l'établissement rapide des sphaignes après le passage d'un feu (entre 20 et 60 ans) particulièrement sur les buttes non brûlées où l'humidité est plus importante (Jasieniuk et Johnson, 1982; Clymo et Duckett, 1986; Benscoter et Vitt, 2008). L'étalement et la croissance des colonies de sphaignes héliophiles et/ou hydrophiles sont ensuite reliés à l'ouverture progressive du peuplement, permettant à la lumière et aux précipitations d'atteindre la strate muscinale (Fenton *et al.*, 2007).

1.3.2 La composition du substrat minéral et l'hydrologie

La capacité d'un sol minéral à drainer l'eau de surface est aussi liée à la texture du substrat minéral. Les sédiments fins qui composent le substrat de la ceinture d'argile des basses-terres de l'Abitibi et de la baie James ont joué un rôle important sur la formation et la répartition spatiale des tourbières, notamment sur le till de Cochrane dont le substrat compact a été remodelé par des réavancées glaciaires et où plus de la moitié des peuplements forestiers qui le colonisent sont paludifiés (Saucier *et al.*, 2009). De fait, la région des basses-terres de l'Abitibi et de la baie James comporte la deuxième plus grande concentration de tourbières sur la planète, derrière celles de la Sibérie occidentale (Gorham, 1991).

Les dépressions topographiques, variant de quelques centimètres dans le cas de la microtopographie jusqu'à quelques mètres pour la topographie locale, bénéficient d'un apport important en eaux souterraines puisque l'eau s'infiltre dans le substrat pour ensuite émerger à l'interface entre le minéral et l'organique (Tóth, 1963) (Fig.1.2). Les milieux se trouvant dans les dépressions profitent ainsi des apports en eau chargés de minéraux, favorisant alors le développement de tourbières minérotrophes riches (fens) à ces endroits (Larocque *et al.*, 2016). Lorsque l'accumulation verticale de la matière organique devient trop importante, la surface de la tourbière s'isole des échanges avec les eaux souterraines, ce qui diminue l'apport en éléments nutritifs et entraine l'acidification du milieu. Cette dynamique s'exprime par la transition d'un écosystème minérotrophe vers des conditions ombrotrophes (Halsey *et al.*, 2000) fréquemment observé en milieu boréal (Heinselman, 1970; Almquist-Jacobson et Foster, 1995; Mäkilä, 1997; MacDonald *et al.*, 2006; Korhola *et al.*, 2010).



Figure 1.2 Schéma théorique de l'écoulement de l'eau souterraine selon trois niveaux d'échelle (locale, intermédiaire et régionale) (USGS, n.d.).

1.4 Influence des facteurs allogènes (feu et climat) sur le processus de paludification

1.4.1 Feux

La sévérité et la fréquence des feux sont modulées par le climat et la disponibilité en combustibles ligneux (Bowman et al., 2009; Blarquez et al., 2015). Les feux peuvent survenir à tout moment dans le développement d'une tourbière, particulièrement dans les tourbières forestières (Simard et al., 2009). Les tourbières minérotrophes sont quant à elles beaucoup moins susceptibles aux passages des feux en raison du niveau élevé des nappes phréatiques et de la faible densité du couvert ligneux (Magnan et al., 2012). Dépendamment de leur sévérité, les feux favorisent un retour à un stade moins avancé de paludification par l'élimination partielle ou complète de la matière organique (Simard et al., 2009). La sévérité des feux peut s'exprimer par l'épaisseur de la matière organique résiduelle (ROM) (Nguyen-Xuan et al., 2000). Les feux sévères sont caractérisés par un horizon de charbon reposant directement sur le sol minéral, tandis que les feux moins sévères présentent un horizon carbonisé sur une couche plus ou moins épaisse de matière organique résiduelle. Cette épaisseur de matière organique résiduelle permet de diviser les peuplements forestiers sur tourbe issus de feux peu sévères (ROM > 5 cm) et ceux issus de feux sévères (ROM ≤ 5 cm) (Lecomte *et al.*, 2005). La combustion de l'humus dépend aussi de facteurs comme la teneur en eau et l'épaisseur de la matière organique (Miyanishi et Johnson, 2002; Kasischke et Johnstone, 2005; Terrier et al., 2014). La combustion de la tourbe est généralement limitée à des épaisseurs entre 10 et 15 cm avec des cas exceptionnels allant jusqu'à 20 cm (Dyrness et Norum, 1983; Zoltai et al., 1998).

Lorsque le feu ne consume pas toute la matière organique (i.e. feu peusévère), le processus qui s'ensuit est défini comme paludification secondaire (Tolonen, 1983; Fenton *et al.*, 2005; Simard *et al.*, 2007; 2009; Schaffhauser *et al.*, 2016). Le feu provoque la mortalité des arbres, ce qui accroit la pénétration de la lumière et favorise la hausse des nappes phréatiques en raison d'une diminution de l'évapotranspiration. Ces conditions favorisent l'établissement des sphaignes héliophiles et/ou hydrophiles (Chambers, 1997; Fenton *et al.*, 2005; Schaffhauser *et al.*, 2016). Dans le cas où un feu consume entièrement l'horizon organique, il se produit un retour à une succession végétale de premier stade avec l'établissement des mousses hypnacées (Lecomte *et al.*, 2005; Schaffauser *et al.*, 2016). Asselin *et al.* (2016) ont montré que l'augmentation de l'activité des feux au cours des 1 000 dernières années dans la forêt boréale de l'ouest du Québec aurait maintenu les peuplements forestiers aux premiers stades de succession, en plus de diminuer la présence du sapin baumier, une espèce de fin de succession (Ali *et al.*, 2008).

Les successions d'assemblages de bryophytes à la suite d'un feu ont été documentées dans plusieurs études. Une des principales mousses pionnières à coloniser les surfaces affectées par des feux sévères est Polytrichum spp. en raison de sa grande tolérance écologique, en particulier l'exposition à la lumière (Lewis *et al.*, 1928; Jasieniuk et Johnson, 1982; Viereck, 1983; Kuhry, 1994). Les espèces héliophiles, notamment les sphaignes, envahissent par la suite le milieu avant que la canopée ne se referme avec la croissance des arbres. Ces espèces laissent ensuite la place aux mousses forestières tolérantes à l'ombre telles que Pleurozium schreberi et les sphaignes Sphagnum capillifolium et S. russowii (Fenton et al., 2007; Wieder et al., 2009; Turetsky et al., 2012). Lors du vieillissement de la forêt, l'ouverture progressive du couvert forestier favorise ultérieurement une succession d'espèces de sphaignes associées aux tourbières ouvertes et aux conditions plus humides et lumineuses telles que Sphagnum magellanicum (Fenton et Bergeron, 2006). La physiologie particulière des sphaignes leur permet de s'établir rapidement après feu et de s'étendre au-dessus du couvert de mousses forestières. En effet, les sphaignes ont la capacité de se régénérer à partir de leurs parties enfouies dans la tourbe (Clymo et Duckett, 1986), possèdent un faible taux de décomposition (Lang et al., 2009; Fenton et al., 2010), forment des colonies denses (Foster, 1984; Fenton et al., 2007) et ont

11

une aptitude à maintenir le niveau d'eau élevé par capillarité (Clymo et Hayward, 1982; Bisbee et al., 2001).

1.4.2 Climat

La distribution des tourbières en régions boréale et subarctique est corrélée avec les gradients climatiques de température et de précipitation (Fig.1.3) (Vitt, 2006; Yu et al., 2009). La formation et le développement de ces tourbières nécessitent un climat froid et un haut niveau d'humidité favorisant une faible évapotranspiration. L'intervalle de températures moyennes annuelles se situe entre -12°C et 5°C et les précipitations moyennes annuelles entre 200 et 1 000 mm (Yu et al., 2009). Le large spectre de l'indice d'évapotranspiration en juxtaposition à la distribution géographique inégale des tourbières sur le territoire révèle que le climat n'est pas le seul facteur à favoriser la formation de ces écosystèmes. La saisonnalité du climat et les caractéristiques locales (topographie et nature du substrat minéral) jouent également un rôle important dans le développement des tourbières (Yu et al., 2009). L'expansion latérale des tourbières est quant à elle irrégulière sur le plan spatiotemporel en raison d'une combinaison de facteurs locaux et hydroclimatiques (Anderson et al., 2003; Bauer, 2003; Korhola et al., 2010). Le climat joue également un rôle sur le régime des feux de forêt (Carcaillet et al., 2001; Bowman et al., 2009) qui en retour influence l'accumulation de matière organique (voir la section sur les feux; 1.4.1).



Figure 1.3 Répartition des tourbières en fonction des températures et des précipitations annuelles. «Peatland climate space» selon Yu *et al.*, 2009.

Les reconstitutions paléoécologiques fournissent des informations importantes sur la chronologie de l'initiation et du développement des tourbières auxquelles des périodes climatiques favorables ou non à l'entourbement peuvent être identifiées. À partir d'importantes bases de données sur les dates basales de formation de tourbières, MacDonald *et al.* (2006) et Yu *et al.* (2010) ont reconstitué une importante période d'entourbement entre 12 000 et 8 000 cal BP à l'échelle circumarctique. Une autre étude a confirmé le développement des tourbières dans la ceinture d'argile des basses-terres de la baie James immédiatement après le drainage du lac pro-glaciaire Ojibway (Liu, 1990). L'émersion des terres combinée à l'Optimum Climatique Holocène (*ca* 9000-6000 cal BP) (Filion, 1987; Viau *et al.*, 2006) ont favorisé le développement d'un couvert forestier sporadique principalement composé de conifères (Carcaillet *et al.*, 2001). L'ouverture des forêts ainsi que les conditions climatiques plus chaudes et humides (Filion, 1987; Viau *et al.*, 2006) ont limité la fréquence et la sévérité des feux (Ali *et al.*, 2008; Asselin *et al.*, 2016). Cette période

est associée à un épisode de paludification primaire important dans l'hémisphère nord (Warner et al., 1991; Korhola et al., 2010).

La paludification secondaire aurait commencé entre 6000 et 4000 cal BP en Amérique du Nord et elle est associée à l'accélération de l'expansion des tourbières au détriment des forêts adjacentes par une augmentation de l'humidité atmosphérique relative (Halsey *et al.*, 1998; Yu *et al.*, 2009; Korhola *et al.*, 2010). Une faible fréquence des feux (Ali *et al.*, 2012) et une accumulation accrue du carbone dans les tourbières sont expliquées par des conditions climatiques relativement froides et humides à partir de 4200 cal BP (Walker *et al.*, 2012).

1.5 Originalité et objectifs de recherche

Les recherches forestières utilisent pour la plupart une approche méthodologique par chronoséquence pour documenter les successions forestières, c'est-à-dire qu'elles considèrent une suite de peuplements soumis à des conditions abiotiques propres à chacun des sites et placés en ordre chronologique sur l'axe du temps selon l'âge des peuplements (Walker, 2010; Leduc, 2013). Cette même approche a aussi été utilisée pour comprendre l'influence de la topographie et du feu sur le processus de paludification (Crawford *et al.*, 2003; Fenton *et al.*, 2005; Simard *et al.*, 2007; 2009; Lecomte *et al.*, 2005).

La présente étude s'inscrit dans la compréhension de la dynamique initiale du processus de paludification dans la pessière noire à mousses du Québec afin de bonifier les connaissances sur la dynamique naturelle de la forêt boréale. Afin de comprendre le processus initial de la paludification, nous avons considéré à la fois les dynamiques spatiales (toposéquence) et temporelles (chronoséquence) des sites étudiés (Lavoie *et al.*, 2005). Pour ce faire, nous avons utilisé une approche paléoécologique le long de transects topographiques pour reconstituer les conditions

initiales ayant favorisé le processus de paludification au cours de l'Holocène en tenant compte de la variabilité des facteurs autogènes dans les sites (Korhola, 1994; 1995; 1996; Schaffauser *et al.*, 2016). Pour atteindre ces objectifs, trois régions caractérisées par des contextes géomorphologiques différents ont été choisies. L'objectif principal de cette étude est donc de comprendre l'évolution spatiale et temporelle des communautés végétales au cours du processus initial de la paludification. Les objectifs secondaires consistent à évaluer l'importance relative des facteurs autogènes (topographie et type de minéral) et allogènes (feu et climat) sur la paludification puis de déterminer comment ces facteurs ont influencé l'évolution temporelle et spatiale de l'entourbement au sein de la pessière noire à mousses du Québec.

Le mémoire est composé d'une description des régions à l'étude (chapitre. II), suivi par la méthodologie utilisée (chapitre. III). Les résultats sont présentés à l'intérieur d'un article scientifique (chapitre IV) qui a été soumis puis accepté à la revue *Quaternary Research*. Enfin, une conclusion générale synthétise les principaux résultats et la discussion abordés dans ce mémoire.

CHAPITRE II

RÉGIONS À L'ÉTUDE

2.1 Contexte biophysique

Trois régions caractérisées par des contextes géomorphologiques distincts ont été choisies afin de documenter les facteurs responsables de l'initiation de l'entourbement par paludification. Ces trois régions font partie du domaine de la pessière noire à mousses du Québec qui elle-même est divisée en deux sous-domaines (la pessière de l'est et la pessière de l'ouest) (Saucier *et al.*, 2009) (Fig.2.1). Les paysages forestiers de la pessière noire à mousses sont relativement homogènes avec un couvert arborescent largement dominé par l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) BSP). La strate arbustive est dominée par des éricacées (*Rhododendron canadense* et *Kalmia angustifolia*) et la strate muscinale par les bryophytes *Pleurozium schreberi*, *Ptilium crista-castrensis* et *Sphagnum capillifolium*. Les conditions climatiques sont fraiches et humides avec une saison de croissance (> 0°C) qui atteint 110 à 120 jours annuellement (Agriculture et Agroalimentaire Canada, 2014). La principale perturbation naturelle de la pessière noire à mousses est le feu (Payette, 1992).





2.1.1 Contexte de la déglaciation au Québec

L'extension maximale de l'Inlandsis laurentidien a été atteinte lors de la période du Wisconsinien supérieur entre 19 et 22 ka cal BP. Elle a été suivie de la fonte graduelle des glaces puis du recul de la marge glaciaire vers le nord (Clark *et al.*, 2012). Pour la région des basses-terres de l'Abitibi et de la baie James au nord-ouest du Québec, le déplacement progressif de la marge de l'inlandsis a obstrué l'écoulement des eaux vers la baie d'Hudson et créé le lac pro-glaciaire Ojibway (9 500 cal BP) (Veillette, 1994). Ce lac pro-glaciaire, profond de 200 mètres par endroits a déposé de l'argile d'eau profonde au-dessus de la couche de till (Roy *et al.*, 2011). La vidange catastrophique du lac Ojibway dans la baie d'Hudson s'est

produite vers 8 200 cal BP alors qu'il atteignait son extension maximale (Veillette, 1994; Roy *et al.*, 2011). Le retrait glaciaire de l'inlandsis s'est effectué de façon irrégulière ponctuée de trois récurrences importantes. Une centaine d'années avant la vidange du lac Ojibway, les épisodes de Cochrane I, de Rupert et Cochrane II ont remodelé le territoire en de longues formes ondulées dans le substrat argileux (Fig.2.2) (Roy *et al.* 2011). Ces ré-avancées glaciaires ont déposé des fragments de roches carbonatées provenant de la baie James et de la baie d'Hudson. Ces dépôts compacts ont été désignés sous le nom de till de Cochrane (Roy *et al.*, 2011).



Figure 2.2 L'extension maximale des ré-avancées glaciaires et les deux sites se situant dans les basses-terres de l'Abitibi et de la baie James (modifié de Roy *et al.*, 2015).

Pour ce qui est de la région de la Côte-Nord dans l'est du Québec, la marge glaciaire s'est retirée vers 8 000 ans cal BP, déposant du till sur les parties hautes et des sédiments fluvio-glaciaires dans les vallées (Vincent, 1989). L'histoire de la

déglaciation de l'intérieur des terres de la Côte-Nord est à ce jour moins bien documentée que celle des basses-terres de l'Abitibi et de la baie James.

2.1.2 Région des basses-terres de l'Abitibi et de la baie James

Les sites Lili et Villebois sont localisés dans la région des basses-terres de l'Abitibi et de la baie James à proximité du village de Val-Paradis (Fig.2.1). Le climat est continental humide (Peel et al., 2007) avec une température moyenne annuelle de 0,1°C et des précipitations annuelles de 910 mm dont 688 mm tombent sous forme de pluie (Station de Val-Saint-Gilles: Environnement Canada, 2015). Le premier site (Lili) est situé sur la ceinture d'argile (Fig.2.2; Fig.2.3). Cette région est caractérisée par un relief généralement plat à ondulé (pente < 3%), avec un substrat argileux mis en place par le lac pro-glaciaire Ojibway (Simard et al., 2009). Le couvert végétal est principalement dominé par l'épinette noire accompagnée de pin gris (Pinus banksiana Lamb.) et de mousses forestières (Pleurozium schreberi, Ptilium cristacastrensis et Sphagnum capillifolium). Dans les terrains ondulés, le peuplier fauxtremble (Populus tremuloides Michx.) domine les peuplements mixtes avec l'épinette noire et le pin gris. Au niveau du sous-bois, les éricacées et les sphaignes dominent les secteurs plus humides. L'intervalle de feu dans ces forêts était de 135 ans entre 1850 et 1920 et depuis il a augmenté jusqu'à ca 400 ans (1920-aujourd'hui) (Bergeron et al. 2004).

