



Changements globaux et dynamiques forestières des pessières du Québec au cours des 8000 dernières années à partir d'approches paléoécologiques et biogéochimiques

Carole Bastianelli

► To cite this version:

Carole Bastianelli. Changements globaux et dynamiques forestières des pessières du Québec au cours des 8000 dernières années à partir d'approches paléoécologiques et biogéochimiques. Ecosystèmes. Université Paris sciences et lettres; Université du Québec à Abitibi-Témiscamingue, 2018. Français. NNT : 2018PSLEP044 . tel-02165034

HAL Id: tel-02165034

<https://theses.hal.science/tel-02165034>

Submitted on 25 Jun 2019

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

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

THÈSE DE DOCTORAT

de l'Université de recherche Paris Sciences et Lettres
PSL Research University

Préparée dans le cadre d'une cotutelle entre
l'École Pratique des Hautes Études
et l'Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue

Changements globaux et dynamiques forestières des pessières du
Québec au cours des 8000 dernières années à partir d'approches
paléoécologiques et biogéochimiques

École doctorale de l'EPHE – ED 472

Spécialité : DYNAMIQUE DES MILIEUX NATURELS ET
ANTHROPISES PASSÉS ET ACTUELS

COMPOSITION DU JURY :

M. Jérôme POULENARD
Université de Savoie
Président du Jury

M. Laurent MILLET
Université de Franche-Comté
Rapporteur

M. Hugo ASSELIN
Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue
Examinateur

Mme Christelle HÉLY
École Pratique des Hautes Études
Directrice de thèse

M. Yves BERGERON
Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue
Codirecteur de thèse

M. Adam A. ALI
Université de Montpellier
Examinateur

M. David PARÉ
Service Canadien des Forêts
Examinateur

Soutenance de

Carole BASTIANELLI

Prévue le 9 Novembre 2018

Dirigée par :

Christelle HÉLY

Yves BERGERON

Co-encadrée par :

Adam A. ALI

David PARÉ



École Pratique
des Hautes Études

PSL
RESEARCH UNIVERSITY PARIS

UQAT
UNIVERSITÉ DU QUÉBEC
EN ABITIBI-TÉMISCAMINGUE

REMERCIEMENTS

Début 2013, j’entendais à la radio les bons mots de Stéphane Hessel « Notre but sur cette planète est de comprendre ce qui nous entoure et d’en être suffisamment proches pour le préserver ». Une phrase qui définit bien la base de mon parcours académique et de mon orientation professionnelle, et explique pourquoi et comment j’en suis arrivée là aujourd’hui. Je n’aurai probablement jamais une compréhension suffisamment complète des lois et phénomènes naturels pour prétendre « sauver la planète », mais cette thèse devrait me fournir des acquis et un grade qui, je l’espère, m’aideront et me donneront la légitimité nécessaire dans mes futures missions pour participer à la conservation des écosystèmes et pour évaluer les enjeux et pressions auxquelles ils sont soumis afin d’en minimiser les conséquences.

Tout ce travail de thèse n’aurait été ni possible ni aussi abouti sans la contribution, l’aide, le soutien, les conseils, les encouragements, de si nombreuses personnes que je tiens à remercier avec sincérité et beaucoup de reconnaissance.

Il y a celles et ceux qui m’ont formée, orientée et sont à l’origine de mon projet de thèse. Merci à ma directrice et à mes (co-)directeurs et de thèse. Merci à Adam Ali, pour sa disponibilité et sa réactivité, son accompagnement, ses conseils, la transmission de son expertise sur les régimes de feux passés, sa confiance en moi et pour m’avoir souvent encouragée à aller plus loin. Merci à Christelle Hély pour sa bienveillance, son exigence pointue, formatrice et nécessaire à ma progression, son recul et son expertise sur les dynamiques des écosystèmes. Merci à Yves Bergeron pour ses remarques toujours pertinentes et justes, pour avoir suivi mon projet de prêt tout en étant loin et pour toutes les bonnes références sur les feux et l’aménagement en forêt québécoise. Merci à David Paré pour son encadrement et sa disponibilité, lorsque j’étais à Québec et lorsque je n’y étais plus, ses corrections toujours approfondies, sa confiance, et la transmission de son expertise en biogéochimie ayant grandement participé à ma formation. C’est une équipe parfaitement complémentaire, à la fois dans les champs disciplinaires et dans les rôles de supervision, qui m’a encadrée au cours de ces trois années. Je ne saurai assez reconnaître la chance que j’ai eue de travailler avec eux, ensemble, car qui est passé par là sait à quel point la coopération en

bonne entente est primordiale au bon déroulement d'un projet. Je n'ai jamais souffert d'avoir 4 encadrant·e·s, bien au contraire.

Il y a celles et ceux qui m'ont donné les moyens de réussir. Merci tout d'abord à la commission des formations doctorales (CFD) du corps des IPEF d'avoir validé mon parcours professionnel et de m'avoir offert l'opportunité de réaliser cette formation complémentaire par la recherche (FCPR) en premier poste. Merci à AgroParisTech de l'avoir financée. Merci aux corps des IPEF d'encourager le développement des expertises individuelles, et de reconnaître de façon exemplaire la formation doctorale comme une véritable première expérience professionnelle. Merci aux autres organismes ayant financé des étapes, projets, déplacements et formations réalisés au cours de cette thèse : le Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG), le Centre d'étude de la forêt (CEF), le projet européen FP7-PEOPLE-2013-IRSES-NEWFOREST, l'Université Paris Sciences et Lettres (PSL) et l'École Pratique des Hautes Études (EPHE).

Il y a celles et ceux qui m'ont encouragée à partager ma passion et à communiquer sur mes travaux, et celles et ceux dont les retours me permettent de les rendre meilleurs. Merci à Jérôme Poulenard, Laurent Millet et Hugo Asselin pour leur intérêt porté à mon projet de thèse et d'avoir accepté de lire, rapporter, examiner, évaluer et questionner mon travail. Merci également à Maria-Fernanda Sanchez Goñi pour ses questions et retours qui me sont parvenus. Merci aux réviseurs anonymes et à leurs retours constructifs qui m'ont permis de perfectionner mes deux premiers articles. Merci au comité d'organisation du concours de MT180 de PSL de m'avoir fait confiance, accompagnée dans ce défi et offert l'opportunité de présenter mes travaux de cette façon. Merci à Alexandra de Kaenel pour sa formation, son accompagnement et tous ses conseils sur la vulgarisation et la prise de parole en public à cette occasion.

Il y a celles et ceux m'ont accompagnée dans les démarches, et ont suivi mon parcours doctoral. Merci à Alexandre Péry pour sa supervision, sa bienveillance et son écoute. Merci à Hugo Asselin pour la coordination du programme de doctorat sur mesure et sa capacité à trouver des réponses à chaque situation. Merci à Sophie Le Calvar, Danièle Laporte, Danielle Charron, Marie-Hélène Longpré et Chantal Gaine pour toute leur aide dans les démarches administratives.

Il y a celles et ceux qui m'ont aidée dans des étapes cruciales. Merci à Julien Béguin pour ses conseils et bons mots en première année, et pour ses apports considérables en statistiques.

Merci à Serge Rousseau pour son aide précieuse dans la réalisation des analyses géochimiques au CFL et pour sa bonne humeur. Merci à Pierre Grondin, pour sa participation à l'organisation des campagnes de terrain, pour m'avoir enseigné mes premières connaissances sur la forêt boréale et pour ses cours de conduite de pick-up, à 50 pas 51. Merci à Dave Gervais, Raynald Julien, Sébastien Dagnault, Evrard Kouadio, Olivier Blarquez, Pierre Clouâtre, Benoît Gaudreau et Samuel Alleaume pour leur aide sur le terrain, indispensable, précieuse, agréable et formatrice. Merci à Benoît Brossier de m'avoir enseigné sa passion pour la dendro et d'avoir fait tout son possible pour me la transmettre. Merci à Sandrine Canal pour la formation à l'analyse de charbons, pour avoir géré toute la logistique du laboratoire de sédimento et pour nos discussions les yeux dans le microscope. Merci à Laure Paradis et à Véronique Poirier pour leurs aides et recommandations lors des analyses de cartographie SIG. Merci à Isabelle Lamarre et Paul Jasinski pour la relecture de l'anglais de mes articles. Merci à Paul del Giorgio pour les cours de lectures dirigées et les discussions constructives sur les dynamiques de transfert de matière dans les bassins versants.

Il y a celles et ceux qui ont participé à mon soutien quotidien et à l'ambiance générale agréable de travail. Merci à mes collègues et ami·e·s doctorant·e·s. Merci à Benjamin et Marine, Émeline et Raph, pour nos folles aventures et tant de bons moments à Québec. Merci à Cheïma, Gwen, Stéphanie, Marion, Benjamin, Cécile, Jérôme et Christophe pour l'ambiance au bureau des docs #21. Merci à tous les collègues de l'ISEM, pour les moments partagés et tous les conseils grappillés à mesure de discussion : merci Sylvie, Séverine, Odile, Lucie, Allowen, Sébastien et Laurent.

Il y a celles et ceux qui m'ont distraite tout au long de ma thèse, avec qui j'ai partagé de bons et grands moments et m'ont parfois aidé à tenir dans les moments difficiles. Merci aux pelov·e·s. Vous êtes super·e·s. Merci pour tous les souvenirs, pour les magical Mondays, pour les bdb, les poireaux, les blettes, et les abricots. Merci Sara, Laura, Guillaume, Fanny, Clément, Clément, Marlène, Simon, Léonie, Théo, Cici, Augustin, Avelyne, Camille, et Tomàs. Bidpud. Merci aussi aux licornetti·e pour les spritz partagés et pour m'avoir transmis *tant d'amour et de valeurs* dont je saurai avec justesse m'inspirer au cours de ma carrière. Merci Laure-Anne, Maiwenn, Antoine, Cyril, Emma, Pierre-Yves, Domi, Mathieu, Inravi, Vincent, Jean, Hélène, Joachim, Xavier et Jérôme. Merci Katell, Morgane, Béné et Lucie, pour être toujours aussi proches, fidèles, et complices malgré la distance et le temps qui manque. Merci Marianne, Iris, Manuella et Noémie pour les moments qui m'ont permis de m'évader et de prendre du recul. Et merci à Charline, Alex et Guillaume pour m'avoir accompagnée,

distraite, informée et fait rire pendant toutes ces longues heures de préparation en laboratoire et de microscopie.