Le second site (Villebois) est également situé sur la ceinture d'argile et, contrairement au site Lili, est localisé sur une partie du territoire recouverte par le till de Cochrane composé d'argile et de graviers compacts mis en place lors des réavancées glaciaires au cours de l'épisode du lac Ojibway (Fig.2.2; Fig.2.3) (Roy *et al.*, 2011). La région du site de Villebois est caractérisée par un relief très plat avec de grandes superficies recouvertes de tourbières ouvertes ou forestières. Le couvert végétal est largement dominé par l'épinette noire et les bryophytes de tourbières. Le pin gris est moins fréquent et généralement limité aux secteurs sableux bien drainés. L'intervalle de feu pour la région du till de Cochrane est très long (> 450 ans) en raison des grandes superficies de tourbières qui restreignent spatialement les feux de forêt à cause de leur sol plus humide (Cyr *et al.*, 2005).



Figure 2.3 Carte des dépôts de surface de la région de Val-Paradis avec les deux sites d'étude localisés dans les basses-terres de l'Abitibi et de la baie James (modifié de GRES-UQAT, 2013).

2.1.3 Région de la Côte-Nord

Le troisième site (Gaillard) est situé dans la région de la Côte-Nord (MRC Manicouagan) à la transition entre la pessière noire à mousses de l'est et de l'ouest, à proximité du lac Gaillard entre le réservoir Manic 5 et la ville de Baie-Comeau (Fig.2.1; Fig.2.4). La région est caractérisée par un relief de collines associé au substrat précambrien de la Province géologique du Grenville et recouverte de dépôts glaciaires et fluvio-glaciaires sablo-graveleux mis en place lors du retrait de

l'Inlandsis laurentidien (Vincent, 1989). Le relief est plus accentué que dans les basses-terres de l'Abitibi et de la baie James (pente > 3%). La température moyenne annuelle est de 1,6°C et les précipitations totales sont de 870 mm dont 600 mm tombent sous forme de pluie (Station de Labrieville : Environnement Canada, 2015). Le couvert végétal est principalement composé d'épinette noire, de sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.) et de pin gris qui atteint la limite est de sa distribution, accompagné d'éricacées et de mousses forestières. L'intervalle de feux dans ces forêts est de 270 ans (entre 1800-2000) (Bouchard *et al.* 2008).



Figure 2.4 Carte des dépôts de surface de la région des Laurentides centrales avec la localisation du site Gaillard (modifié de MDDELCC, n.d.).
CHAPITRE III

MÉTHODOLOGIE

3.1 Sélection des sites à l'étude

Les profils de tourbe récoltés le long des transects topographiques ont permis d'acquérir des données sur les changements temporels de la végétation tout en tenant compte de la variabilité des conditions autogènes. Trois profils topographiques le long de transects variant entre 80 et 300 mètres ont été échantillonnés dont un à chaque site (Transects Lili, Villebois et Gaillard respectivement). Les sites ont d'abord été localisés à l'aide de cartes écoforestières du Ministère de la Faune et des Parcs du Québec (MFFP, n.d.), puis leurs choix validés sur le terrain. Les campagnes de terrain ont été effectuées au cours des étés 2015 et 2016.

3.2 Échantillonnage des carottes de tourbe

Au total, 30 carottes de tourbe d'une épaisseur variant entre huit et 50 cm ont été échantillonnées au contact avec la surface minérale à intervalle de 20, 25 ou 50 mètres dépendamment des sites (cinq à 15 carottes par transect). Deux modèles de carottiers ont été utilisés afin de récolter la tourbe. Le carottier Box (10 cm de diamètre et 120 cm de longueur; Jeglum *et al.*, 1992) a servi exclusivement à l'échantillonnage de surface (< 50 cm de profondeur) puisqu'il est plus difficile à manipuler, mais récolte davantage de sédiments. Le petit carottier Russe modifié (4,5 cm de diamètre et 50 cm de longueur; Jowsey, 1966) a quant à lui été utilisé pour récolter les sédiments se trouvant plus en profondeur (> 50 cm de profondeur) en raison de sa forme profilée qui facilite l'échantillonnage. À l'aide du carottier Russe modifié, 12 carottes (deux à sept carottes par transect) de tourbe dont l'épaisseur de matière organique était supérieure à 50 cm ont été récoltées. Puis, 18 autres profils (trois à 12 profils par transect) ont été récoltés avec un carottier Box sur des sites où l'épaisseur de la tourbe était inférieure à 50 cm. Lors du carottage, un minimum de cinq centimètres du substrat minéral a été inclus dans les séquences afin de pouvoir caractériser la composition granulométrique. Sur le terrain, les carottes ont été enveloppées dans du papier cellophane, recouvertes de papier d'aluminium puis ont été transportées dans des tubes de PVC jusqu'au laboratoire. Une fois en laboratoire, les carottes ont été entreposées à une température de 4°C jusqu'à leur analyse.

3.3 Acquisition des données topographiques

3.3.1 Mesures d'altitude de surface

Avec l'aide d'un altimètre de haute précision (ZIP LEVEL pro 2000), les altitudes de la surface du couvert muscinal ont été mesurées le long des transects. La prise de données a été effectuée à intervalle de cinq mètres le long de chaque transect et a permis de définir la variation altitudinale relative de la surface par rapport à un point initial zéro et avec un niveau de précision de plus ou moins deux centimètres.

3.3.2 Mesures de l'épaisseur de la matière organique

L'épaisseur de la matière organique accumulée au-dessus de la surface minérale a été mesurée à l'aide d'une sonde Oakfield aux mêmes endroits que les altitudes de surface (intervalles de cinq mètres) afin d'obtenir l'épaisseur réelle du dépôt organique en tenant compte de la variabilité topographique le long des transects.

3.3.3 Mesures de la profondeur de la nappe phréatique

Les mesures de profondeur de nappe phréatique ont été effectuées à partir de pédons d'environ 50 cm de profondeur qui ont été creusés dans la tourbe à intervalles de 25 mètres le long des trois transects. Les mesures ont été effectuées minimalement 24 heures suivant le creusement afin de permettre à la nappe phréatique de se stabiliser. Les valeurs obtenues témoignent du niveau relatif de la nappe par rapport à la surface à cette date.

3.4 Relevés de végétation

À chaque site de carottage, des relevés de végétation des strates arborescente et arbustive ont été effectués sur des surfaces de 10 m². À chaque extrémité du quadrat, des relevés de végétation de la strate herbacée et muscinale ont été réalisés sur des surfaces de 1 m² (entre 16 et 32 relevés par transect pour un total de 44). De plus, la mesure en continu des diamètres à hauteur de poitrine (DHP) de tous les arbres de plus de 1 cm de diamètre a été réalisée à l'aide d'un compas forestier sur une surface de quatre mètres de largeur le long des transects.

3.5 Description des sites à l'étude

3.5.1 Site du transect Lili (49°17'21'' N : 79°36'91'' O)

Le transect Lili se situe dans la région des argiles du lac Ojibway dans les basses-terres de l'Abitibi et de la baie James. Il couvre une distance de 300 mètres suivant une direction nord-ouest/ sud-est depuis un peuplement d'épinette noire et de pin gris équien jusqu'à la berge d'un lac colonisée par une tourbière ouverte composée d'épinette noire et de mélèze (*Larix laricina* (DuRoi) K. Koch) avec des

sphaignes héliophytes et des éricacées (Fig.3.1 A). L'épaisseur de matière organique le long de ce transect varie entre 25 et 460 cm. Trois carottes de tourbe ont été récoltées à l'aide du petit carottier Russe à 50 mètres d'intervalle entre 150 et 250 mètres le long du transect. De plus, 12 profils ont été récoltés avec le carottier Box à l'extrémité sud-est du transect où le groupement forestier équien date du dernier feu de 1910 (cartes écoforestières du Ministère de la Forêt, de la Faune et des Parcs du Québec (MFFP, n.d.)) et où l'épaisseur de la couche organique est inférieure à 30 cm. Ces profils ont été prélevés aléatoirement dans une placette d'environ 100 m² afin de documenter les successions récentes des trois principaux types bryophytes sur le site (*Sphagnum russowii, Sphagnum capillifolium* et *Pleurozium schreberi*).

3.5.2 Site du transect Villebois (49°42'09'' N: 79°00'03'' O)

Le site du transect de Villebois se trouve sur les dépôts du till de Cochrane également situé dans les basses-terres de l'Abitibi et de la baie James. Il couvre une distance de 175 mètres suivant une direction nord-sud depuis un peuplement d'épinette noire jusqu'à une tourbière ouverte composée d'épinette noire, d'éricacées et de sphaignes (Fig.3.1 B). L'épaisseur de matière organique le long du transect varie entre 25 et 140 cm et sept carottes de tourbe ont été récoltées à 25 mètres d'intervalle à l'aide du petit carottier Russe. De plus, trois profils ont été échantillonnés avec un carottier Box à l'extrémité sud du transect où l'épaisseur de matière organique était inférieure à 40 cm et où le peuplement forestier mature date d'un feu de 1760. Ces profils ont été récoltés aléatoirement dans une placette d'environ 20 m². Le long du transect, la végétation varie d'un peuplement d'épinette noire avec des bryophytes tolérantes à l'ombre (ex. Sphagnum wulfianum) à l'extrémité sud vers une tourbière forestière (75 m) puis à une tourbière forestière avec quelques épinettes noires accompagnées de sphaignes et d'éricacées à l'extrémité nord. Le site de Villebois a fait l'objet d'études antérieures par Lecomte et al. (2005) et Simard et al. (2007, 2009).

3.5.3 Site du transect Gaillard (50°11'32'' N : 68°80'83'' O)

Le site du transect Gaillard est localisé sur le territoire de la Côte-Nord (MRC Manicouagan). Le transect couvre une distance de 80 mètres suivant une direction sud-est/nord-ouest depuis un peuplement équien d'épinettes noires et quelques pins gris datant du feu de 1910 jusqu'à une tourbière ombrotrophe ouverte (Fig.3.1 C). L'épaisseur de matière organique le long du transect varie entre 30 et 345 cm et deux profils de tourbe ont été récoltés à 20 mètres d'intervalle à l'aide du petit carottier Russe. De plus, trois autres profils ont été récoltés avec le carottier Box à l'extrémité nord-ouest du transect dans une placette de > 10 m² où l'épaisseur de matière organique était inférieure à 40 cm.



Figure 3.1 Localisation des carottes récoltées le long des trois transects.

3.6 Analyses en laboratoire

Une fois en laboratoire, les carottes ont été sous-échantillonnées en tranches de 1 cm d'épaisseur puis déposées dans des sachets de plastique hermétiques.

3.6.1 Densité et teneur en matière organique de la tourbe

Les carottes ont été soumises à la méthode de perte au feu afin de déterminer la densité ainsi que la teneur en matière organique et en minéral à la base des profils (modifié de Dean, 1974). Des échantillons de 1 cm³ ont été prélevés à tous les centimètres pour chacune des carottes. Afin d'obtenir la densité sèche (g/cm³), le poids des échantillons frais a été divisé avec celui obtenu après les avoir séchés à 105°C pendant 12 heures. Pour ce qui est de la teneur en matière organique (g/cm³), chaque échantillon a été brûlé pendant trois heures et demie à 550°C, puis le poids perdu par cette ignition (poids sec moins celui du poids après ignition) a été divisé par le volume frais. Les résultats ont ensuite été présentés sous forme de diagrammes en utilisant le logiciel C2 (Juggins, 2014).

3.6.2 Analyses macrofossiles

La reconstitution des successions végétales a été effectuée à partir de l'analyse macrofossile. Des échantillons de 4 cm³ ont été traités et analysés à intervalle de deux ou quatre cm suivant le protocole de Mauquoy *et al.*, (2010). Les échantillons ont été déposés dans une solution de KOH dilué à 5% puis portés à ébullition afin d'extraire les pièces macrofossiles de leur matrice organique. Le matériel a ensuite été tamisé avec un tamis de 212 μ m. Les échantillons ont été déposés dans un pétri transparent et identifiées à l'aide d'une loupe stéréoscopique à un grossissement allant de 10x à 40x. La composition de la tourbe a été estimée visuellement par le pourcentage moyen de chaque catégorie de végétaux (sphaigne, mousse non-sphaignes, cyperacées, bois aérien, racines, feuilles d'éricacées, fragments d'*Equisetum* spp. et

lichen) par rapport au volume total de l'échantillon. Les pièces végétales telles que les aiguilles d'épinette, sclérotes de *Cenoccocum* sp., les graines de *Carex* spp. et les fragments de charbons ont été dénombrées. Les mousses ont été identifiées à l'espèce, au genre ou jusqu'à la section dans le cas des sphaignes (ex. *Acutifolia, Cuspidata, Sphagnum*) à l'aide d'un microscope optique (grossissement de 40x à 100x). Les documents de référence utilisés pour l'identification des macrorestes végétaux sont Lévesque *et al.*, (1998) et Laine *et al.*, (2011) ainsi que la collection de référence du Laboratoire de paléoécologie continentale du Geotop à l'UQAM (Garneau, 1995). La taxonomie des plantes vasculaires provient de Marie-Victorin *et al.* (1995) et celle des bryophytes de Faubert (2013). Les diagrammes macrofossiles ont été réalisés à l'aide du logiciel C2 (Juggins, 2014).

3.6.3 Dénombrement des charbons de bois

Pour chaque carotte de tourbe récoltée, les charbons de bois ont été dénombrés à partir d'une analyse systématique à intervalle de chaque centimètre le long des profils puis l'ensemble des horizons carbonisés et leur profondeur ont été recensés. Des échantillons de 1 cm³ ont été prélevés, bouillis pendant 10 minutes dans une solution de KOH dilué à 10%, puis tamisés avec un tamis de 0,5 mm. Les charbons ont été dénombrés en deux classes de taille : 0,5 mm à 2 mm et > 2 mm. Les aiguilles carbonisées ont également été dénombrées. Les résultats ont été intégrés aux diagrammes de macrorestes végétaux. Certains horizons carbonisés qui ne se situaient pas au contact entre le minéral et l'organique ont été datés au ¹⁴C afin de connaître la période de temps écoulée entre le début de l'entourbement et le premier feu.

3.6.4 Analyses anthracologiques

L'analyse anthracologique permet d'identifier les espèces végétales présentes avant le passage du feu (Thinon, 1978; 1992) et de bonifier l'analyse des macrorestes végétaux au niveau des horizons carbonisés. Les analyses anthracologiques ont été effectuées au Laboratoire de l'Institut des Sciences de l'Évolution de Montpellier (ISEM) à l'Université de Montpellier (France) à l'automne 2016. L'anatomie du bois a été observée à l'aide d'un microscope optique et à fond noir avec un grossissement de 40x à 100x. L'identification taxonomique des fragments a été comparée à des échantillons modernes de la collection de référence du laboratoire de l'ISEM ainsi que des atlas sur l'anatomie du bois (Schweingruber, 1990). Les charbons contenus dans le premier horizon carbonisé à partir du contact minéral ont été sélectionnés. Lorsque c'était possible, 100 charbons ont été identifiés pour un même niveau, sinon la totalité était analysée. Puisqu'il est difficile de différencier le genre *Picea* spp. du genre *Larix* spp. à l'aide des critères taxonomiques (Talon, 1997), ceux-ci ont été regroupés sous le genre *Picea/Larix*.

3.6.5 Granulométrie

Pour chacune des carottes de tourbe, sauf celles échantillonnées directement à partir du substrat rocheux (seulement sur la Côte-Nord), un minimum de cinq centimètres de sédiment minéral a aussi été récolté. L'analyse granulométrique des sédiments minéraux a été réalisée à partir d'un granulomètre au laser (ANALYSETTE 22 NanoTec) au Laboratoire du milieu naturel au département de géographie de l'UQAM à l'automne 2016. La taille des grains, variant de 0,01 à 2100 µm, a été calculée par la méthode *Wet dispersion*. Une petite quantité de sédiments est plongée dans l'eau à l'intérieur d'un réceptacle puis, pour une durée de deux minutes, des ultrasons de 90 Watts sont propulsés afin de permettre la dissolution des agglomérats avant que les tailles de 100 grains soient obtenues. Les mesures ont été répliquées deux à trois fois pour chaque échantillon et la valeur moyenne a été retenue. Le type de minéral a été déterminé suivant la classification du USDA (United States Department of Agriculture, n.d.).

3.6.6 Datations au radiocarbone et par dendrochronologie

Les bases des profils de tourbe ont été datées par la méthode de spectrométrie de masse par accélérateur (SMA (¹⁴C)). Les échantillons ont d'abord été préparés au Laboratoire de radiochronologie du Centre d'études nordiques de l'Université Laval puis envoyés à Keck-Carbon Cycle AMS Laboratory (Université de la Californie, Irvine). Les résultats obtenus ont été calibrés à partir de la courbe de calibration IntCal13 (Reimer *et al.*, 2013) à l'aide du programme CALIB (version 7.1) (Stuiver *et al.*, 2017). Quatorze datations ont été obtenues à partir de pièces végétales (tiges de sphaignes et aiguilles de conifères) prélevées directement au-dessus de l'horizon minéral ou carbonisé afin de connaître la date du début de l'entourbement. Six autres dates ont été réalisées à partir de charbons de bois se trouvant dans la tourbe. Toutes les dates sont exprimées en année calendaire avant le présent (BP : avant AD 1950) sauf celles du dernier feu qui sont présentées en années calendaires (AD).

L'âge du dernier feu a été évalué par dendrochronologie sur les sites les mieux drainés à l'extrémité de chacune des toposéquences (Lac0m, F.0m et Ben0m). Des rondelles d'arbres ont été récoltées le plus près possible du collet. Au laboratoire de dendrochronologie de la direction de la recherche forestière du Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, les rondelles ont été sablées et poncées, puis les anneaux de croissance ont été dénombrés. Cinq arbres ont été analysés par site et le plus âgé a été retenu pour confirmer l'année du dernier feu.

CHAPITRE IV

ARTICLE: SPATIO-TEMPORAL EVOLUTION OF PALUDIFICATION ASSOCIATED WITH AUTOGENIC AND ALLOGENIC FACTORS IN THE BLACK SPRUCE-MOSS BOREAL FOREST OF QUEBEC, CANADA.

Ce chapitre a été rédigé sous la forme d'un article scientifique qui présente les résultats paléoécologique, topographique et granulométrique obtenus au sein de trois transects situés dans des régions géomorphologiques distinctes de la pessière noire à mousses. La comparaison des transects a tout d'abord permis d'associer les assemblages de végétation avec les deux processus de paludification soit primaire et secondaire, puis d'évaluer l'importance relative des facteurs autogéniques (topographie et nature du substrat minéral) et allogéniques (climat et feu) dans le déclenchement du processus de paludification. L'article a été soumis à la revue *Quaternary Research* le 10 janvier 2018. Il a ensuite été accepté suite à sa révision le 16 août 2018 (doi: 10.1017/qua.2018.101). Éloïse Le Stum-Boivin a rédigé l'ensemble du manuscrit et Gabriel Magnan, Michelle Garneau, Nicole J. Fenton, Pierre Grondin et Yves Bergeron ont apporté commentaires et corrections sur les versions préliminaires.

Titre: Spatiotemporal evolution of paludification associated with autogenic and allogenic factors in the black spruce-mosses boreal forest of Québec, Canada.

Auteurs : Éloïse Le Stum-Boivin, Gabriel Magnan, Michelle Garneau, Nicole J. Fenton, Pierre Grondin et Yves Bergeron.

Résumé: Paludification is the most common process of peatland formation in boreal regions. In this study, we investigated the autogenic (e.g. topography) and allogenic (fire and climate) factors triggering paludification in different geomorphological contexts (glacio-lacustrine silty-clayey and fluvio-glacial deposits) within the Quebec black spruce-moss boreal forest. Paleoecological analyses were conducted along three toposequences varying from a forest on mineral soil to forested and semi-open peatlands. Plant macrofossil and charcoal analyses were performed on basal peat sections (\leq 50 cm) and thick forest humus (<40 cm) to reconstruct local vegetation dynamics and fire history involved in the paludification process. Results show that primary paludification started in small topographic depressions after land emergence *ca* 8000 cal yr BP within rich fens. Lateral peatland expansion and secondary paludification into adjacent forests occurred between *ca* 5100 and 2300 cal yr BP and resulted from low-severity fires during a climatic deterioration. Fires that reduced or eliminated entirely the organic layer promoted the establishment of *Sphagnum* in micro-depressions. Paludification resulted in the decline of some coniferous species such as *Abies balsamea* and *Pinus banksiana*. The paleoecological approach along toposequences allowed to understand the spatiotemporal dynamics of paludification and its impacts on the vegetation dynamics over the Holocene.

Keywords: Paludification; fire; forested peatlands; vegetation succession; plant macrofossils; Holocene; anthracology; Québec Clay Belt; St. Lawrence North-Shore region; black spruce-moss forest

4.1. Introduction

The relatively cold and humid climatic conditions in the northern boreal domain are favourable to organic matter accumulation over mineral soil (paludification), particularly in flat and poorly drained environments (Payette, 2001; Charman, 2002; Korhola et al., 2010). Paludification is responsible for the development of vast peatland ecosystems on clayey substrates in regions such as southern Finland (Korhola, 1995), proglacial Lake Agassiz basin (Heinselman, 1970; Siegel, 1983) and the Clay Belt and James Bay area in Quebec and Ontario (Taylor et al., 1987; Klinger and Short, 1996; Fenton et al., 2005; Simard et al., 2007). Paludification has also been documented on other glacial and fluvio-glacial deposits

in maritime regions of eastern Canada (Payette et al., 2012; Magnan and Garneau, 2014; Schaffhauser et al., 2016), in continental western Canada (Bauer et al., 2003; Bauer and Vitt, 2011), in Alaska (Heilman, 1966; Jones and Yu, 2010; Loisel et al., 2013) and in boreal western Siberia (Glebov and Korzukhin, 1992; Sheng et al., 2004; Lapshina and Pologova, 2011).

Paludification is the most common process of peatland formation in boreal regions (Sjörs, 1983; Payette, 2001; Charman, 2002; Ruppel et al., 2013), characterized by a progressive accumulation of thick organic layers (> 40 cm) on mineral substrates, without an initial aquatic phase (Payette, 2001). The paleoecological conditions associated with the onset of peat accumulation from paludification have not been sufficiently documented at the stand scale in the boreal biome of northeastern North America. Paludification is influenced by a combination of autogenic (topography and mineral substrate) and allogenic (fire and climate) factors. The invasion of sphagna and the accumulation of a thick organic layer lead to a lowering in soil temperatures (van Cleve et al., 1983), a decrease in soil nutrient availability (Prescott et al., 2000), a rise in water table (Taylor et al., 1987; Fenton and Bergeron, 2006; Magnan et al., 2018) and a decline in forest productivity (Simard et al., 2007). At the landscape scale, the paludification process and subsequent widespread peatland formation can also cause a reduction of fire recurrence (Cyr et al., 2005) and modify forest vegetation composition, particularly a decrease in the abundance of balsam fir (Ali et al., 2008; Messaoud et al., 2014) and jack pine (Payette et al., 2012).

Two main processes of paludification have been documented in boreal regions. The first one described as primary paludification (Sjörs, 1983; Payette, 2001; Charman, 2002; Rydin and Jeglum, 2006; Korhola et al., 2010) refers to an accumulation of peat directly on mineral substrates following land emergence and without an initial forest phase. Primary paludification is the equivalent of "primary mire formation" described in northern Europe (Ruppel et al., 2013) and to "edaphic

paludification" reported in studies in the Clay Belt and James Bay lowlands (Fenton et al., 2005; Simard et al., 2007; Laamrani et al., 2014). In the present study, the term paludification is used as opposed to terrestrialization, which means that no infilling of aquatic ecosystems is involved. The second process, called secondary paludification corresponds to the accumulation and/or lateral expansion of peat in well-drained forest stands (Heinselman, 1963; Payette, 2001; Charman, 2002), also described as "successional paludification" in the Clay Belt (Fenton and Bergeron, 2006; Simard et al., 2009; Laamrani et al., 2014). This mechanism requires specific humid climate conditions that promote Sphagnum invasion (Korhola, 1995). Secondary paludification is considered reversible because forest stands can regenerate on mineral substrates when the organic layer is eliminated by high-severity fires (Simard et al., 2007; Laamrani et al., 2014). Severe fires can delay paludification by promoting the regeneration of dense forest stands on mineral soil creating conditions unfavourable for Sphagnum growth (Schaffhauser et al., 2016). When the organic layer is nearly entirely burned, successional paludification often begins with the colonisation of post-fire mosses such as *Polytrichum* spp. (Jasieniuk and Johnson, 1980; Viereck, 1983). Heliophyte mosses particularly Sphagnum spp. then establish on moist surfaces before the forest canopy begins to close (Benscoter and Vitt, 2008; Wieder et al., 2009). These bryophyte communities are followed by feather mosses like Pleurozium schreberi and shade-tolerant Sphagnum spp. such as Sphagnum capillifolium and S. russowii (Fenton et al., 2007; Turetsky et al., 2012). Low decomposition rates, rapid growth and high-density colonies of Sphagnum spp. promote their spreading above the feather mosses carpet (Foster, 1984; Lang et al., 2009; Fenton et al., 2007; 2010). Within ageing forests, the progressive accumulation of organic layer induces an opening of the canopy and the establishment of peatland species associated with wet and bright conditions such as Sphagnum magellanicum (Fenton and Bergeron, 2006). However, fires that do not completely burn the organic layer and cause tree mortality increase available light on the ground surface, promoting the growth of shade intolerant *Sphagnum* spp. and a high water table due

to reduced evapotranspiration (Chambers, 1997; Fenton et al., 2005; Wieder et al., 2009; Schaffhauser et al., 2016).

In the Clay Belt, the two paludification processes can coexist within the same forest stand (Simard et al., 2007) as paludified environments coalesce when peat thickness increases (Foster and Fritz, 1987; Lindsay et al., 1988). Based on the knowledge of these two successional processes, our study aims at understanding the spatial and temporal dynamics of paludification in distinct geomorphological contexts in the Quebec black spruce-moss domain using a paleoecological approach. The comparison of paludification dynamics along three toposequences contributes to a better understanding of initial vegetation successions in order to discriminate the factors affecting peat initiation. More specifically, the objectives of this study were to 1) evaluate the relative importance of autogenic (topography and mineral substrate) and allogenic (fire and climate) factors triggering paludification processes and 2) determine how these factors influence temporal and spatial paludification dynamics within the black spruce-moss domain.

4.2 Methods

4.2.1 Study regions and sites

Basal peat cores (first 50 cm accumulated over the mineral substrate) were collected along three topographic sequences (transects) each located within distinct geomorphological contexts within the black spruce-moss bioclimatic domain (Fig. 4.1 A). Two sites were chosen in the western boreal forest of Quebec, respectively on the Cochrane till (Villebois) and on clayey substrate of Lake Ojibway (Lili) and a third one in eastern boreal Québec (Gaillard). The choice of these three sites was made to improve understanding of the factors that have affected peat initiation through time within the black spruce-moss bioclimatic domain. The two transects Lili

and Villebois are located in the western part of the black spruce-moss domain, near the village of Val-Paradis. The climate is humid continental (Peel et al., 2007) with a mean annual temperature of 0.1°C and a mean annual precipitation of 910 mm (closest meteorological station Val-Saint-Gilles: Environment Canada, 2016).

The Lili site (49°17'21'' N: 79°36'91'' W) located in the Clay Belt, just south of the James Bay Lowlands (Fig. 4.1 B), is characterized by a flat to undulated topography (slope < 3%) with a clayey substrate from proglacial lake Ojibway ca 8200 cal yr BP (Roy et al., 2011). The regional upland forest vegetation is dominated by black spruce (*Picea mariana* (Mill.) Britton, Sterns & Poggenb.) and jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.) with mosses such as *Pleurozium schreberi* (Willd. Ex Brid.) Mitt., *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not. and *Sphagnum capillifolium* (Ehrh.) Hedw.) in the understory. Trembling aspen (*Populus tremuloides* Michx.) forest with *Alnus crispa* (Aiton) Pursh and *Alnus rugosa* (DuRoi) Spreng. are also well represented (Asselin et al. 2016). Fire interval was 135 years between AD 1850 and 1920 and since, has increased to ca 400 years (Bergeron et al., 2004).

The Villebois site (49°42'09'' N: 79°00'03'' W) is located 40 km northeast of the Lili site on the flat-lying terrain corresponding to the Cochrane till (Fig. 4.1B) composed of clayey and compact fine-grained sediments resulting from a late glacial ice readvance into Lake Ojibway ca 8200 cal yr BP (Roy et al., 2011). This region presents a flat topography and is covered by extensive peatlands. The vegetation cover of forested peatlands is largely dominated by *Picea mariana* and *Sphagnum* communities. Jack pine is less common and limited on sandy soils (Jules et al., 2018). Fire interval for this region is very long (> 450 years), in part due to the large expanses of peatlands limiting fire ignition and propagation (Cyr et al., 2005).

The Gaillard site (50°11'32'' N: 68°80'83'' W) is located in the St-Lawrence North Shore region (Fig. 4.1A) characterized by Precambrian rocks from the Grenville Province covered by glacial and fluvio-glacial sandy deposits originating from the Laurentian Ice sheet retreat (Vincent, 1989). Slopes are more accentuated (slope > 3%) than in the western Clay Belt region. The mean annual temperature is 1.6 °C and the mean annual precipitation is 870 mm (meteorological station Labrieville: Environment Canada, 2016). The study site is located at the transition among the eastern (maritime) and western (continental) black spruce-moss sub-domains (Saucier et al., 2009), near lac Gaillard between the city of Baie-Comeau and the Manic 5 hydropower dam (Fig. 4.1A). The regional vegetation is mainly composed of black spruce and balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.) Jack pine sporadically found on sandy terraces is at its eastern limit of distribution (Grondin et al., 2007). Regional fire interval has been estimated at 270 years between AD 1800-2000 (Bouchard et al., 2008).

4.2.2 Field measurements and samples processing

The three topographic sequences were documented along transects of different lengths: Lili: L.0m-L.300m, Villebois V.0m-V.175m and Gaillard G.0m-G.80m. For each of these transects, mineral topography underneath the peat deposit and peat thickness were obtained at five-meter intervals by measuring relative surface altitudes with a ZIP LEVEL pro 2000 altimeter and manual probing using an Oakfield soil sampler. Water table depths were also measured along the transects at 25-meter intervals from soil profiles dug 24 hours before measurements to allow the water table level to stabilize.

Along each transect, basal peat sections were sampled and included at least five centimeters of the underlying mineral sediment. A total of 12 basal peat sections of 50-cm long were retrieved and analyzed at intervals of 20, 25 or 50 meters along the transect using a 50 cm-long small Russian corer (4.5-cm diameter; modified from Jowsey, 1966). Also, 18 thick forest humus profiles (<40 cm) were extracted in the weakly paludified even-aged forest stand with a Box corer (10-cm diameter and 120-cm long; Jeglum et al., 1992). The Lili transect covered a distance of 300 meters and

three peat basal sections of 50 cm were collected at 50 m intervals between 150 and 250 m (respectively cores L.150m, L.200m and L.250m). In addition, in the evenaged black spruce and jack pine forest at L.0m, 12 forest humus profiles < 30 cm were retrieved randomly in a 50 m² quadrat in order to characterize the most recent post-fire bryophyte succession. Villebois transect covered a distance of 175 meters and seven 50 cm peat basal sections were collected every 25 meters along this transect. In addition, three forest humus profiles were sampled randomly in a 20 m² quadrat from the AD 1760 post-fire forest (V.0m). Gaillard transect covered a distance of 80 meters and two peat basal sections were extracted at 40 and 60 meters. In addition, three forest humus profiles were collected randomly in a 10 m² quadrat in the even-aged black spruce and sparse jack pine forest (G.0m) originating from the most recent fire.

In order to characterize the composition of the present-day vegetation along the three transects, surface vegetation inventories were made at each sampling site within 100 m² plots. Diameter at breast height of trees > 1 cm was also systematically measured in continuous 20 m² plots (4x5 m) along the transects.

4.2.3 Laboratory analysis

4.2.3.1 Macrofossil analysis

In the laboratory, peat basal sections were cut into 1-cm thick slices. Subsamples of 1 cm³ were used to quantify the organic matter content and to identify the transition between the mineral and the organic layers using loss-on-ignition (LOI) at 550° C during 3.5 hours (modified from Dean, 1974). Past vegetation successional sequences were reconstructed using detailed plant macrofossil analyses (2 or 4 cm intervals; 4 cm³ peat samples) following the protocol of Mauquoy et al. (2010). Samples were slightly heated in a 5% KOH solution to extract macrofossils from the organic matrix and then rinsed with distilled water through a 212 μ m sieve. Sieved material was placed on a gridded petri dish and analyzed under a stereomicroscope (magnification: 10 to 40×). Relative abundance of each main peat type (*Sphagnum* spp., non-*Sphagnum* mosses, lichens, Cyperaceae, ligneous fragments, roots, angiosperm leaves and *Equisetum* stems) was estimated visually as percent volume of the total sample. Macrofossil remains (conifer needles, seeds, *Cenococcum sclerotia*, charcoal fragments) were counted. Moss leaves were identified to species or genus level or to the section level for *Sphagnum* spp. (*Acutifolia, Cuspidata* and *Sphagnum*) using a light microscope (magnification: 40 to 100×). References used for plant identification were Lévesque et al. (1998) and Laine et al. (2011), as well as the plant macrofossil reference collection at the laboratory of continental paleoecology at Geotop-UQAM (Garneau, 1995). Taxonomy for vascular plants follows Brouillet et al., 2010 and bryophyte taxonomy is based on Faubert (2013). Macrofossil diagrams were generated with C2 software version 1.7.6 (Juggins, 2014) (Fig. S4.1 to S4.3).

4.2.3.2 Charcoal analyses

Charcoals were identified botanically, the depth of the charred layer was evaluated and the fire event was dated. Charcoal fragments were firstly extracted from 1 cm³ sub-samples previously heated in a 10% KOH solution and rinsed through a 0.5 mm sieve with distilled water. Charcoal fragments were counted in two size fractions (0.5-2 mm and >2 mm) at contiguous 1-cm intervals for each core. The thickness of the residual organic layer underneath the charred horizon was measured in order to determine if the fire events had consumed it partially or completely. The fire severity was determined by evaluating the thickness of the residual organic matter after a fire (Nguyen-Xuan et al., 2000). High severity fires are characterized by a charcoal layer located directly on the mineral substrate or fewer than 5 cm-thick residual organic layer, whereas low severity fires produce a charcoal layer on a variable thickness of residual organic matter (Lecomte et al., 2006). Charcoal fragments in the first charred horizon above the mineral sediment were identified to the species level when possible (Thinon, 1978; 1992). If charcoals were too abundant,

a maximum of 100 fragments were retained. Botanical identification of these charcoal fragments was based on charred modern wood species reference collection from the Institut des Sciences de l'Évolution de Montpellier (ISEM; Université de Montpellier) and the wood anatomy atlas of Schweingruber (1990). Wood anatomy was observed under a light microscope (magnification: 40 to 100 x). Botanical criteria do not easily differentiate Picea spp. from Larix spp. (Talon, 1997), consequently these two genus were grouped.