Il y a celles et ceux qui sont inconditionnellement encourageants et solidaires. Merci à tous les Bastia, aux Milon et aux Vlaemynck. Merci à mes mamys pour toute la fierté qu'elles expriment et qui me donne tant de courage. Merci Mamy pour les fameuses dictées d'été qui sont à l'origine de ma force de travail. Merci à mes grands-parents et mes parents de m'avoir offert un cadre d'épanouissement personnel qui a beaucoup contribué à la réussite de mes études, pour leurs encouragements et pour m'avoir permis de suivre une voie choisie, librement, avec leurs approbations inconditionnées. Merci à mon « p'tit » frère, Ludo, que j'aime tant, qui me soutient et me supporte toujours, pour tout, partout.

Et puis *il y a celle qui fait tout cela à la fois depuis bientôt 30 ans*, et pour qui un seul merci ne serait pas suffisant. Je t'aime Maman.

AVANT-PROPOS

Cette thèse est construite autour de 3 étapes chronologiques de recherche fondamentale. Chacune de ces étapes fait l'objet d'une publication scientifique, publiée pour la première étape, en cours de révision pour la deuxième étape ou soumise (à ce jour) pour la dernière étape, dans des journaux internationaux avec comité de lecture. Ce manuscrit de thèse présente donc ces articles (chapitres 2 à 4) dans leur contexte (chapitre 1) et discute les travaux présentés (chapitre 5). Le matériel supplémentaire propre à chaque article est annexé dans les appendices tel qu'il a été présenté lors des soumissions.

Chapitre 1 – Introduction générale

Chapitre 2 – Bastianelli, C., Ali, A. A., Beguin, J., Bergeron, Y., Grondin, P., Hély, C., & Paré, D. (2017). Boreal coniferous forest density leads to significant variations in soil physical and geochemical properties. *Biogeosciences*, 14(14), 3445. (DOI:10.5194/bg-14-3445-2017)

Chapitre 3 – Bastianelli, C., Ali, A. A., Bergeron, Y., Hély, C., Paré, D. (en révision). Tracking open versus closed-canopy boreal forest in the geochemistry of lake sediment deposits. *Soumis à Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*.

Chapitre 4 – Bastianelli, C., Hély, C., Bergeron, Y., Paré, D., Ali, A. A. (soumis). Increase in wildfires could jeopardize the resilience of boreal forests as shown by a 4000-4500-year-old ecosystem disruption. *Soumis à Proceedings of the National Academy of Sciences*.

Chapitre 5 – Discussion générale et conclusions

Cette structuration par article a l'avantage de présenter des travaux déjà reconnus ou en cours d'évaluation par des pairs de la communauté scientifique, mais il impose un rappel du contexte à chaque étape. Il est donc probable que la lecture de ce manuscrit fasse apparaître quelques redondances inévitables, dans les introduction et discussion générales, dans le corps des différents articles et dans le matériel supplémentaire.

Je suis la première auteure de tous les chapitres présentés, encadrée, conseillée, corrigée, relue et soutenue par ma directrice, mon directeur et mes co-directeurs – Christelle Hély, Yves Bergeron, Adam Ali et David Paré –, ainsi que toutes les collaboratrices et tous les collaborateurs ayant participé aux différents chapitres. Avec leur aide, j'ai réalisé toutes les étapes de cette thèse : de la collecte des données de terrain à la soumission des articles. Parmi les co-auteurs extérieurs à mes encadrants, Pierre Grondin a participé à la prospection des sites d'étude et à l'organisation des campagnes de terrain pour la récolte des données. Julien Béguin m'a éclairée de son expertise en statistiques pour les analyses et la rédaction du chapitre 2.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS -----	iii
AVANT-PROPOS -----	vii
TABLE DES MATIÈRES -----	ix
LISTE DES FIGURES-----	xiii
LISTE DES TABLEAUX-----	xv
LISTE DES ABRÉVIATIONS, SIGLES ET ACRONYMES -----	xvi
RÉSUMÉ DE LA THÈSE-----	xvii
CHAPITRE 1. INTRODUCTION GÉNÉRALE -----	1
1.1 Contexte d'étude : la forêt boréale-----	2
1.1.1 Importance écologique et socio-économique de la forêt boréale -----	2
1.1.2 Dynamique des perturbations, des successions et de régénération de la forêt boréale -----	2
1.1.3 Cas d'étude : les pessières au nord du Québec -----	4
1.1.4 Seuils de résilience et états alternatifs stables -----	6
1.1.5 Prospectives et dynamiques futures dans un contexte de changements globaux -----	9
1.2 Méthodologie d'étude : approches paléoécologiques et biogéochimiques-----	10
1.2.1 Intérêt de la paléoécologie-----	10
1.2.2 Recherche et développement de proxys biogéochimiques-----	11
1.2.3 Reconstitution du régime des paléo-feux par analyses de méso-charbons	14
1.3 Zone d'étude : localisation et design expérimental-----	16
1.4 Hypothèses et objectifs d'étude -----	18
CHAPITRE 2. BOREAL CONIFEROUS FOREST DENSITY LEADS TO SIGNIFICANT VARIATIONS IN SOIL PHYSICAL AND GEOCHEMICAL PROPERTIES -----	21
2.1 Abstract -----	22
2.2 Résumé -----	23
2.3 Introduction -----	24