4.2.3.3 Granulometry analyses

Granulometry analyses of basal mineral sediments were realized by Laser Particle Sizer (ANALYSETTE 22 NanoTec) at the department of geography, Université du Québec à Montréal. Grain size was measured following the Wet dispersion method (ultrasonic of 90 Watts) on 100 grains varying from 0.01 to 2100 µm in size. For each sample, measurements were replicated three times (Table S4.2). Each mineral soil under the basal peat section was analysed to evaluate the soil texture and identify the dominant mineral substrate composition along the three toposequences.

4.2.3.4 Chronologies

A total of 20 radiocarbon dates (14C) were obtained from selected terrestrial plant macrofossils (Sphagnum spp. stems, ericaceous leaves, Carex spp. seeds and conifer needles) extracted directly at the organic/mineral contact or charcoal fragments contained in the first charred layer. Samples were prepared at the Radiochronology Laboratory of the Centre d'études nordiques (Université Laval, Québec) and sent for Accelerator Mass Spectrometry (AMS) radiocarbon dating at Keck-Carbon Cycle AMS Laboratory (University of California at Irvine, USA). Results were calibrated using calibration data set IntCal13 calibration curve (Reimer et al., 2013) implemented in CALIB software version 7.1 (Stuiver et al., 2017). All dates are expressed in calendar years before present (BP: before AD 1950) except for the most recent dates that are presented in years AD (Anno Domini).

The age of the most recent fire was evaluated from the forest currently undergoing paludification (respectively profiles L.0m, V.0m and G.0m) using dendrochronological analysis. Cross sections of tree trunks were cut at the root collar and growth rings were counted in the Laboratoire de dendrochronologie de la direction de la recherche forestière du Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs (MFFP). Five trees per site were analyzed and the oldest age obtained was attributed to the last fire.

4.5 Results

4.5.1 Characteristics of the three toposequences

Lili (0m – 300m) is dominated by silty clay substrate, slight slopes (1 to 2%) (Table 4.1; Table S4.1; Table S4.2; Fig. 4.2) and organic layer thickness varying between 30 and 460 cm. Surface vegetation at the end (0m) of the transect is characterized by an even-aged black spruce and jack pine forest where trees are relatively tall (ca 15 meters). Around 100m along the transect, topography seems to promote the presence of *Alnus rugosa* and balsam fir. From 200m, the forested peatland gives way to an open black spruce peatland with heliophyte *Sphagnum* species (ex. *Sphagnum magellanicum*) and ericaceous shrub species (mainly *Rhododendron canadense*).

Villebois (0m - 175m) is underlain by silty clay substrate and a flat topography (slope < 1%) (Table 4.1; Table S4.1; Table S4.2; Fig. 4.2) with an organic layer thickness ranging from 25 to 185 cm. Surface vegetation varies from an even-aged black spruce forest with shade-tolerant bryophytes (ex. Sphagnum

wulfianum) (0m) to a forested peatland (75m) and an semi-open forested peatland with ericaceous shrubs at its northern extremity (175m).

Gaillard (0m - 80m) located in the St-Lawrence North Shore region is characterized by sandy silt deposits on average slopes of 5 to 9% (Table 4.1; Table S4.1; Table S4.2; Fig. 4.2) with peat thickness varying from 40 to 300 cm. The central part (60m) of the peatland is an open bog with small black spruces (*ca* 8 cm diameter) and tamaracks with heliophyte *Sphagnum* species (ex. *Sphagnum magellanicum*).

The granulometric analyses on the basal sediments show that the soil texture does not vary significantly along each toposequences (Table S4.2).

4.5.2 Vegetation dynamics related to the paludification process

The plant macrofossils and the basal radiocarbon ages allow to distinguish the timing of peat inception and the type of paludification processes (primary or secondary) along the three toposequences (Fig. 4.2). In Lili and Gaillard, characterized by a deeper topographic depression, initial rich fen environments were dominated by *Larix laricina* (Lili), *Picea mariana*, brown mosses (*Aulacomnium palustre*, *Calliergon* spp., *Drepanocladus* spp. and *Paludella squarrosa*) and Cyperaceae (Fig. 4.2; Table 4.3). Peat initiation started around 8090 (Gaillard) and 7600 (Lili) cal yr BP without a forest phase (Table 4.3; Fig. 4.2) on soil textures composed of silty clay (Lili, Villebois) and sand (Gaillard) (Table S4.2). The age of paludification for these rich fens are the oldest obtained in the two sites and corresponds to primary paludification. Slightly higher on Lili toposequence (L.200m) the initial vegetation assemblage mainly composed of *Picea mariana*, *Larix laricina*, *Tomentypnum nitens* and *Sphagnum* sect. *Acutifolia* also corresponds to primary paludification but with a higher abundance of ligneous plants. At Villebois, we observed the same overall vegetation dynamics influenced by topography and

drainage from wet treeless minerotrophic fens (8000 cal yr BP) to dry forested plant communities. At this site, the influence of small-scale (<50 cm: horizontal and vertical) mineral microtopographic depressions on the initial ecological conditions is detected. The macrofossil data show an alternation of wet rich fens and drier microhabitats dominated by ligneous remains and mosses (Fig. 4.2) and a time intervals of approximately 200-400 years between the initiation of these two microhabitats (Table 4.3).

Higher on the three toposequences, peat initiation started between 5160 and 2300 cal yr BP (Table 4.2; Fig. 4.2) with initial vegetation mainly composed of Picea mariana, *Abies balsamea* (L.150m), Ericaceae, Cyperaceae and some bryophytes (*Polytrichum*, S. sect. *Acutifolia* and *Pleurozium schreberi*) (Table 4.3). These sections were paludified through secondary process following fire. In the relatively well-drained forests of the three sites (L.0m, V.0m and G.0m), peat started to accumulate following the last fire (between AD 1760 and 1910) that consumed entirely the organic layer (Fig. 4.2 and Table 4.3). These three forest stands are at an early stage of secondary paludification with an organic horizon thickness < 40 cm.

The recent bryophyte successions associated with the secondary paludification process following the last fire that consumed entirely the organic horizons are shown in Figure 3. These data thus represent a modern analogue of the former vegetation successions at an early stage of forest paludification. The replication of 12 short profiles at L.0m allowed to validate the succession representativeness for each dominant bryophyte species at the surface. Macrofossil analyses show that when sphagna were the first to establish after fire, they remained dominant until today. *Sphagnum* spp. increased after fire, while the abundance of forest mosses remained low except for cores P1 to P4, which record a high abundance of feather mosses, an absence of *Sphagnum* spp. resulting in a thin organic layer accumulation (Fig. 4.3). In Villebois, the most recent secondary paludification process started by a high abundance of *Sphagnum* spp., however P1 shows a shift from *Sphagnum* spp. to

forest mosses. At Gaillard, *Sphagnum* spp. abundance varies further during vegetation succession. For example, at C2 and P1 the forest mosses, which were abundant after fire, were successively replaced by *Sphagnum* spp. (Fig. 3).

In most of the charred horizons found at the bottom of all the peat profiles, charcoals were mainly found between 5 and 30 cm above the mineral substrate (Table 4.4) except for the even-aged forests (L.0m, V.0m and G.0m) where charred layers have been found directly at the mineral contact. The identified charcoal fragments mostly correspond to *Picea mariana/Larix laricina* species with some Ericaceae in the Villebois transect. Charcoal of *Pinus banksiana* have been found at L.0m, V.25m, V.50m, V.75m and G.0m (Table 4.4).

4.5.3 Vegetation dynamics after fire

Some of the peat profiles associated with primary paludification also comprised a charcoal layer within the first 50 cm of peat analysed (between 5 and 30 cm above the mineral substrate) (Fig. 4.2). Following fire, vegetation composition did not show much change (L.200m and V.50m) except an increase in *Sphagnum* at V.100m and V.150m and a decline in black spruce and tamarack at V.150m (Table 4.3; Fig. S4.1 to S4.3).

All sites corresponding to secondary paludification have fire horizons in the first 50 cm of the basal peat sections (Fig. 4.2). These fires have induced significant changes in the vegetation assemblages (Table 4.3). Above the higher charred layers, corresponding to the last fire event on the basal peat section, macrofossil data show an increase in *Sphagnum* spp. (*S.* sect. *Acutifolia*, *Sphagnum* and *Cuspidata*) (L.150m, V.25m, V.75m, G.40m), brown mosses (*Meesia triquetra*) and tamarack (L.150m), in addition to a diminution of Cyperaceae (G.40m) and black spruce (V.25m, V.75m and G.40m) (Table 4.3). The relative abundance of *Sphagnum* spp. before and after fire increases from 6% (L.200m) to 45% (G.40m). In contrast,

V.50m and V.100m show a decline in the *Sphagnum* abundance of 2% and 13% respectively (Fig. 4.4), because *Sphagnum* spp. were already abundant before fire in these sites located in small-scale wetter depressions.

4.6 Discussion

4.6.1 Influence of autogenic factors (topography and mineral substrate) on vegetation dynamics

The generally flat topography and dominance of fine-textured clayey substrate played a significant role on the widespread development of peatlands in the James Bay Lowlands and Clay Belt throughout the Holocene. Peatlands currently cover vast expanses, particularly in the Cochrane till section of the Clay Belt characterized by very poor drainage and where most forest stands are now influenced by secondary paludification dynamics (Saucier et al., 2009). Our study also showed that the process of forest paludification also occurred in stands from the eastern black spruce-moss bioclimatic domain on fluvio-glacial sandy deposits. The mineral substrate texture was not the main factor controlling primary and secondary paludification processes at the scale of the studied transects (Fig. 4.5) as the granulometric data showed little variations in soil texture along each toposequence (Table S4.2). Peat initiation through primary paludification was primarily controlled by local topography (Fig. 4.5). Topographic depressions, even shallow (depth ca < 50 cm to 2 meters) and with slight slopes, allowed the establishment of minerotrophic plant communities following glacier retreat in the North Shore ca 8000 cal yr BP (Vincent, 1989) or drainage of the basin of Lake Ojibway ca 8200 cal yr BP in western Québec (Roy et al., 2011). In the three studied sites, the initial rich fen stage was rapidly followed by vertical peat accumulation and lateral expansion into the adjacent forests. Furthermore, microtopographic fine-scale depressions (ca < 50 cm) at the Villebois

site induced wet conditions in reducing lateral drainage (Tolonen, 1983; Rydin, 1993; Lavoie et al., 2007; Turetsky et al., 2012) thus favouring a rapid accumulation of hygrophilous bryophytes as observed in the rich fen environments (*Calliergon* spp. and *Drepanocladus* spp.) (Table 4.3, Fig. 4.2).

From ca 5100-4000 cal yr BP (Fig. 4.2), lateral peatland expansion took place in adjacent forests (secondary paludification). Microtopography seems to have been an important autogenic factor triggering peat accumulation in the three sites (Fig. 4.5). Wet conditions in mineral micro-depressions promoted the establishment of *Sphagnum* spp. into former forest communities as recorded at V.0m, V.50m and V.75m. The establishment of Sphagnum in these poorly-drained microtopographic depressions was followed by an expansion of *Sphagnum* (Table 4.3) into the entire forest stand through secondary paludification (Fenton et al., 2007).

4.6.2 Influence of allogenic factors (climate and fire) on vegetation dynamics

In the boreal domain, climate throughout the Holocene seems to have been always favorable for peat accumulation by paludification (Korhola et al., 2010). Our data show that primary paludification began soon after land emergence ca 8000 and 7500 cal yr BP for the three sites (Table 4.1; Fig. 4.2) as observed in many other northern regions (Liu, 1990; MacDonald et al., 2006; Yu et al., 2009; Korhola et al., 2009 and Ruppel et al., 2013). The relatively warm and moist climate around 8000-6000 cal yr BP (Filion, 1987; Viau et al., 2006; Ali et al., 2008), was favorable to peat accumulation (Korhola, 1994; 1996, Mäkilä, 1997; Anderson et al., 2003; Turunen and Turunen, 2003; Bauer et al., 2003; Ruppel et al., 2013) but the primary paludification process in the studied sites was primarily triggered by local topographic depressions and fine mineral substrate following land emergence.

Since ca 4200 cal yr BP, a transition towards cooler and wetter climatic conditions over the Northern Hemisphere (Walker et al., 2012) has favoured peatland

expansion into well-drained forest stands (Halsey et al., 1998; Yu et al., 2009; Korhola et al., 2010). The regional climatic change increased the rates of peat accumulation and reduced the fire frequency (Ali et al., 2012) which has likely triggered paludification in forests on higher ground ca 5100 to 2300 cal yr BP in our studied sites (Table 4.2; Fig. 4.5).

The initial fens developed from primary paludification have evolved independently of fire (Fig. 4.5) owing to high water tables and low fuel loads in these peatlands ecosystems (Magnan et al., 2012). An open forest canopy and humid local conditions reduced fire severity and frequency as suggested by the quasi absence of charcoal fragments at the base of our peat profiles (Table 4.4).

Fires cause a setback of paludification by removing partially or completely the soil organic layers (Fig. 4.2) (Lecomte et al., 2005; 2006; Simard et al., 2007; 2009; Terrier et al., 2014). Profiles at Villebois have multiple charred layers until the top of the peat basal section (Table 4.3), suggesting that many fires occurred since peat inception, as observed in other peat deposits of the same region by Ali et al. (2008) and Asselin et al. (2016). Our data also show that with a residual organic layer (ca 5 to 30 cm) fire triggered peat accumulation by favoring *Sphagnum* spp. establishment (Fig. 4.4 and 4.5). Tree mortality caused by fire or other disturbances facilitates light penetration on the ground surface and raises water tables as a result of lower evapotranspiration (Fenton and Bergeron, 2011; Schaffhauser et al., 2016), thus creating favourable conditions for *Sphagnum* growth and peat accumulation (Fenton et al., 2005; 2006; 2007; Simard et al., 2007; Magnan et al., 2018).

In the case of fires that entirely burned the organic layer to the mineral soil such as in the even-aged forests along the three studied transects (L.0m, V.0m and G.0m), the early bryophyte successions are dominated by *Sphagnum* spp. instead of feather mosses in 11 of the 18 thick forest humus (Fig. 4.3). This succession is less frequent at Gaillard site where feather mosses were the first to establish on the mineral soil (Fig. 4.3). Post-fire open canopy and poorly-drained microtopographic depressions have induced relatively wet conditions favourable for *Sphagnum* growth (*S. capillifolium* and *S. russowii*). This process was also mentioned for clayey substrate by Lavoie et al. (2005; 2007). Nevertheless, *Polytrichum* spp. was found directly on mineral in nine contemporary profiles (Table 4.3). This moss is a typical post-fire pioneer species in boreal peatlands and forests and has a wide habitat tolerance, particularly to light exposure (Black and Bliss, 1978; Jasieniuk and Johnson, 1980; Morneau and Payette, 1988). The physiology of *Sphagnum* spp. can also explain their rapid establishment after fire in different conditions due to their capacity to regenerate from buried peat layers (Clymo and Duckett, 1986), their low decomposition rate (Lang et al., 2009; Fenton et al., 2010) and their capacity to retain water by capillarity (Clymo and Hayward, 1982; Bisbee et al., 2001). Autogenic and allogenic factors inducing wet conditions promote *Sphagnum* establishment most of the time, suggesting the undeniable paludification trajectory of the boreal forest zone (Fenton et al., 2007).

Forests on low and slightly convex hilltops are more frequently impacted by high-severity fires given the better drainage on these sites (Cyr et al., 2007). Our data suggest that the organic layer accumulation at the high end of the three transects (L.0m, V.0m and G.0m) has constantly been setback by frequent fire events. In the better drained sites (L.0m, V.0m and G.0m) peat accumulation and lateral peatland expansion has likely been impeded by recurrent fires as suggested by Schaffhauser et al. (2016). We can argue that most of the favourable edaphic and topographic sites of the boreal zone have already been more or less paludified and that repeated fires have been a spatial limitation to paludification in the better drained sites (Cyr et al., 2007; Schaffhauser et al., 2016).

4.6.3 Change in forest vegetation caused by paludification expansion within landscapes

Paludification during the Holocene caused the decrease of some earlysuccessional (jack pine) and late-successional (balsam fir) species induced by the expansion of peatland ecosystems into moderately well-drained forests (Ali et al., 2008; Payette et al., 2012). The acceleration of peatland expansion and decrease in fire activity from the mid-Holocene onwards (Ali et al., 2012; Blarquez et al., 2015) disadvantaged jack pine germination and caused a contraction of its northern limit in northeastern Canada (Payette et al., 2012; Payette et al., 2017). This process was also observed at Villebois peatland where jack pine was present before forest paludification occurred around 2500 cal yr BP (Table 4.4) while this species is currently absent from this site and is uncommon on the Cochrane till today (Fréchette et al., in press.). The decline of balsam fir at the landscape scale (Jules et al., 2018) can be explained by the important organic layer accumulation (Gauthier et al., 2000) and the competitive advantage of black spruce (Messaoud et al., 2014). As balsam fir is associated with mesic areas, our results have shown that paludification of L.150m site has led to its migration 50 meters higher in the toposequence where soil conditions are drier (Fig. 4.2). At the landscape scale, balsam fir is now rare in the Cochrane till region and is mainly restricted to shores of lakes and rivers (Jules et al., 2018). Due to the vast expanses now covered by peatlands, these two species are restricted spatially suggesting that the paludification process played an important role on the forest composition within the black spruce-moss domain (Fréchette et al., in press.).

4.7 Conclusion

In this study, we have documented the spatial and temporal dynamics of paludification within different geomorphological contexts (topography and mineral substrate) to improve knowledge of the autogenic and allogenic factors controlling this process of peatland initiation throughout the Holocene. The original approach using paleoecological reconstructions along topographic sequences shows that peatlands within the three sites initiated through primary paludification in topographic depressions directly after land emergence from initially rich minerotrophic environments. Higher on the toposequences, peatlands formed through secondary paludification in former black spruce forests. Forest paludification was promoted by low-severity fire events and lateral expansion of neighbouring peatlands during the cooler late-Holocene climatic period. Fires that reduced or eliminated entirely the surface organic layer allowed Sphagnum establishment in microdepressions thus triggering secondary paludification. The weakly paludified sites are better drained uplands where the organic layers were periodically removed by fires, which restarted forest succession on mineral soil, hence delaying the lateral peatland expansion. The development of large expanses of peatlands in flat and undulated regions through paludification has had major impacts on the Holocene dynamics of boreal ecosystems. This study brings new knowledge that can help support ecosystem-based management in boreal black spruce forests considering that each paludification process requires particular silvicultural treatments (Simard et al., 2009). It is important to distinguish peatlands that are permanent features in the landscape where paludification is irreversible from other peatlands formed later during the Holocene within forests, where paludification can be reversed. The extent of these two types of paludification is difficult to determine in analyzing the presentday vegetation. We thus show that the paleoecological approach is essential to understand the spatial and temporal dynamics of paludification and its impacts on the vegetation dynamics.

4.8 Acknowledgments

Funding for this project was provided by Mitacs acceleration funding obtained by Professors Yves Bergeron (UQAT-UQAM) and Michelle Garneau (UQAM), Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs (MFFP) of Québec, forest industry sector (Barette-Chapais Ltée and Groupe Remabec) and Study Abroad Scholarships (UQAM). We thank Adam Ali and Sarah Ivorra from Institut des Sciences de l'Évolution de Montpellier (ISEM: University de Montpellier, France) for anthracological analysis training. Also Veronique Poirier (MFFP) for her help on toposequence design and Hans Asnong (UQAM) for assistance on granulometric instruments. We thank Danielle Charron from the Centre d'Étude de la Forêt (CEF) and Pierre Clouâtre (MFFP-Baie Comeau) for their logistic support during the field work. Thanks to Jacques Parent and Jean-Alain Lemieux for providing accommodation at lac Gaillard (North Shore). The paper benefited from discussions with Louis-Martin Pilote, Simon van Bellen, Marc-André Bourgault, Joannie Beaulne and Steve Pratte. We would like to thank Dale H. Vitt and an anonymous reviewer for providing constructive comments that improved the manuscript.

4.9 References

- Ali, A.A., Blarquez, O., Girardin, M.P., Hély, C., Tinquaut, F., El Guellab, A., Valsecchi, V., Terrier, A., Bremond, L., Genries, A. et al., 2012. Control of the multimillennial wildfire size in boreal North America by spring climatic conditions. Proceedings of the National Academy of Sciences 109 (51), 20966-20970.
- Ali, A.A., Asselin, H., Larouche, A.C., Bergeron, Y., Carcaillet, C. and Richard, P.J.H., 2008. Changes in fire regime explain the Holocene rise and fall of *Abies balsamea* in the coniferous forests of western Québec, Canada. The Holocene 18, 693-703.

- Anderson, R.L., Foster, D.R. and Motzkin, G., 2003. Integrating lateral expansion into models of peatland development in temperate New England. Journal of Ecology 91, 68-76.
- Asselin, M., Grondin, P., Lavoie, M. and Fréchette, B., 2016. Fires of the last millenium led to landscapes dominated by early successional species in Quebec's Clay belt boreal forest, Canada, Forests 7, 205.
- Bauer, I.E. and Vitt, D.H., 2011. Peatland dynamics in a complex landscape: Development of a fen-bog complex in the sporadic discontinuous permafrost zone of northern Alberta, Canada. Boreas 40, 714-726.
- Bauer, I.E., Gignac, L.D. and Vitt, D.H., 2003. Development of a lateral complex in boreal western Canada: lateral site expansion and local variability in vegetation succession and long-term peat accumulation. Canadian Journal of Botany 81, 833-847.
- Benscoter, B.W. and Vitt, D.H., 2008. Spatial patterns and temporal trajectories of the bog ground layer along a post-fire chronosequence. Ecosystems 11, 1054-1064.
- Bergeron, Y., Gauthier, S., Flannigan, M. and Kafka, V., 2004. Fire regimes at the transition between mixedwood and coniferous boreal; forest in northwestern Quebec. Ecological Society of America 85 (7), 1916-1932.
- Bisbee, K.E., Gower, S.T., Norman, J.M. and Nordheim, E.V., 2001. Environmental controls on ground cover species composition and productivity in a boreal black spruce forest. Oecologica 129, 261-270.
- Black, R.A. and Bliss, L.C., 1978. Recovery sequence of *Picea mariana-Vaccinium uliginosum* forests after fire near Inuvik, Northwest Territories, Canada. Canadian Journal of Botany 56, 2020-2030.
- Blarquez, O., Ali, A.A., Girardin, M.P., Grondin, P., Fréchette, B., Bergeron, Y. and Hély, C., 2015. Regional paleofire regimes affected by non-uniform climate, vegetation and human drivers. Scientific Reports 5, 13356.
- Bouchard, M., Pothier, D. and Gauthier, S., 2008. Fire return intervals and tree species succession in the North Shore region of eastern Quebec. Canadian Journal of Forest Research 38, 1621-1633.
- Bowman, D.M.J.S., Balch, J.K., Artaxo, P., Bond, W.J., Carlson, J.M., Cochrane, M.A., D'Antonio, C.M., DeFries, R.S., Doyle, J.E., Harrison, S.P., et al., 2009. Fire in the Earth system. Science 324, 481-484.

- Brouillet, L., Coursol, F., Meades, S.J., Favreau, M., Anions, M., Bélisle, P. and Desmet, P., 2010+. VASCAN, the Database of Vascular Plants of Canada. http://data.canadensys.net/vascan/search?lang=fr (consulted on 2018-07-21)
- Chambers, F. M., 1997. Bogs as treeless wastes: the myth and the implications for conservation. *In*: Parkyn, L., Stoneman, R.E. and Ingram, H.A.P. (Eds.) Conserving Peatlands. Wallingford: CAB international. pp. 168-175.
- Charman, D., 2002. Peatlands and environmental change. Wiley, West Sussex. P.301
- Clymo, R.S. and Duckett, J.G., 1986. Regeneration of *Sphagnum*. New phytologist 102, 589-614.
- Clymo, R.S. Hayward, P.M., 1982. The Ecology of *Sphagnum*. In: Smith, A. (Ed.) Bryophyte Ecology. Springer, Netherlands, pp.512.
- Cyr, D., Bergeron, Y., Gauthier, S. and Larouche, C., 2005. Are the old-growth forests of Clay Belt part of a fire-regulated mosaic? Canadian Journal of Forest Research 35, 65-73.
- Cyr, D., Gauthier, S. and Bergeron, Y., 2007. Scale-dependent determinants of heterogeneity in fire frequency in a coniferous boreal forest of eastern Canada. Landscape Ecology 22, 1325-1339.
- Dean, W.E.Jr., 1974. Determination of carbonate and organic matter in calcareous sediments and sedimentary rocks by loss on ignition: Comparison with other methods. Journal of sedimentology Petrology 44, 242-248.
- Environnement Canada, 2016. Climate normals for Canada, 1961-90. http://climate.weather.gc.ca/climate normals/.
- Faubert, J., 2013. Flore des bryophytes du Québec-Labrador. Vol.2: Mousses, première partie. Saint-Valérien, Québec, Société Québécoise de bryologie, pp.402
- Fenton, N.J. and Bergeron, Y., 2011. Dynamic old-growth forests? A case study of boreal black spruce forest bryophytes. Silva Fennica 45 (5), 983-994.
- Fenton, N.J., Bergeron, Y. and Paré, D., 2010. Decomposition rates of bryophytes in managed boreal forests: influence of bryophytes species and forest harvesting. Plant Soil 336, 499-508.
- Fenton, N.J., Béland, C., De Blois, S. and Bergeron, Y., 2007. Sphagnum establishment and expansion in black spruce (*Picea mariana*) boreal forests. Canadian Journal of Botany 85, 43-50.

- Fenton, N. J. and Bergeron, Y., 2006. Facilitative succession in a boreal bryophyte community driven by changes in available moisture and light. Journal of Vegetation Science 17, 65-76.
- Fenton, N.J., Lecomte, N., Légaré, S. and Bergeron, Y., 2005. Paludification in black spruce (*Picea mariana*) forest of eastern Canada: Potential factors and management implications. Forest Ecology and Management 213, 151-159.
- Filion, L., 1987. Holocene development of parabolic dunes in the central St-Lawrence Lowland, Québec. Quaternary Research 28, 196-209.
- Foster, D.R. and Fritz, S.C., 1987. Mire development, pool formation and landscape processes on patterned fens in Dalarna, central Sweden. Journal of Ecology 75, 409-437.
- Foster, D.R., 1984. The dynamics of *Sphagnum* in forest and peatland communities in southeastern Labrador, Canada. Arctic 37 (2), 133-140.
- Fréchette, B., Richard, P.J.H., Grondin, P., Lavoie, M. and Larouche, A.C., in press. Histoire postglaciaire de la végétation et du climat des pessières et des sapinières de l'ouest du Québec. Gouvernement du Québec, ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, Direction de la recherché forestière. Mémoire de recherche forestière n°179. pp. 140.
- Garneau, M., 1995. Collection de référence de graines et autres macrofossiles végétaux de taxons provenant du Québec méridional et boréal et de l'arctique canadien. Sainte-Foy : Geological Survey of Canada, Division de la science des terrains, 47 pp.
- Glebov, F.Z. and Korzukhin, M.D., 1992. Transitions between boreal forest and wetland. In: Shugart, H., Leemans, R., Bonan, G. (Eds.) A systems analysis of the global boreal forest. Cambridge Univ. Press, pp. 565.
- Grondin, P., Noël, J. and Hotte, D., 2007. Atlas des unités homogènes du Québec méridional selon la végétation et ses variables explicatives. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction de la recherche forestière, pp.138.
- Halsey, L.A., Vitt, D.H. and Gignac, L.D., 1998. *Sphagnum*-dominated peatlands in North America since the last glacial maximum: their occurrence and extent. American Bryological and Lichenological Society 103 (2), 334-352.
- Heilman, P.E., 1966. Change in distribution and availability of nitrogen with forest succession on North Slope in interior Alaska. Ecology 47(5), 825-831.

- Heinselman, M.L., 1963. Forest sites, bog processes, and peatland types in the Glacial Lake Agassiz region, Minnesota. Ecological Monographs 33 (4), 327-375.
- Heinselman, M.L., 1970. Landscape evolution, peatland types, and environment in the lake Agassiz Peatlands Natural Area, Minnesota. Ecological Monographs 40 (2), 235-261.
- Jasieniuk, M. A. and Johnson, E. A., 1980. Peatland vegetation organization and dynamics in the western subarctic, Northwest Territories, Canada. Canadian Journal of Botany 60, 2581-2593.
- Jeglum, J.K., Rothwell, R.L., Berry, G.L. and G.K.M. Smith., 1992. A peat sampler for rapid survey. Frontline, Note technique, Sault-Ste-Marie (Ontario): Service Canadien des Forêts.
- Jones, M.C. and Yu, Z., 2010. Rapid deglacial and early Holocene expansion of peatlands in Alaska. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 16, 7347-7352.
- Jowsey, P.C., 1966. An improved peat sampler. New Phytologist 65 (2), 245-248.
- Juggins, S., 2014. C2 Version 1.7.7. Newcastle upon Tyne, UK, University of Newcastle.
- Jules, A. N., Asselin, H., Bergeron, Y., & Ali, A. A. 2018 Are marginal balsam fir and eastern white cedar stands relics from once more extensive populations in north-eastern North America?. The Holocene, 0959683618782601.
- Klinger, L.F. and Short, S.K., 1996. Succession in the Hudson Bay Lowland, Northern Ontario, Canada. Arctic and Alpine Research 28 (2), 172-183.
- Korhola, A., Ruppel, M., Seppa, H., Väliranta, M., Virtanen, T. and Weckström, 2010. The importance of northern peatland expansion to the late-Holocene rise of atmospheric methane. Quaternary Science Reviews 29 (5-6), 661-617.
- Korhola, A.A., 1996. Initiation of a sloping mire complex in southwestern Finland: autogenic versus allogenic controls. Ecoscience 3, 216-222.
- Korhola, A., 1995. Holocene climatic variations in southern Finland reconstructed from peat-initiation data. The Holocene 5, 43-58.
- Korhola, A.A., 1994. Radiocarbon evidence for rates of lateral expansion in raised mires in southern Finland. Quaternary Research 42, 299-307.

- Korhola, A., 1992. Mire induction, ecosystem dynamics and lateral extension on raised bogs in the southern coastal area of Finland. Fennia 170, 25-94.
- Laamrani, A., Valeria, O., Fenton, N., Bergeron, Y. and 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.
- Laine, J., Harju, P., Timonen, T., Laine, A., Tuittila, E.-S., Minkkinen, K. and Vasander, H., 2011. The intricate beauty of *Sphagnum* mosses: a Finnish guide to identification. University of Helsinki.
- Lang, S., Cornelissen, J. H. C., Klahn, T., van Logtestijn, R.S.P., Broekman, R., Schweikert, W. and 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, 886-900.
- Lapshina, E.D. and Pologova, N.N., 2011. Spatial dynamics of peat growth and carbon accumulation in *Sphagnum* bogs (boreal West Siberia). *In*: Vomperskiy, S.E. (Ed.), West Siberian peatlands and carbon cycle: past and present. Novosibirsk, pp.96-98.
- Lavoie, M., Harper, K., Paré, D. and 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, 211-220.
- Lavoie, M., Paré, D., Fenton, N., Groot, A. and Taylor, K.C., 2005. Paludification and management of forested peatlands in Canada: a literature review. Environmental Reviews 13: 21-50.
- Lecomte, N., Simard, M., Fenton, N. and Bergeron, Y., 2006. Fire severity and longterm ecosystem biomass dynamics in coniferous boreal forests of eastern Canada. Ecosystems 9, 1215-1230.
- Lévesque, P.E.M., Dinel, H. and Larouche, A., 1998. Guide to the identification of plant macrofossils in Canadian peatlands. Land Resource Research Centre, Ottawa, 76 p.
- Lindsay, R.A., Charman, D.J., Everingham, F. et al., 1988. The flow country- The peatlands of Caithness and Sutherland. *In*: Ratcliffe D.A. and Oswald P.H. (Eds.), pp.9-32.
- Liu, K.-B., 1990. Holocene paleoecology of boreal forest and Great Lakes-St. Lawrence forest in Northern Ontario. Ecological Monograph 60 (2), 179-212.
- Loisel, J., Yu, Z., Parsekian, A., Nolan, J. and Slater, L., 2013. Quantifying landscape morphology influence on peatland lateral expansion using ground-penetrating

radar (GPR) and peat core analysis. Journal of Geophysical Research: Biogeosciences 118 (2), 373-384.

- MacDonald, G.M., Beilman, D.W., Kremennetski, K.V., Sheng, Y., Smith, L.C. and Velichko, A.A., 2006. Rapid early development of circumarctic peatlands and atmospheric CH4 and CO2 variations. Science 314, 285.
- Magnan, G., Le Stum-Boivin, E., Garneau, M. and Grondin, P., 2018. Holocene vegetation and hydrological dynamics in two forested peatlands of the Clay Belt region in eastern Canada using a paleoecological approach. Boreas doi: 10.1111/bor.12345.
- Magnan, G. and Garneau, M., 2014. Evaluating long-term regional climate variability in the maritime region of the St. Lawrence North Shore (eastern Canada) using a multi-site comparison of peat-based paleohydrological records. Journal of Quaternary Science 29 (3), 209-220.
- Magnan, G., Lavoie, M. and Payette, S., 2012. Impact of fire on long-term vegetation dynamics of ombrotrophic peatlands in northwestern Québec, Canada. Quaternary Research 77, 110-121.
- Mäkilä, M., 1997. Holocene lateral expansion, peat growth and carbon accumulation on Haukkasuo, a raised bog in southeastern Finland. Boreas 26, 1-14.
- Mauquoy, D., Hughes, P.D.M. and van Geel, B., 2010. A protocol for plant macrofossil analysis of peat deposits. Mires and Peat 7, 1-5.
- Messaoud, Y., Asselin, H., Bergeron, Y. and Grondin, P., 2014. Competitive advantage of black spruce over basalm fir in coniferous boreal forests of eastern North America revealed by site index. Society of American Foresters 60(1), 57-62.
- Morneau, C. and Payette, S., 1989. Postfire lichen-spruce woodland recovery at the limit of the boreal forest in northern Quebec. Canadian Journal of Botany 67, 2770-2782.
- Moroni, M. T., Morris, D. M., Stokland, J. N., Harmon, M.E., Fenton, N.J., Merganicova, J., Okabe, K. and Hagemann, U., 2015. Buried Wood: A common yet poorly documented form of deadwood. Ecosystems 18 (4), 605-628.
- Nguyen-Xuan, T, Bergeron, Y., Simard, D., Fyles, J.W. and David, P., 2000. The importance of forest floor disturbance in the early regeneration patterns of the boreal forest of western and central Quebec: a wildfire versus logging comparison. Canadian Journal of Forest Research 30, 1353-1364.
- Payette, S., Delwaide, A., Couillard, P.-L. and Pilon, V., 2017. Disjunct jack pine (*Pinus banksiana*) populations of the boreal forest in eastern Canada: expanding decline or stable? Botany 95 (7), 697-707.
- Payette, S., Garneau, M., Delwaide, A. and Schaffhauser, A., 2012. 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.
- Payette, S., 2001. Les principaux types de tourbières. In: Payette, S. and Rochefort, L. (Eds.) Écologie des tourbières du Québec-Labrador. Les Presses de l'Université Laval, Québec, pp. 39-90.
- Peel, M.C., Finlayson, B.L. and McMahon, T.A., 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. Hydrology and Earth System Sciences Discussions, European Geosciences Union 4 (2), 439-473.
- Prescott, C. E., Maynard, D. G. and Laiho, R., 2000. Humus in northern forests: friends or foe? Forest Ecology and Management 133 (1-2), 23-36.
- Reimer, P.J., Bard, E., Bayliss, A., Beck, J.W., Blackwell, P.G., Ramsey, C.B., Buck, C.E., Cheng, H., Edwards, R.L., Friedrich, M., et al., 2013. IntCal13 and Marine13 radiocarbon age calibration curves 0-50,000 years cal BP. Radiocarbon 55(4), 1869-1887.
- Roy, M., Veillette, J.J., Daubois, V. and Ménard, M., 2015. Late-stage phases of glacial Lake Ojibway in the central Abitibi region, eastern Canada. Geomorphology 248, 14-23.
- Roy, M., Dell'Oste, F., Veillette, J.J., de Vernal, A., Hélie, J.-F. and 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), 682-692.
- Ruppel, M., Väliranta, M., Virtanen, T. and 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. and Jeglum, J.K., 2006. The biology of peatlands. Oxford University Press, Oxford. pp.343.
- Rydin, H., 1993. Interspecific competition between *Sphagnum* mosses on a raised bog. Oikos 66(3), 413-423.
- Saucier, J.-P., Robitaille, A. and Grondin, P., 2009. Cadre bioclimatique du Québec. In: Doucet, R., Côté, M. (Eds.) Manuel de foresterie. 2ième ed. Québec, Qc.