2.4	Materiel and methods-----	26
2.4.1	Study sites-----	26
2.4.2	Soil sampling and treatment-----	28
2.4.3	Geochemical analyses-----	29
2.5	Results and discussion-----	32
2.5.1	Soil profile analysis-----	32
2.5.2	Soil chemical properties -----	34
2.5.3	Fe and Al reactive species in mineral horizons-----	35
2.5.4	Phosphorus distribution -----	37
2.5.5	Relations between B and C horizons-----	37
2.5.6	Covariance between vegetation and soil geochemical variables -----	39
2.5.7	Differences in soil geochemistry at the site scale -----	41
2.5.8	Total element stocks in the soil -----	43
2.5.9	Biological influence -----	43
2.5.10	Soil, climate and vegetation dynamics -----	44
2.6	Conclusions -----	46
2.7	Acknowledgements. -----	47
2.8	References-----	47
CHAPITRE 3. TRACKING OPEN VERSUS CLOSED-CANOPY BOREAL FOREST IN THE GEOCHEMISTRY OF LAKE SEDIMENT DEPOSITS-----		55
3.1	Abstract-----	56
3.2	Résumé -----	57
3.3	Introduction -----	58
3.4	Materials and Methods -----	59
3.4.1	Study area -----	59
3.4.2	Soil and sediment geochemical analyses -----	60
3.4.3	Data treatment and statistical analyses-----	62
3.5	Results and Discussion -----	62
3.5.1	Geochemistry and chronology -----	62
3.5.2	Comparisons between lakes and soils geochemistry in LW and MF-----	65

3.5.3	Links between geochemical variables in sediments and tree density of the watershed -----	70
3.5.4	Stabilization of sediment properties with depth -----	71
3.6	Perspectives and conclusion -----	72
3.7	Acknowledgments -----	73
3.8	References-----	74
CHAPITRE 4. INCREASE IN WILDFIRES COULD JEOPARDIZE THE RESILIENCE OF BOREAL FORESTS AS SHOWN BY A 4500-4000-YEAR-OLD ECOSYSTEM DISRUPTION-----		79
4.1	Abstract -----	80
4.2	Résumé -----	81
4.3	Significance -----	82
4.4	Introduction -----	82
4.5	Results and discussion-----	83
4.5.1	Linking fire regime activity and variations in sediment geochemistry-----	84
4.5.2	Evidence for a disruption of ecosystem equilibrium 4500-4000 years ago -- -----	87
4.5.3	Inception and persistence of the current LW in Northern Quebec-----	89
4.5.4	Towards a better insight of boreal forest dynamics and resilience limitations -----	90
4.6	Conclusion -----	92
4.7	Materials and methods-----	93
4.8	Acknowledgments -----	94
4.9	References-----	94
CHAPITRE 5. DISCUSSION GÉNÉRALE ET CONCLUSIONS -----		99
5.1	Apports de la paléoécologie et de la géochimie dans la compréhension de la dynamique des systèmes -----	99
5.2	Rôle des interactions climat-feu-végétation dans la résilience des écosystèmes forestiers boréaux -----	102
5.2.1	Équilibre du système climat-feu-végétation -----	103
5.2.2	Système climat-feu-végétation à l'échelle du paysage -----	105
5.3	Cas appliqué de l'ouverture de la pessière boréale -----	106

5.3.1	Rôle des feux et défaut d'héritage -----	106
5.3.2	Les MF et les LW : des états alternatifs stables ? -----	108
5.3.3	Projections futures -----	110
5.4	Implications pour l'aménagement et perspectives-----	112
5.4.1	Définir la santé des écosystèmes -----	112
5.4.2	Vers un aménagement écosystémique et écocentré des forêts boréales--	113
5.4.3	Stratégies de lutte contre l'ouverture de la pessière boréale -----	114
5.5	Perspectives -----	120
APPENDICE A.	SUPPLEMENTARY DATA -----	123
APPENDICE B.	SUPPLEMENTARY DATA-----	127
APPENDICE C.	SUPPLEMENTARY DATA-----	135
APPENDICE D.	SUPPORTING INFORMATION FOR MATERIAL AND METHODS-----	145
RÉFÉRENCES -----		149