Ordre des ingénieurs forestiers du Québec, Éditions Multimondes, pp. 186-205.

Schaffhauser, A., Payette, S., Garneau, M. and Robert, É.C., 2016. Soil paludification and *Sphagnum* bog initiation: the influence of indurated podzolic soil and fire. Boreas 46 (3), 428-441.

Schweingruber, F. H., 1990. Anatomy of European woods. Paul Haupt, Suisse. p.800.

- Sheng, Y., Smith, C.S., MacDonald, G.M., Kremenetski, K.V., Frey, K.E., Velichko, A.A., Lee, M., Beilman, D.W. and Dubinin, P., 2004. A high-resolution GISbased inventory of the west Siberian peat carbon pool, Global Biogeochemical Cycles 18 (3), GB3004, doi:10.1029/2003GB002190.
- Siegel, D.I., 1983. Ground water and the evolution of patterned mires, Glacial Lake Agassiz peatlands, northern Minnesota. Journal of Ecology 71 (3), 913-921.
- Simard, M, Bernier, P.Y. Bergeron, Y., Paré, D. and Guérine, L., 2009. Paludification dynamics in the boreal forest of the James Bay Lowlands: effect of time since fire and topography. Revue canadienne de recherche forestière 39, 546-552.
- Simard, M., Lecomte, N., Bergeron, Y., Bernier, P.Y. and Paré, D., 2007. Forest productivity decline caused by successional paludification of boreal soils. Ecological Society of America 17(6), 1619-1637.
- Sjörs, H., 1983. Mires of Sweden. In: Gore, A.J.P. (Ed.) Ecosystems of the world: mires- swamp, bog, fen and more. Regional studies 4B, Amsterdam, Elsevier, pp.69-93.
- Stuiver, M., Reimer, P.J. and Reimer, R. W., 2017. CALIB 7.1. [WWW program] at http://calib.org/calib/, accessed 2017-10-20.
- Talon, B., 1997. Étude anatomique et comparative de charbons de bois de Larix decidua Mill. et de Picea abies (L.) Karst. Académie des Sciences de Paris. Sciences de la vie 320, 581-588.
- Taylor, S.J., Carleton, T.J. and Adams, P., 1987. Understory vegetation change in a *Picea mariana* chronosequence. Vegetatio 73, 63-72.
- Terrier, A., de Groot, W.J., Girardin, M.P. and 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.

- Thinon, M., 1992. L'analyse pédoanthracologique: aspects méthodologiques et applications. Thèse de Doctorat ès Sciences, Université Aix-Marseille III, pp.317.
- Thinon, M., 1978. La pédoanthracologie: une nouvelle méthode d'analyse phytochronologique depuis le Néolithique. Compte rendus de l'Académie des Sciences de Paris. 287, 1203-1206.
- Tolonen, K., 1983. The Post-glacial fire record. In: Wallace, R. (Ed.) The role of fire in northern circumpolar ecosystems. Chapter 2. Chichester. Toronto, pp.21-44.
- Turetsky, M.R., Bond-Lamberty, B., Euskirchen, E., Talbot, J., Frolking, S., McGuire, A.D. and Tuittila, E.S., 2012. The resilience and functional role of moss in boreal and artic ecosystems. New Phytologist 196, 49-67.
- Turunen, C. and Turunen, J., 2003. Development history and carbon accumulation of a slope bog in oceanic British Columbia, Canada. The Holocene 13 (2), 225-238.
- Van Cleve, K., Dyrness, C. T., Viereck, L. A., Fox, J., Chapin, F.S. and Oechel, W., 1983. Taiga Ecosystem in Interior Alaska. BioScience 33 (1), 39-44.
- Viau, A.E., Gajewski, K., Sawada, M.C. and Fines, P., 2006. Millennial-scale temperature variations in North America during the Holocene. Journal of Geophysical Research 111, 1-46.
- Viereck, L.A., 1983. The effects of fire in black spruce ecosystems in Alaska and northern Canada. In : Wein, R.W. et MacLean, D.A. (Eds.) The role of fire in Northen Circumpolar Ecosystems, Wiley and Sons Ltd, New-York, pp. 201-220.
- Vincent, J.S., 1989. Le Quaternaire du sud-est du Bouclier canadien. In: Fulton, R.J. (Ed.) Le Quaternaire du Canada et du Groenland, Chapitre. 3, Commission géologique du Canada, Géologie du Canada 1, pp.266-295.
- Walker, M.J.C., Berkelhammer, M., Björck, S., Cwynar, L.C., Fisher, D.A., Long, A.J., Lowe, J.J., Newnham, R.M., Rasmussen, S.O. and Weiss, H., 2012. Formal subdivision of the Holocene series/ epoch: a discussion paper by a working group of INTIMATE (Integration of ice-core, marine and terrestrial records) and the Subcommission on Quaternary Stratigraphy (International Commission on Stratigraphy). Journal of Quaternary Science 27 (7), 649-659.

- Wieder, R.K., Scott, K., Kamminga, K., Vile, M.A., Vitt, D.H., Bone, T., Xu, B., Benscoter, B.W. and Bhatti, J.S., 2009. Postfire carbon balance in boreal bogs of Alberta, Canada. Global Change Biology 15, 63-81.
- Yu, Z., Beilman, D.W., Jones, M., 2009. Sensitivity of Northern Peatland Carbon Dynamics to Holocene Climate Change. *In*: Baird, A.J., Belyea, L.R., Comas, X., Reeve, A.S. and Slater, L.D. (Eds.) Carbon Cycling in North Peatlands. Washington: American Geophysical Union 55-69.



Figure 4.1 A) The three study sites location within the black spruce-moss bioclimatic domain (East and West) (Saucier et al., 2009); B) The geomorphological context of two studied sites in the Clay Belt (modified from Roy et al., 2015).



Figure 4.2 Description of the basal peat section along the three studied transects. Rectangles illustrate the initial process of paludification. Black lines show the position of the first charcoal layer above the mineral within the profiles and circles refer to the forest composition based on the macrofossil data. Blue dashed lines represent the water table. Basal dates are represented in cal yr BP, except for the most recent fires which are in years AD. Mineral substrates correspond to silty clay (grey) and sandy silt (brown). X and Y axes do not have the same values for the three transects.



Figure 4.3 Bryophyte successions following the last fire (approximately 100 years for Lili and Gaillard and 260 years for Villebois site) from the 18 profiles in forest humus (L.0m, V.0m and G.0m) (Black dashed line: *Sphagnum* spp.; grey line: non-*Sphagnum* mosses). Profile names represent dominant bryophyte species at the surface; C: *Sphagnum capillifolium*; R: *S. russowii*; P: *Pleurozium schreberi*.



Figure 4.4 Relative abundance of *Sphagnum* spp. before and after the first charcoal layer above the mineral soil and within the basal peat sections (Fig.4.2). Medians, quartiles and maximum/minimum values were calculated from *Sphagnum* spp. abundance below (pre-fire) and above (post-fire) the charcoal horizons obtained for the number of macrofossil analyses realized in each section (number on top of each box plot).



Figure 4.5 Synthesis of the two paludification processes along a toposequence and role of factors triggering paludification.

Transects	Lili (Ojibway)	Villebois (Cochrane)	Gaillard (North-Shore)
Length (m)	300	175	80
Number of peat cores/profiles	15	10	5
Maximum peat thickness (cm)	460	185	345
Average slope (%)	1.7	0.5	7.4
Mineral substrate*	Silty clay	Silty clay	Sandy silt

Tableau 4.1 Transects descriptions

* No granulometric variations along transects.

.

Radiocarbon dating									
Sample name	Depth (cm)	Laboratory number	Date (¹⁴ C yr BP)	Laboratory counting errors (years)	Calibrated age (cal yr BP)	Midpoint cal yr BP*	Material dated		
L.150m (F)	120-121	ULA-5903	4080	20	4448-4796	4560	Charcoal		
L.150m	144-145	ULA-5864	4550	25	5057-5316	5160	Plant remains		
L.200m (F)	217-218	ULA-6656	6135	20	6949-7156	7020	Charcoal		
L.200m	241-243	ULA-5901	6630	20	7476-7569	7530	Plant remains		
L.250m	393-395	ULA-5900	6735	20	7570-7652	7600	Plant remains		
V.0m	28-29	ULA- 6144	MODERN		-	-	Sphagnum		
V.25m	61-62	ULA-6780	2270	20	2304-2346	2320	Sphagnum		
v.30m (F)	55-56	ULA-6917	2090	15	2002-2116	2060	Charcoal		
V.50m	77-78	ULA-6671	3915	20	4260-4421	4360	Sphagnum		
V.75m	72-73	ULA-6781	2495	20	2490-2643	2580	Sphagnum		
V.100m (F)	68-69	ULA-6916	2625	15	2743-2762	2750	Charcoal		
V.100m	93-95	ULA-6673	6760	20	7581-7658	7610	Sphagnum		
V 125m	147-149	LIL.A-6782	7140	25	7935-8008	7970	Sphagmim		
V.150m (F)	92-93	ULA-6142	6725	20	7523-7641	7590	Charred Sphagnum		
V.150m	100-101	ULA-5905	6930	20	7689-7823	7750	Plant remains		
V.175m	139-141	ULA5866	7200	20	7964-8036	8000	Plant remains		
G. 0m	38cm	ULA-6141	MODERN	_	-	-	Sphagnum		
G. 40m	50-51	ULA-6785	2650	20	2746-2781	2760	Bulk peat		
G. 60m (F)	91-92	ULA-5863	6160	25	6882-7161	7070	Charcoal		
G. 60m	127-130	ULA-5899	7260	25	8013-8160	8090	Plant remains		
			Dend	rochronology					
Site				(Calendar year*	*			
Site					(yr AD)				
L.0m					1910				
V.0m					1760				
Gûm					1010				

Tableau 4.2 Ages from 14C radiocarbon and dendrochronology. (F) means a date associated to a fire event.

G. 0m 1910 * Midpoint cal yr BP calculated by IntCal13 (Reimer et al. 2013) is rounded to the nearest decade.

** Calendar year from dendrochronology is rounded to the nearest decade.

Core	Peat thicknes s (cm)	Age (cal yr BP or AD)	Paludificatio n process	Initial vegetation composition				
Lili transect								
L.0m (12	Between 8 and	AD 1910	Secondary	Black spruce: P. mariana and P. banksiana, Polytrichum spp. (in six profiles) and Sphagnum sect. Acutifolia.				
L.150m	145	5160	Secondary	Black spruce: P. mariana and A. balsamea. After fire, increase of L. laricina, Cyperaceae, Sphagnum spp. and				
L.200m	241	7530	Primary	brown mosses. Ligneous with mosses: L. laricina, P. mariana, S. sect. Acutifolia and Tomentypnum spp. After fire, disappearance				
L.250m	395	7600	Primary	of L. laricina. Rich fen with tamarack : L. laricina, Cyperaceae, Aulacomnium spp., Calliergon spp. and Meesia triquetra				
Villebois	transect							
V.0m (3	Between 22 and	AD 1760	Secondary	Black spruce: P. mariana, Ericaceae, S. sect. Acutifolia and Sphagnum, Pleurozium schreberi and Aulacomnium				
v.25m	30 cm 62	2320	Secondary	Black spruce: P. mariana and Carex spp Charcoal between 30 and 62 cm. After fire, increase S. sect.				
V.50m	78	4360	Secondary	Sphagnum and Cuspidata. Black spruce: P. mariana, Cyperaceae, S. sect. Sphagnum. Charcoal between 30 and 60 cm. After fire, increase S. sect.				
V.75m	73	2580	Secondary	Black spruce: <i>P. mariana</i> , Cyperaceae and <i>S.</i> sect. Sphagnum. Charcoal between 50 and 70 cm. After fire, increase of Sphagnum				
V.100m	96	7610	Primary	Ligneous with mosses: L. laricina, P. mariana, Cyperaceae, S. sect. Acutifolia and Tomentypnum spp Charcoal between 50 and 70 cm. After fire, increase in Sphaonum				
V.125m	149	7970	Primary	Rich fen with tamarack: P. mariana, L. laricina, Carex spp., Calliergon spp. and Tomentypnum spp.				
V.150m	100	7750	Primary	Ligneous with mosses: P. mariana, L. laricina, Carex spp. and Tomentypnum spp. After fire, establishment of S. sect Acutifolia and disappearance of P. mariana.				
V.175m	141	8000	Primary	Rich fen with tamarack: L. laricina, Cyperaceae, Drepanocladus spp. and Calliergon spp				
Gaillard	transect							
G. 0m (3	Between 24 and	AD 1910	Secondary	Black spruce: P. mariana, P. banksiana, S. sect. Acutifolia, Polytrichum spp. and Pleurozium schreberi.				
profiles)	40 cm							
G. 40m	51	2761	Secondary	Black spruce: <i>P. mariana</i> , Cyperaceae and <i>S.</i> sect. <i>Acutifolia</i> . After fire, diminution of <i>P. mariana</i> , Cyperaceae and increase of <i>S.</i> sect <i>Acutifolia</i> .				
G. 60m	130	8090	primary	Rich fen: P. mariana, Cyperaceae, Paludella squarosa and Drepanocladus spp				

.

Tableau 4.3 Description of the initial vegetation composition at each sampling site. All dates are in cal yr BP except as indicated otherwise.

Transect	Core	Total peat thickness (cm)	Depth of charred layer (cm)	Age of fire (cal yr BP or yr AD)	Charcoal identification (%)	Number of identified charcoal
T :1:	L.0m	19	19	AD 1910		100
LIII	L.150m	145	121	4560		100
	L.200m	241	217	7020	-	-
	V.0m	25	25	AD 1760		10
	V.25m	62	56			23
Villebois	V.50m	77	55	2060		11
	V.75m	74	68			8
	V.100m	95	69	2750		8
	V.150m	100	92	7590		-
	G.0m	34	34	AD 1910		100
Gaillard	G.40m	51	45			-
	G.60m	130	91	7070	11	10

Tableau 4.4 Age and botanical identification of charcoal fragments found in the first charred layer above the mineral layer. The dash line means that no analysis was made. All dates are in cal yr BP except as indicated otherwise.

Picea mariana/ Larix laricina

Pinus banksiana

Ericaceae

Gymnosperm undetermined



Figure S4.1 Plant macrofossils for Lili transect. Black lines show the first fire above mineral and shaded zones refer to the mineral layer. Basal and fire dates are expressed in cal yr BP, except for the even-aged forest (L.0m, V.0m and G.0m) which are in years AD. Data in numbers are represented by bars and data in relative abundance (%) by silhouettes.



Figure S4.2: Plant macrofossils for Villebois transect. Black lines show the first fire above mineral and shaded zones refer to the mineral layer. Basal and fire dates are expressed in cal yr BP, except for the even-aged forest (L.0m, V.0m and G.0m) which are in years AD. Data in numbers are represented by bars and data in relative abundance (%) by silhouettes.



Figure S4.3 Plant macrofossils for Gaillard transect. Black lines show the first fire above mineral and shaded zones refer to the mineral layer. Basal and fire dates are expressed in cal yr BP, except for the even-aged forest (L.0m, V.0m and G.0m) which are in years AD. Data in numbers are represented by bars and data in relative abundance (%) by silhouettes.