LISTE DES FIGURES

Figure 1.1	Domaines bioclimatiques de la pessière à mousses et de la pessière à lichens au Québec, Canada -----	5
Figure 1.2	Représentation schématique des états alternatifs stables (EAS) -----	8
Figure 1.3	Étapes méthodologiques pour l'investigation et le développement de proxys géochimiques en paléoécologie -----	14
Figure 1.4	Reconstitution de la dynamique des feux et de la végétation des écosystèmes au cours du temps à partir de longues séquences sédimentaires -----	15
Figure 1.5	Localisation des sites d'études et design expérimental -----	17
Figure 2.1	Overview of the study area and sites -----	29
Figure 2.2	Soil profiles in mf and lw plots-----	33
Figure 2.3	Distribution of chemical compounds in the FH horizon in lichen woodland and moss forest plots (lw and mf, respectively) -----	34
Figure 2.4	Distribution of chemical compounds in the B horizon in lichen woodland and moss forest plots (lw and mf, respectively) -----	35
Figure 2.5	Distribution of Fe and Al species concentrations in the B horizon of lw and mf plots. Boxplots represent the distribution around the median values -----	36
Figure 2.6	Comparison of horizons B:C ratios in lw and mf plots -----	38
Figure 2.7	Graphical projection of partial least squares canonical analysis (PLSCA) results in the B horizon at the plot scale -----	40
Figure 2.8	Graphical projection of homogeneity of multivariate dispersions of data around ecosystem-type centroids (principal coordinates analysis)-----	42
Figure 2.9	Schematic illustration of feedback processes between stand biomass (basal area and/or density) and soil biogeochemistry as a consequence of climatic conditions based on the present study interpretations.-----	45
Figure 3.1	Time series profiles of geochemical elements in lakes with age -----	64
Figure 3.2	Comparison between soil and sediment geochemistry in LW and MF environments-----	65

Figure 3.3	Carbon accumulation rates in lakes at short term scale (0-200 cal. yr BP) and millennial scale (200-1000 cal. yr BP)	67
Figure 3.4	Fluctuations of Al _{oxa} , δ ¹³ C and C:N in MF and LW sediments (0-1000 cal. yr BP)	71
Figure 4.1	Location of the study area and schematic representation of the experimental design	83
Figure 4.2	Local fire regime and geochemical element variations along the sediment profile of 5 study lakes over the last two millennia	85
Figure 4.3	Holocene regional FRI and geochemistry variation profiles obtained from 4 lakes	87
Figure 4.4	Synthetic scheme of fire impacts on ecosystem equilibrium and geochemical properties in MF and LW	92
Figure 5.1	Schéma synthétique des interactions réciproques au sein du système climat-feu-végétation et de leurs impacts sur les propriétés physico-chimiques du sol et des sédiments	103
Figure 5.2	Ouverture de la pessière boréale à l'échelle du paysage	108
Figure 5.3	Représentation schématique des états stables et instables de la forêt boréale au nord du Québec	110

LISTE DES TABLEAUX

Table 2.1	General information and description of the six sites of study -----	28
Table 2.2	Characteristics of FH and B horizons in mf and lw plots -----	33
Table 2.3	Intragroup community indexes of soil physico-geochemical variables relative to orthogonal canonical components of vegetation variables-----	39
Table 2.4	Intragroup community indexes of vegetation variables relative to orthogonal canonical components of soil physico-geochemical variables-----	40
Table 2.5	Results of PERMANOVA on the ecosystem types and geochemical variables (MF vs. LW) -----	42
Table 2.6	Carbon and nitrogen stocks contained in FH and B horizons -----	43
Table 4.1	Cross-correlation coefficients at lag 0 for composite variables -----	88

LISTE DES ABRÉVIATIONS, SIGLES ET ACRONYMES

	<i>Signification française</i>	<i>Signification anglaise</i>
AFE	Aménagement forestier écosystémique	
ANOVA	Analyse de variance	<i>analysis of variance</i>
BC	Cations « basiques »	<i>Base cations</i>
BP	Avant présent	<i>Before Present</i>
CCNUCC / UNFCCC	Convention-cadre des Nations unies sur les changements climatiques	<i>United Nations Framework Convention on Climate Change</i>
CEC	Capacité d'échange cationique	<i>Cation-exchange capacity</i>
CHAR	Taux d'accumulation de charbons	<i>Charcoal accumulation rate</i>
CI	Index de cristallinité	<i>Crystallinity index</i>
COP	Conférence des parties	<i>Conference of the Parties</i>
CRI	Espèces cristallines	<i>Crystalline species</i>
EAS	État alternatif stable	<i>Alternative stable state</i>
FRI	Intervalle de retour de feu	<i>Fire return interval</i>
GES	Gaz à effet de serre	
GIEC / IPCC	Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat	<i>Intergovernmental Panel on Climate Change</i>
ICP-AES	Spectrométrie d'émission atomique à plasma à couplage inductif	<i>Inductively Coupled Plasma – Atomic Emission Spectroscopy</i>
LW	Pessière à lichens	<i>Lichen woodland</i>
MF	Pessière à mousses	<i>Moss forest</i>
MO/OM	Matière organique	<i>Organic matter</i>
PERMANOVA	Analyse multivariée de variance par permutation	<i>Permutational multivariate analysis of variance</i>
PLSCA	Analyse canonique par régression des moindres carrés partiels	<i>Partial least square canonical analysis</i>
SRO	Espèces chimiques amorphes inorganiques (après extractions, pour le fer et l'aluminium)	<i>Short-range order species</i>