Site	Lili			Villebois			Gaillard			
Topographic section (m)	0-75	75- 150	150- 225	225- 300	0-50	50- 100	100- 150	0-40	40-80	80- 120
Length (m)	75	75	75	75	50	50	50	40	40	40
Slope (%)	0.99	2.26	2.17	1.29	0.87	0.22	0.63	9.45	7.00	5.77
Organic matter thickness (cm)	460	235	20	18	60	90	150	150	345	20

Tableau S4.1 Topographic sections, slope and organic matter thickness along each transect

Tableau S4.2 Granulometric results of basal sediments for each profile

Site	Drofilo	Depth	S	oil texture (%	Torturo	
	TIME	(cm)	Sand	Silt	Clay	Itature
	L.0m	19	5.77	66.75	27.48	Silty clay
т :1:	L.150m	145	0.00	47.88	52.12	Silty clay
LIII	L200m	241	0.00	41.08	58.92	Silty clay
	L.250m	395	46.74	44.23	9.04	Silt
	V.0m	25	0.89	67.49	31.62	Silty clay
	V.25m	62	0.00	51.31	48.69	Silty clay
	V.50m	77	0.32	69.18	30.50	Silty clay
Willshoig	V.75m	74	0.10	64.77	35.13	Silty clay
villebois	V.100m	95	0.25	63.22	36.53	Silty clay
	V.125m	148	0.00	57.94	42.06	Silty clay
	V.150m	100	1.01	65.99	33.00	Silty clay
	V.175m	140	2.60	71.67	25.72	Silt
	G.0m	37	56.00	40.03	3.97	Sandy silt
	G.0m	40	43.17	48.90	7.93	Silt
Gaillard	G.0m	24	50.70	42.81	6.49	Sandy silt
	G.40m	51	79.92	16.98	3.09	Sand
	G.60m	130	<u> </u>	-		Rock

CONCLUSION

La paludification est le mode de formation des tourbières le plus important en région circumboréale (Payette, 2001; Charman, 2002). Cette dynamique forestière est caractérisée par une accumulation importante de matière organique faiblement décomposée sur un sol préalablement colonisé ou non par une végétation forestière et ce, en l'absence d'une phase initiale aquatique (Payette, 2001). Le processus de paludification cause dans le sol une baisse des températures (van Cleve *et al.*, 1983), une diminution des nutriments disponibles (Prescott *et al.*, 2000) et une hausse des nappes phréatiques (Taylor et al., 1987; Fenton et Bergeron, 2006), ce qui entraine un déclin de la productivité forestière (Simard *et al.*, 2007).

Ce mémoire a cherché à bonifier les connaissances sur la dynamique naturelle de la forêt boréale afin de comprendre l'évolution spatiale et temporelle des communautés végétales au cours du processus initial de paludification au sein de la pessière noire à mousses du Québec boréal. Le premier objectif consistait à évaluer l'importance relative des facteurs autogènes (topographie et nature du substrat minéral) et allogènes (feu et climat) favorables au processus de paludification. Le second objectif était de déterminer comment ces facteurs ont pu influencer la dynamique spatiale et temporelle de la paludification. Le processus de paludification a été étudié dans trois différents contextes géomorphologiques en utilisant une approche paléoécologique le long de toposéquences. Cette approche, qui consiste à combiner les dimensions spatiale (toposéquence) et temporelle (chronoséquence) des successions végétales, est originale, car peu d'études ont ainsi reconstitué l'entourbement initial au cours de l'Holocène en tenant compte de la variabilité des facteurs autogènes caractérisant les sites à l'étude.

Nous avons sélectionné deux sites dans les basses-terres de l'Abitibi et de la baie James, dont l'un sur le till de Cochrane et le second sur l'argile du lac Ojibway. Le troisième site est localisé sur des dépôts sablo-graveleux dans la région de la CôteNord. Les données ont été récoltées le long de trois transects qui varient d'un peuplement forestier mature à une tourbière forestière. Plusieurs carottes de tourbe basales de 50 cm et moins (n=30) ont été récoltées. Cette approche paléoécologique a tout d'abord permis de connaître l'âge de l'initiation de l'accumulation de matière organique au-dessus du sédiment minéral ainsi que celui du plus vieil évènement de feu lorsqu'il était enregistré dans les 50 premiers centimètres de tourbe. Par ailleurs, le type de paludification initial (primaire ou secondaire) a pu être déterminé pour chaque profil grâce à l'identification des pièces végétales contenues dans la tourbe. Le décompte des charbons a également permis de préciser la présence ou l'absence d'évènements de feu. La position des horizons carbonisés dans les profils de tourbe a aidé à comprendre le rôle joué par les feux dans le déclenchement de la paludification secondaire. De plus, l'identification de ces charbons a apporté des informations supplémentaires sur la composition forestière présente avant le premier évènement de feu à survenir dans le peuplement.

L'utilisation d'une approche par toposéquence a permis de caractériser les sites en termes d'altitude relative de la surface du couvert de bryophytes, de valeur moyenne de la pente, de l'épaisseur de la tourbe et de la profondeur de la nappe phréatique. Les profils de tourbe positionnés le long des trois transects ont aussi été complétés par la composition granulométrique du substrat minéral sur lequel l'entourbement a été initiée et la végétation s'est développée.

L'étude spatiale et temporelle des communautés végétales le long de trois transects a tout d'abord démontré que l'initiation des tourbières par paludification primaire a débuté à partir de 8000 cal BP dans les dépressions locales du substrat minéral par l'établissement d'un environnement initial minérotrophe. La topographie locale est le principal facteur qui enclenche le processus de paludification suivi de la microtopographie. La paludification secondaire a quant à elle été initiée entre 5100 et 2300 cal BP sous des conditions climatiques plus fraiches accompagnées d'épisodes de feux peu sévères et de l'expansion latérale de la tourbe dans les peuplements forestiers relativement bien drainés. Les résultats ont démontré que les feux peuvent réduire ou éliminer complètement les horizons organiques, ce qui permet dans les deux cas l'établissement et l'expansion des colonies de sphaignes conduisant ultimement à l'entourbement généralisé du milieu (Fenton *et al.*, 2007). Cependant, nous avons aussi observé que les sites qui demeurent peu entourbés possèdent des caractéristiques permanentes (e.g. bon drainage) qui favorisent un retour en arrière du processus de paludification après un feu sévère, et ce, depuis des milliers d'années. Nous suggérons alors que la majeure partie de la forêt boréale se serait entourbée en raison de conditions autogéniques favorables (e.g. dépression topographique locale et microtopographie), tandis que les sites bien drainés auraient freiné l'expansion latérale des tourbières.

Le développement de vastes complexes tourbeux sur des territoires plats à ondulés a joué un rôle majeur sur la dynamique holocène des écosystèmes boréaux. La paludification cause, en effet, la diminution de la présence de certaines espèces de début (pin gris) (Lacroix *et al.*, 2012; Payette *et al.*, 2012) et de fin (sapin baumier) (Ali *et al.*, 2008; Messaoud *et al.*, 2014) de succession en réponse à l'expansion latérale des tourbières qui se fait au détriment des forêts adjacentes relativement biendrainées. Les vastes étendues recouvertes de tourbières confinent ainsi spatialement les deux espèces aux sites encore peu touchés par la paludification.

Ces nouvelles connaissances sur les conditions initiales du processus de paludification permettent, pour l'aménagement écosystémique en forêt boréale, de reconnaitre que chacun des processus de paludification (primaire et secondaire) requiert un traitement sylvicole particulier (Simard *et al.*, 2009). Le choix de ces traitements dépend des impacts qu'ils auront sur les sols organiques et minéraux ainsi que les dynamiques végétales naturels présentes sur le site. Il est ainsi important de distinguer les conditions dites irréversibles de celles réversibles. Les conditions irréversibles associées à la paludification primaire conduisent à l'accumulation continue de dépôts tourbeux dans les dépressions topographiques et ce, rapidement

après l'émersion des terres, ce qui en fait des sites peu intéressants pour l'industrie forestière. Lorsque le processus est dit réversible, l'entourbement par paludification secondaire peut être renversé par des perturbations naturelles (e.g. feux sévères) ou anthropiques (e.g. coupes totales), qui permettent ensuite la mise en place de forêts productives. Ces deux processus peuvent aujourd'hui se confondre à travers les paysages de la pessière à mousses en raison de la coalescence des milieux provoquée par l'expansion latérale des tourbières en milieu forestier. Il serait donc primordial d'intégrer l'approche paléoécologique dans d'autres études sur la paludification afin de comprendre la dynamique spatiale et temporelle du processus en plus de connaître son impact sur la végétation holocènes et sur les pratiques sylvicoles contemporaines.

RÉFÉRENCES

- Agriculture et Agroalimentaire Canada (2014). Durée de la saison de croissance au Québec, [En ligne], Ottawa. (<u>http://www.agr.gc.ca/fra/science-et-innovation/pratiques-agricoles/agriculture-et-climat/perspectives-d-avenir/scenarios-de-changements-climatiques/duree-de-la-saison-de-croissance-au-quebec/?id=1363104198111). Page consultée le 10 janvier 2018.</u>
- Ali, A.A., Asselin, H., Larouche, A.C. et al (2008). Changes in fire regime explain the Holocene rise and fall of *Abies balsamea* in the coniferous forests of western Québec, Canada, *The Holocene*, 18, 5, 693-703.
- Ali, A.A., Blarquez, O., Girardin, M.P. et al (2012). Control of the multimillennial wildfire size in boreal North America by spring climatic conditions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109, 51, 20966-20970.
- Almquist-Jacobson, H. & Foster, D.R. (1995). Toward an integrated model for raised-bog development: Theory and field evidence, *Ecology*, 76, 8, 2503-2516.
- Anderson, R. L., Foster, D. R. & Motzkin G. (2003). Integrating lateral expansion into models of peatland development in temperate New England, *Journal of Ecology*, 91, 68-76.
- Asselin, M., Grondin, P., Lavoie, M. & Fréchette, B. (2016). Fires of the last millenium led to landscapes dominated by early successional species in Quebec's Clay belt boreal forest, Canada, *Forests*, 7, 205.
- Bauer, I.E. et Vitt, D.H. (2011). Peatland dynamics in a complex landscape: Development of a fen-bog complex in the sporadic discontinuous permafrost zone of northern Alberta, Canada. *Boreas*, 40, 714-726.
- Bauer, I. E., Gignac L. D. & Vitt, D. H. (2003). Development of a peatland complex in boreal western Canada: lateral site expansion and local variability in vegetation succession and long-term peat accumulation, *Canadian Journal of Botany*, 8, 833-847.
- Benscoter, B.W. & Vitt, D.H. (2008). Spatial patterns and temporal trajectories of the bog ground layer along a post-fire chronosequence, *Ecosystems*, 11, 1054-1064.

- Bergeron, Y., Gauthier, S., Flannigan, M. & Kafka, V. (2004). Fire regimes at the transition between mixedwood and coniferous borea; forest in northwestern Quebec. *Ecological Society of America*, 85, 7, 1916-1932.
- Bisbee, K.E., Gower, S.T., Norman, J.M. & Nordheim, E.V. (2001). Environmental controls on ground cover species composition and productivity in a boreal black spruce forest, *Oecologica*, 129, 261-270.
- Blarquez, O., Ali, A.A., Girardin, M.P. et al (2015). Regional paleofire regimes affected by non-uniform climate, vegetation and human drivers, *Scientific Reports*, 5, 13356.
- Bouchard, M.; Pothier, D. & Gauthier, S. (2008). Fire return intervals and tree species succession in the North Shore region of eastern Quebec, *Canadian Journal of Forest Research*, 38, 1621-1633.
- Bowman, D.M.J.S., Balch, J.K., Artaxo, P. et al (2009). Fire in the Earth system, Science, 324, 481-484.
- Carcaillet, C., Bergeron, Y., Richard, P. J. H. et al (2001). Change of fire frequency in the eastern Canadian boreal forests during the Holocene : does vegetation composition or climate trigger the fire regime? *Journal of Ecology*, 89, 930-946.
- Chambers, F. M. (1997). Bogs as treeless wastes: the myth and the implications for conservation, in L. Parkyn, R.E. Stoneman & H.A.P. Ingram (dir.) Conserving Peatlands, Wallingford: CAB International, p. 168-175.
- Charman, D. (2002). Peatlands and environmental change. London: Wiley.
- Clymo, R.S. & Hayward, P.M. (1982). The Ecology of *Sphagnum*, in Smith, A. (dir.) *Bryophyte Ecology*, Netherlands: Springer, p. 229-289.
- Clymo, R.S. & Duckett, J.G. (1986). Regeneration of Sphagnum, New phytologist, 102, 589-614.
- Clark, P. U., Shakun, J. D., Baker, P. A. et al (2012). Global climate evolution during the last deglaciation, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109, 19, 1134-1142.
- COHMAP (1988). Climatic changes of the last 18,000 years: Observations and model simulations, *Science*, 241, 4869, 1043-1052.

- Crawford, R.M.M., Jeffree, C.E. & Rees, W.G. (2003). Paludification and forest retreat in northern oceanic environments, *Annals of Botany*, 91, 213-226.
- Cyr, D., Bergeron, Y., Gauthier, S. & Larouche, C. (2005). Are the old-growth forests of Clay Belt part of a fire-regulated mosaic? *Canadian Journal of Forest Research*, 35, 65-73.
- Cyr, D., Gauthier, S. & Bergeron, Y. (2007). Scale-dependent determinants of heterogeneity in fire frequency in a coniferous boreal forest of eastern Canada, *Landscape Ecology*, 22, 1325-1339.
- Dean, W.E.Jr. (1974). Determination of carbonate and organic matter in calcareous sediments and sedimentary rocks by loss on ignition: Comparison with other methods, *Journal of Sedimentology and Petrology*, 44, 242-248.
- Environnement Canada (2015). Canadian climate normal 1961-90. [En ligne], Ontario. (<u>http://climate.weather.gc.ca/climate_normals/</u>). Page consultée le 10 janvier 2018.
- Faubert, J. (2013). Flore des bryophytes du Québec-Labrador. Volume 2: Mousses, première partie. Saint-Valérien, Québec: Société Québécoise de bryologie.
- Fenton, N.J., Lecomte, N., Légaré, S. & Bergeron, Y. (2005). Paludification in black spruce (*Picea mariana*) forest of eastern Canada: Potential factors and management implications, *Forest Ecology and Management*, 213, 151-159.
- Fenton, N. J. & Bergeron, Y. (2006). Facilitative succession in a boreal bryophyte community driven by changes in available moisture and light, *Journal of Vegetation Science*, 17, 65-76.
- Fenton, N.J., Béland, C., De Blois, S. & Bergeron, Y. (2007). Sphagnum establishment and expansion in black spruce (*Picea mariana*) boreal forests, *Canadian Journal of Botany*, 85, 43-50.
- Fenton, N.J., Bergeron, Y. & Paré, D. (2010). Decomposition rates of bryophytes in managed boreal forests: influence of bryophytes species and forest harvesting, *Plant and Soil*, 336, 499-508.
- Filion, L. (1987). Holocene development of parabolic dunes in the central St-Lawrence Lowland, Québec. *Quaternary Research*, 28, 196-209.
- Forestier en chef (2010). Gestion durable de la forêt boréale : vision globale et recherche de l'équilibre. Bureau du forestier en chef, Québec. [En ligne]

(http://forestierenchef.gouv.qc.ca/wp-content/uploads/2012/12/fec-fic-avisfb.pdf). Page consultée le 10 janvier 2018.

- Foster, D.R. (1984). The dynamics of *Sphagnum* in forest and peatland communities in southeastern Labrador, Canada, *Arctic*, 37, 2, 133-140.
- Foster, D.R. & Fritz, S.C. (1987). Mire development, pool formation and landscape processes on patterned fens in Dalarna, central Sweden, *Journal of Ecology*, 75, 409-437.
- Frenzel, B. (1983). Mires-repositories of climatic information or self-perpetuating ecosystems?, in A.J.P Gore (dir.) *Ecosystems of the World 4A Mires. Swamp, Bog, Fen, Moor*, New-York: Elsevier, p. 35-67.
- Garneau, M., 1995. Collection de référence de grains et autres macrofossiles végétaux de taxons provenant du Québec méridional et boréal et de l'arctique canadien. Sainte-Foy: Geological Survey of Canada, Division de la science de terrains, p.47
- Gauthier, S., Bernier, P., Kuuluvainen, T., Shvidenko, A.Z. & Schepaschenko, D.G. (2015). Boreal forest health and global change, *Science*, 349, 819-822.
- Gauthier, S., Vaillancourt, M.-A., Leduc, A., De Grandpré, L., Kneeshaw, D., Morin, H., Drapeau, P. & Bergeron, Y. (dir.) (2008). Aménagement écosystémique en forêt boréale. Québec: Presses de l'Université du Québec.
- Glebov, F.Z. & Korzukhin, M.D. (1992). Transitions between boreal forest and wetland, in Shugart, H., Leemans, R., Bonan, G. (dir.). A systems analysis of the global boreal forest, Cambridge, Cambridge Univ. Press, p.565
- Gorham, E. (1991). Northern peatlands: role in the carbon cycle and probable responses to climatic warming, *Ecological Applications*, 1, 2, 182-195.
- GRES-UQAT (2013). Carte 10 : Géologie du Quaternaire. Secteur Villebois, Val-Paradis, Beaucanton, Québec. 1 :100 000.
- Halsey, L.A., Vitt, D.H. & Bauer, I.E. (1998). Peatland initiation during the Holocene in continental western Canada, *Climatic Change*, 40, 315-342.
- Halsey, L.A., Vitt, D.H. & Gignac, L.D. (2000). Sphagnum-dominated peatlands in north America since the last glacial maximum: their occurrence and extent, American Bryological and Lichenological Society, 103, 2, 334-352.