RÉSUMÉ DE LA THÈSE

Les changements globaux passés, actuels et futurs ont eu, ont et auront des influences sur la composition et la structure des écosystèmes. Une compréhension accrue des mécanismes de résilience des écosystèmes face aux perturbations est donc indispensable pour comprendre les phénomènes actuels, anticiper les changements futurs et adapter judicieusement la gouvernance environnementale. Dans ce cadre, les écosystèmes forestiers ont un intérêt majeur en raison de leur multifonctionnalité, e.g. par leur rôle dans la régulation et l'atténuation des changements climatiques ou dans la provision de services écosystémiques économiques, écologiques et sociaux. Le biome boréal, qui couvre un tiers des forêts mondiales, est représentatif de ces enjeux et est actuellement soumis à des pressions climatiques et anthropiques qui compromettent sa résilience. L'ouverture actuel de la pessière (forêt majoritairement composée d'épinettes noires, *Picea mariana*) au nord du Québec matérialise ces enjeux dans la mesure où une transition entre un écosystème forestier dense, efficace producteur de ressources naturelles exploitables et séquestrateur de carbone (la pessière à mousses) est graduellement remplacé par un écosystème forestier moins dense, et donc moins efficient sur la provision de ces services (la pessière à lichens). L'hypothèse actuelle des scientifiques et gestionnaires adressant la problématique de cette ouverture repose sur une augmentation de l'activité des feux qui serait responsable d'accidents de régénération et de la pérennisation locale puis régionale de pessières à lichens au détriment des pessières à mousses. Ces écosystèmes sont considérés comme étant des états pouvant coexister dans des conditions environnementales similaires, dont la stabilité dépend de la fréquence des feux, perturbation naturelle majeure qui entretient la dynamique des écosystèmes forestiers boréaux.

Dès lors, l'ambition générale de cette thèse est d'examiner les dynamiques passées de la végétation en lien avec le régime des feux dans une zone à la transition entre les domaines bioclimatiques de la pessière à mousses et de la pessière à lichens au cours du temps. Pour ce faire, la thèse s'est concentrée sur la recherche et le développement d'outils innovants permettant de retracer la structure et la composition présentes et passées des écosystèmes terrestres en paléoécologie. L'utilisation d'indicateurs géochimiques s'est ainsi révélée particulièrement pertinente pour appréhender la problématique générale, non sans représenter

un challenge méthodologique. La thèse s'est chronologiquement focalisée sur 3 objectifs, correspondant à trois chapitres : (i) l'identification de variations dans la composition géochimique des sols des pessières à lichens et des pessières à mousses, au regard des interactions sol-végétation-climat, (ii) l'étude de la projection de ces variations dans les enregistrements sédimentaires des lacs de bassins versants afin de calibrer le signal des marqueurs géochimiques pouvant être utilisés comme proxys paléoécologiques, pour (iii) la reconstruction de la dynamique de végétation passée en lien avec les fluctuations du régime de feux au cours de l'Holocène, afin d'alimenter la compréhension des interactions climat-feu-végétation de la pessière boréale.

La résilience des écosystèmes réside dans l'équilibre des interactions sol-végétation-climat. Le premier chapitre démontre ainsi que dans les pessières à lichens et les pessières à mousses, la végétation et les conditions microclimatiques entretiennent et sont entretenues par des propriétés physiques et chimiques des sols qui leur sont spécifiques. Les pessières à mousses présentent notamment des sols plus riches en matière organique et en nutriments, qui stockent deux à trois fois plus de carbone à l'échelle du paysage que les pessières à lichens.

Les différences dans la structure et la composition des écosystèmes et dans les paramètres géochimiques qui en découlent ont des répercussions sur les flux et transferts de matière, tant en quantité qu'en qualité, des écosystèmes terrestres aux écosystèmes lacustres. Ainsi le deuxième chapitre montre que les sédiments lacustres enregistrent des signaux différents en fonction de la nature des écosystèmes terrestres et identifie certains éléments géochimiques, notamment les marqueurs de l'origine terrestre de la matière organique et de l'état de développement du sol, comme des indicateurs prometteurs pour suivre l'histoire de la végétation au cours du temps.

Fort de la calibration de ces nouveaux proxys géochimiques, le troisième chapitre reconstruit l'histoire de la végétation au cours de l'Holocène dans des sites d'étude situés dans la zone de transition entre pessière à mousses et à lichens au nord-est du Québec. Les relations entre les variations dans la géochimie des sédiments lacustres et les fluctuations du régime des feux permettent de mettre en évidence un lien entre la structure de la végétation terrestre et le temps de retour entre deux feux consécutifs. En particulier une rupture majeure, observée autour de 4500-4000 ans calibrés avant présent, permet d'identifier une ouverture des écosystèmes forestiers à cette période.

Nos résultats permettent donc de préciser l'histoire de la végétation au nord du Québec en lien avec les variations de fréquence de feux. De précédentes études menées dans la région avaient estimé que les écosystèmes en place dans la région il y a 6000 ans étaient constitués d'une pessière à mousses dense, dont la localisation de la limite nord était semblable à celle observée actuellement et d'une pessière noire plus ouverte, au nord de cette limite, dont la densité était néanmoins plus importante que celle de la pessière à lichens actuelle et dont le couvert au sol était de nature arbustive. En cohérence avec ces observations, la rupture mise en évidence sur nos sites témoigne de la formation des pessières à lichens actuelles il y a 4500-4000 ans, et d'une stabilisation de ces écosystèmes au nord de la limite en raison de la superposition de l'augmentation de la fréquence des feux, et de l'installation de conditions climatiques défavorables à la récupération d'écosystèmes denses au début de la période du Néoglaciale. La compréhension des mécanismes et interactions au sein du système climat-feu-végétation discutés dans cette thèse propose que le destin et la transition des écosystèmes dépendent fortement des conditions initiales environnementales (topographie et climat) et de l'héritage laissé par les écosystèmes post-perturbation.

In fine, cette thèse discute les mécanismes et conditions de stabilité et de résilience des écosystèmes forestiers boréaux, en particulier au regard des régimes actuels de perturbations, afin d'identifier des pistes d'aménagement. Elle conclue que la résilience des écosystèmes peut être fortement compromise par la superposition de perturbations. Ainsi, dans le contexte de changements climatiques actuels, face au risque d'augmentation de l'activité de feux et aux besoins socio-économiques d'exploitation de la ressource forestière, les orientations de gestion de la forêt boréale canadienne doivent être particulièrement vigilantes sur les mesures à adopter pour maintenir la résilience des écosystèmes existant et ne pas les entraîner vers des états précaires, engendrant des préconditions d'effondrement. Les recommandations principales visent à prôner une gestion adaptative face aux perturbations naturelles, multifonctionnelle permettant de répondre à la dichotomie des enjeux économiques et écologiques et en synergie avec des mesures à large échelle de lutte, d'atténuation et d'adaptation aux changements climatiques.

Mots-clés : Holocène, paléoécologie, biogéochimie, régime des feux, résilience, forêt boréale, changements climatiques, dynamiques forestières

Chapitre 1.

INTRODUCTION GÉNÉRALE

« Comprendre le passé pour agir dans le présent et anticiper le futur ». La confrontation des problématiques environnementales actuelles se doit de reposer sur ce paradigme, admettant que le monde a changé, que le monde change et que le monde changera. Les écosystèmes sont des entités dynamiques, soumises à des pressions de changements, graduels ou soudains, des paramètres abiotiques, comme le climat, les conditions environnementales, les apports en nutriments, les perturbations, la fragmentation des habitats, etc. (Levin, 1998 ; Scheffer et al., 2001). Parallèlement, les forces d'adaptation des écosystèmes permettent une modulation des réponses de leurs composantes biotiques, en termes de structure, de composition, d'interactions internes et externes qui permet d'assurer leur maintien, ou résilience (Holling, 1986 ; Elmquist et al., 2003).

Le contexte actuel d'anthropisation de l'environnement soumet en sus les écosystèmes à de fortes pressions et altérations façonnées par l'espèce ingénier humaine (Lawton & Jones, 1995 ; Wackernagel & Rees, 1998 ; Goudie 2013). Les modifications apportées à nos écosystèmes, de la petite à la plus grande échelle, ont des répercussions et des effets en cascade. Aussi les changements climatiques, les interventions d'aménagement, d'exploitation, de protection, etc., se compensent ou se superposent par interactions et influences réciproques (Rosa et al., 2004). Le moteur anthropique devient alors un facteur de changements qui prend une ampleur considérable (IPCC, 2014 ; UNEP, 2016), dont certaines conséquences pourraient bien dépasser les capacités d'adaptation et de régénération naturelles des écosystèmes (Rockström et al., 2009). Se pose alors la question de la résilience future des écosystèmes.