- Heilman, P.E. (1966). Change in distribution and availability of nitrogen with forest succession on North Slope in interior Alaska. *Ecology*, 47, 5, 825-831.
- Heinselman, M.L. (1963). Forest sites, bog processes, and peatland types in the Glacial Lake Agassiz region, Minnesota, *Ecological Monographs*, 33, 2, 327-375.
- Heinselman, M.L. (1970). Landscape evolution, peatland types, and environment in the Lake Agassiz Peatlands Natural Area, Minnesota, *Ecological* Monographs, 40, 2, 235-261.
- Jasieniuk, M. A. & Johnson, E. A. (1982). Peatland vegetation organization and dynamics in the western subarctic, Northwest Territories, Canada, Canadian Journal of Botany, 60, 2581-2593.
- Jeglum, J.K., Rothwell, R.L., Berry, G.L. & G.K.M. Smith. (1992). A peat sampler for rapid survey. Frontline, Note technique, Sault-Ste-Marie (Canada): Service Canadien des Forêts.
- Jones, M.C. & Yu, Z. (2010). Rapid deglacial and early Holocene expansion of peatlands in Alaska. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 16, 7347-7352.
- Jowsey, P.C. (1966). An improved peat sampler, New Phytologist, 65, 2, 245-248.
- Juggins, S. (2014). C2, version 1.7.6. [Logiciel]. United Kingdom: University of Newcastle.
- Kasischke, E. & Johnstone, J.F. (2005). Variation in postfire organic layer thickness in a black spruce forest complex in interior Alaska and its effects on soil temperature and moisture, *Canadian Journal of Forest Research*, 35, 2164-2177.
- Klinger, L.F. & Short, S.K. (1996). Succession in the Hudson Bay Lowland, Northern Ontario, Canada, Arctic and Alpine Research, 28, 2, 172-183.
- Korhola, A. (1994). Radiocarbon evidence for rates of lateral expansion in raised mires in southern Finland, *Quaternary Research*, 42, 299-307.
- Korhola, A. (1995). Holocene climatic variations in southern Finland reconstructed from peat-initiation data, *The Holocene*, 5, 43-58.
- Korhola, A. (1996). Initiation of a sloping mire complex in southwestern Finland: autogenic versus allogenic controls, *Écoscience*, 3, 216-222.

- Korhola, A., Ruppel, M., Seppa, H. et al (2010). The importance of northern peatland expansion to the late-Holocene rise of atmospheric methane, *Quaternary Science Reviews*, 29, 661-617.
- Kuhry, P. & Turunen, J. (2006). The postglacial development of boreal and subartic peatlands, in Wieder, R.K. & Vitt, D.H. (dir.) *Boreal Peatland Ecosystems*, Springer: Berlin, p.25-46.
- 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.
- Kurz, W.A., Shaw, C.H., Boisvenue, C. et al (2013). Carbon in Canada's boreal forest A synthesis, *Environmental Reviews*, 21, 4, 250-292.
- Laamrani, A., Valeria, O., Fenton, N. et al (2014). The role of mineral soil topography on the spatial distribution of organic layer thickness in a paludified boreal landscap, *Geoderma*, 221-222, 70-81.
- Lacroix, C., Lavoie, M. et Bhiry, N. (2011). New macrofossil evidence for early postglacial migration of jack pine (*Pinus banksiana*) in the James Bay region of northwestern Quebec, *Ecoscience*, 18, 273-278.
- Laine, J., Harju, P., Timonen, T. et al (2011). *The intricate beauty of Sphagnum mosses: a Finnish guide to identification*. Helsinki: University of Helsinki Department of Forest Ecology Publications.
- Lang, S., Cornelissen, J. H. C., Klahn, T. et al (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, 886-900.
- Lapshina, E.D. & Pologova, N.N. (2011). Spatial dynamics of peat grows and carbon accumulation in *sphagnum* bogs (boreal West Siberia), in: Vomperskiy, S.E. (dir.), *West Siberian peatlands and carbon cycle: past and present*. Novosibirsk, p.96-98.
- Larocque, M., Ferlatte, M., Pellerin, S. et al (2016). Chemical and botanical indicators of groundwater inflow to *Sphagnum*-dominated peatlands, *Ecological indicators*, 64, 142-151.
- Larsen, J. A. (1982). Ecology of the northern lowland bogs and conifer forests. New York: Academic Press.

- Lavoie, M., Paré, D., Fenton, J. N. et al (2005). Paludification and management of forested peatlands in Canada: a literature review, *Environmental Reviews*, 13, 21-50.
- Leboeuf, A., Dufour, E. et grondin, P. (2012). Guide d'identification des milieux humides du Nord du Québec par images satellites. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction des inventaires forestiers et Direction de la recherche forestière, 34p.
- Lecomte, N., Simard, M., Bergeron, Y. et al (2005). Effects of fire severity and initial tree composition on understorey vegetation dynamics in a boreal landscape inferred from chronosequence and paleoecological data, *Journal of Vegetation Science*, 16, 665-674.
- Lecomte, N., Simard, M., Fenton, J. N. & Bergeron, Y. (2006). Fire severity and long-term ecosystem biomass dynamics in coniferous boreal forests of eastern Canada, *Ecosystems*, 9, 1215-1230.
- Leduc, A. (2013). Dix-huit ans de changements in situ du couvert forestier dans une chronoséquence de 249 ans de la forêt boréale mixte en Abitibi, mémoire de maîtrise non-publié. Montréal: Université du Québec à Montréal, Département de biologie.
- Lévesque, P.E.M., Dinel, H. & Larouche, A. (1998). Guide to the identification of plant macrofossils in Canadian peatlands. Ottawa: Land Resource Research Centre.
- Lewis, F. J., Dowding, E. S. & Moss, E. H. (1928). The vegetation of Alberta: II. The Swamp, Moor and Bog Forest Vegetation of Central Alberta, *Journal of Ecology*, 16, 1, 19-70.
- Lindsay, R.A., Charman, D.J., Everingham, F. et al (1988). The flow country- The peatlands of Caithness and Sutherland. D.A. Ratcliffe and P.H. Oswald.
- Liu, K.B. (1990). Holocene paleoecology of boreal forest and Great Lakes-St. Lawrence forest in Northern Ontario, *Ecological Monographs*, 60, 2, 179-212.
- Loisel, J., Yu, Z., Parsekian, A., Nolan, J. et Slater, L., 2013. Quantifying landscape morphology influence on peatland lateral expansion using ground-penetrating radar (GPR) and peat core analysis. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 118, 2, 373-384.

- MacDonald, G.M., Beilman, D.W., Kremennetski, K.V. et al (2006). Rapid early development of circumarctic peatlands and atmospheric CH4 and CO2 variations, *Science*, 314, 5797, 285-288.
- Magnan, G., Le Stum-Boivin, E., Garneau, M. et Grondin, P., 2018. Holocene vegetation and hydrological dynamics in two forested peatlands of the Clay Belt region in eastern Canada using a paleoecological approach. *Boreas* doi: 10.1111/bor.12345.
- Magnan, G. & Garneau, M. (2014). Evaluating long-term regional climate variability in the maritime region of the St. Lawrence North Shore (eastern Canada) using a multi-site comparison of peat-based paleohydrological records, *Journal of Quaternary Science*, 29, 3, 209-220.
- Magnan, G., Lavoie, M. & Payette, S. (2012). Impact of fire on long-term vegetation dynamics of ombrotrophic peatlands in north western Québec, Canada, *Quaternary Research*, 77, 110-121.
- Mäkilä, M., Saarnisto, M. & Kankainen, T. (2001). Aapa mires as a carbon sink and source during the Holocene, *Journal of Ecology*, 89, 589-599.
- Mäkilä, M. (1997). Holocene lateral expansion, peat growth and carbon accumulation on Haukkasuo, a raised bog in southeastern Finland, *Boreas*, 26, 1-14.
- Marie-Victorin, Frère, E.C., Rouleau, E., Brouillet, L. et al (1995). Flore Laurentienne. 3ème édition. Montréal: Les presses de l'Université de Montréal.
- Mauquoy, D., Hughes, P.D.M. & van Geel, B. (2010). A protocol for plant macrofossil analysis of peat deposits, *Mires and Peat*, 7, 1-5.
- MDDELCC (n.d.). Aires protégées au Québec: Les provinces naturelles: Ministère du développement durable, de l'environnement et de la Lutte contre les Changements Climatiques du Québec. [En ligne], Québec. (<u>http://www.mddelcc.gouv.qc.ca/biodiversite/aires_protegees/provinces/partie_4d.htm</u>). Page consultée le 3 janvier 2018.
- Messaoud, Y., Asselin, H., Bergeron, Y. and Grondin, P. (2014). Competitive advantage of black spruce over basalm fir in Coniferous boreal forests of eastern North America revealed by site index, *Society of American Foresters*, 60, 1, 57-62.
- MFFP, Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec (n.d.). Cartes écoforestières., 4^e inventaire forestier, 1 :20 000.

- Miyanishi, K. & Johnson, E.A. (2002). Process and patterns of duff consumption in the mixed woodboreal forest, *Canadian Journal of Forest Research*, 32, 1285-1295.
- Moroni, M. T., Morris, D. M., Stokland, J. N. et al (2015). Buried Wood: A common yet poorly documented form of deadwood, *Ecosystems*, 18, 4, 605-628.
- Nguyen-Xuan, T., Bergeron, Y., Simard, D. et al (2000). The importance of forest floor disturbance in the early regeneration patterns of the boreal forest of western and central Quebec: a wildfire versus logging comparison, *Canadian Journal of Forest Research*, 30, 1353-1364.
- Payette, S. (1992). Fire as a controlling process in the North American boreal forest., in: Shugart, H.H., Leemans, R. and Bonan, G.B. (dir.). A systems analysis of the global boreal forest. Cambridge, Ny: Cambridge University Press, p.144-169.
- Payette, S. (2001). Les principaux types de tourbières, in Payette, S. & Rochefort, L. (dir.) Écologie des tourbières du Québec-Labrador, Sainte-Foy: Les Presses de l'Université Laval, p.39-90.
- Payette, S., Garneau, M., Delwaide, A. & Schaffauser, A. (2012). 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.
- Peel, M.C., Finlayson, B.L. & Mcmahon, T.A. (2007) Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. Hydrology and Earth System Sciences Discussions, *European Geosciences Union*, 4, 2, 439-473.
- Prescott, C. E., Maynard, D. G. & Laiho, R. (2000). Humus in northern forests: friend or foe? *Forest Ecology and Management*, 133, 23-36.
- Reimer, P.J., Bard, E., Bayliss, A. et al (2013). IntCal13 and Marine13 radiocarbon age calibration curves 0-50,000 years cal BP, *Radiocarbon*, 55, 4, 1869-1887.
- Roy, M., Dell'Oste, F., Veillette, J.J. et al (2011). Insights on the events surrounding the final drainage of Lake Ojibway based on James Bay stratigraphic sequences, *Quaternary Science Reviews*, 30, 5, 682-692.
- Roy, M., Veillette, J.J., Daubois, V. & Ménard, M. (2015). Late-stage phases of glacial Lake Ojibway in the central Abitibi region, eastern Canada, *Geomorphology*, 248, 14-23.

- Ruppel, M., Väliranta, 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. (1993). Interspecific competition between *Sphagnum* mosses on a raised bog, *Oikos*, 66, 3, 413-423.
- Rydin, H. & Jeglum, J.K. (2006). *The biology of peatlands*. Oxford: Oxford University Press.
- Saucier, J.-P., Robitaille, A. & Grondin, P. (2009). Cadre bioclimatique du Québec, in: Doucet, R. & Côté, M. (dir.) *Manuel de foresterie*. 2^{cime} edition, Québec, Ordre des ingénieurs forestiers du Québec, édition Multimondes, p.186-205.
- Schaffauser, A., Payette, S., Garneau, M. & Robert, É.C. (2016). Soil paludification and *Sphagnum* bog initiation: the influence of indurated podzolic soil and fire, *Boreas*, 46, 3, 428-441.
- Schweingruber, F.H. (1990). Anatomy of European Woods: An Atlas for the Identification of European Trees, Shrubs and Dwarfs Shrubs. Berne: Paul Haupt.
- Sheng, Y., Smith, C.S., MacDonald, G.M. et al (2004). A high-resolution GIS-based inventory of the west Siberian peat carbon pool, *Global Biogeochemical Cycles*, 18, 3, GB3004.
- Siegel, D.I. (1983). Ground water and the evolution of patterned mires, glacial Lake Agassiz peatlands, northern Minnesota, *Journal of Ecology*, 71, 3, 913-921.
- Simard, M., Bernier, P.Y., Bergeron, D. et al (2009). Paludification dynamics in the boreal forest of the James Bay lowlands: effect of time since fire and topography, *Revue canadienne de recherche forestière*, 39, 546-552.
- Simard, M., Lecomte, N, Bergeron, Y. et al (2007). Forest productivity decline caused by successional paludification of boreal soils. *Ecological Society of America*, 17, 6, 1619-1637.
- Sjörs, H. (1983). Mires of Sweden, in Gore, A.J.P. (dir.) Ecosystems of the world: mires: swamp, bog, fen and moor-Regional Studies. Ecosystems of the world 4B, New York: Elsevier p. 69-94.
- Stuiver, M., Reimer, P.J. & Reimer, R. W. (2017). CALIB 7.1., [En ligne], (http://calib.org/calib/). Page consultée le 10 janvier 2018.

- Talon, B. (1997). Étude anatomique et comparative de charbons de bois de Larix decidua Mill. et de Picea abies (L.). Karst., Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, 320, 7, 581-588.
- Taylor, S.J., Carleton, T.J. & Adams, P. (1987). Understorey vegetation change in a Picea mariana chronosequence, *Vegetatio*, 73, 63-72.
- Terrier, A., de Groot, W. J., Girardin, M. P. & 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 forest, International Journal of Wildland Fire, 23, 4, 490-502.
- Thinon, M. (1978). La pédoanthracologie : une nouvelle méthode d'analyse phytochronologique depuis le Néolithique, *Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 287, série D, 203-1206.
- Thinon, M. (1992). L'analyse pédoanthracologique : aspects méthodologiques et applications, thèse de Doctorat ès Sciences. Université Aix-Marseille III.
- Tolonen, K. (1983). The Post-glacial fire record, in Wallace, R. (dir.) *The role of fire in northern circumpolar ecosystems*, Toronto: Chichester.
- Tóth, J. (1963). A theoretical analysis of groundwater flow in small drainage basins, Journal of geophysical research, 68, 16, 4795-4812.
- Turetsky, M.R., Bond-Lamberty, B., Euskirchen, E. et al (2012). The resilience and functional role of moss in boreal and artic ecosystems, *New Phytologist*, 196, 49-67.
- United States Department of Agriculture (n.d.). Soil Survey Manual Chapter three: Examination and description of soils, [En ligne], Natural Resources Conservation Service, Texas. (<u>https://www.nrcs.usda.gov/wps/portal/nrcs/detail/tx/home/?cid=nrcs142p2_0</u> 54253). Page consultée le 10 janvier 2018.
- USGS, United States Geological Survey (n.d.). Concepts of ground water, water table, and flow systems, [En ligne]. (<u>https://pubs.usgs.gov/circ/circ1139/htdocs/boxa.htm</u>). Page consultée le 10 janvier 2018.
- van Cleve, K., Dyrness, C. T., Viereck, L. A. et al (1983). Taiga Ecosystem in Interior Alaska, *BioScience*, 33, 1, 39-44.

- Veillette, J.J. (1994). Evolution and paleohydrology of glacial Lakes Barlow and Ojibway, *Quaternary Science Reviews*, 13, 945-971.
- Viau, A.E., Gajewski, K., Sawada, M.C. & Fines, P. (2006). Millennial-scae temperature variations in North America during the Holocene. *Journal of Geophysical Research*, 111, 1-46.
- Viereck, L.A. (1970). Forest succession and soil development adjacent to the Chena river in interior Alaska, Arctic and Alpine Research, 2, 1, 1-26.
- Viereck, L.A. (1983). The effects of fire in black spruce ecosystems in Alaska and northern Canada, in R.W. Wein & D.A. MacLean (dir.) The role of fire in Northen Circumpolar Ecosystems, New-York: Willey, p. 201-220.
- Vincent, J.S. (1989). Le Quaternaire du sud-est du Bouclier canadien, in R.J. Fulton (dir.) Le Quaternaire du Canada et du Groenland, Commission géologique du Canada, Géologie du Canada, vol. 1, p. 266-295.
- Vitt, D.H. (2006). Functional characteristics and indicators of boreal peatlands, in R.K. Wieder & D.H. Vitt (dir.) *Boreal Peatland Ecosystems*, Berlin: Springer, p. 9-24.
- Walker, M.J.C., Berkelhammer, M., Björck, S., et al (2012). Formal subdivision of the Holocene series/ epoch: a discussion paper by a working group of INTIMATE (Integration of ice-core, marine and terrestrial records) and the Subcommission on Quaternary Stratigraphy (International Commission on Stratigraphy), Journal of Quaternary Science, 27, 7, 649-659.
- Warner, B.G., Tolonen, K. & Tolonen, M. (1991). A postglacial history of vegetation and bog formation at Point Escuminac, New Brunswick, *Canadian Journal of Earth Science*, 28, 1572-1582.
- Wieder, R.K., Scott, K., Kamminga, K. et al (2009). Postfire carbon balance in boreal bogs of Alberta, Canada, *Global Change Biology*, 15, 63-81.
- Yu, Z., Beilman, D.W. & Jones, M. (2009). Sensitivity of Northern Peatland Carbon Dynamics to Holocene Climate Change. In: Baird, A.J., Belyea, L.R., Comas, X., Reeve, A.S. et Slater, L.D. (Dir.) Carbon Cycling in North Peatlands, Washington: American Geophysical Union, p.55-69.
- Zoltai, S.C., Morrissey, L.A., Livingston, G.P. & de Groot, W.J. (1998). Effects of fires on carbon cycling in North American boreal peatlands, *Environmental Reviews*, 6, 1, 13-24.