Les décisions d'aujourd'hui sur l'environnement, ou dans tout autre domaine qui s'y répercute, auront des conséquences sur les écosystèmes et la planète de demain, d'après-demain et de bien plus tard. Face à ce constat, il devient urgent de comprendre le fonctionnement, l'écologie, les interactions réciproques, les modalités de renouvellement, la résilience des écosystèmes et de leurs ressources naturelles pour les gérer au mieux et les conserver. Cela

passe par l'étude des conséquences de certains phénomènes, comme les changements climatiques et perturbations, sur les écosystèmes afin de garantir leur durabilité. Le monde change, et l'on y peut quelque chose. « Comprendre le passé pour agir dans le présent et anticiper le futur ».

La paléoécologie est une science faisant usage d'enregistrements fossiles et appel à de multiples disciplines, permettant d'adresser ces enjeux, et dont les conclusions peuvent prétendre apporter quelques éléments pour y répondre (Brenchley et al., 1998). C'est dans ce cadre que s'inscrit cette thèse, au moyen d'une approche scientifique centrée sur l'étude de la dynamique passée d'écosystèmes forestiers boréaux, aujourd'hui soumis à des pressions climatiques, anthropiques et à des variations de régimes de perturbations.

1.1 CONTEXTE D'ÉTUDE : LA FORÊT BORÉALE

1.1.1 IMPORTANCE ÉCOLOGIQUE ET SOCIO-ÉCONOMIQUE DE LA FORÊT BORÉALE

La forêt boréale est l'un des biomes les plus larges de la planète et est considérée comme l'un des derniers grands biomes « intacts » qui peuvent encore être protégés (Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, 2008). Elle couvre 12 millions de km², représente 32% des forêts mondiales, et stocke 20% du carbone forestier mondial (Hogg, 2002 ; Pan et al., 2011 ; Brandt et al., 2013). Les forêts fournissent de nombreux biens et services écosystémiques, bénéfiques aux populations humaines locales, régionales et mondiales : e.g. la production de bois pour l'énergie, la construction et la transformation, de produits forestiers non ligneux pour l'alimentation ou la valorisation de produits dérivés, le stockage de carbone, la limitation de l'érosion par le maintien des sols, la purification de l'eau, etc. (Trumbore et al., 2015, Gauthier et al., 2015). Au Canada, la forêt boréale aménagée agirait ainsi comme un puits de carbone à raison de 28 Tg.C.an⁻¹ (Kurz et al., 2013). La filière forestière sur la zone boréale seule couvrirait 60% de la production de bois du Canada, représentant un budget de 26,6 milliards de dollars (\$CAD) (Burton et al., 2006), dont 8,4 milliards participeraient à 4% du PIB de la province du Québec (Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, 2008).

1.1.2 DYNAMIQUE DES PERTURBATIONS, DES SUCCESSIONS ET DE RÉGÉNÉRATION DE LA FORÊT BORÉALE

Comme de nombreux écosystèmes forestiers, la forêt boréale est soumise à des régimes de perturbations en grande partie responsables de la dynamique des successions forestières et de

leur composition spécifique et structurelle (Payette, 1992 ; Angelstam & Kuuluvainen, 2004 ; Johnstone et al., 2010a). Les perturbations sont en effet des moteurs de diversité, de renouvellement et de modelage des paysages (Sousa, 1984 ; Foster et al., 1998). Elles peuvent jouer un rôle d'agent d'entretien des écosystèmes lorsque ceux-ci sont adaptés à leur récurrence, *i.e.* lorsqu'un équilibre des interactions perturbation-climat-végétation s'est établi localement ou régionalement par rétroaction au cours de l'évolution (White, 1979 ; Gutschick & BassiriRad, 2003 ; Seidl et al., 2014). Les perturbations touchant un vaste territoire et destructrices initient ainsi les successions écologiques et fournissent des opportunités à certaines espèces de coloniser le milieu, pouvant mener à différents assemblages de communautés. La composition de la végétation qui s'installe dépend de l'héritage laissé par la végétation en place avant la perturbation (Johnstone et al., 2010a) et s'insère donc plutôt dans le modèle successional de la composition floristique initiale de Egler (1954). Lorsqu'un écosystème est adapté à un régime de perturbations particulier, il peut se maintenir par renouvellements successifs et recouvrement d'un état post-perturbation aux propriétés fonctionnelles et structurelles proches, voire identiques, à celles de l'état pré-perturbation. Cette capacité à perdurer dans le temps en endurant des changements et des perturbations définit la résilience des écosystèmes (Holling, 1973 ; 1996).

Les incendies constituent la perturbation majeure en forêt boréale, et engendrent le plus souvent, en tuant les arbres adultes au moment du passage du feu, des successions de peuplements équiennnes, *i.e.* d'âges réguliers (Payette 1992 ; Johnson, 1996). Dans l'ensemble, les forêts boréales d'Amérique du Nord y sont résilientes en raison de l'adaptation exemplaire de certaines espèces d'arbres aux feux (Keeley & Fotheringham, 2000 ; Schwilk & Ackerly, 2001 ; Bond & Keeley, 2005 ; Johnstone et al., 2010a). Les espèces de conifères sérotineux ou semi-sérotineux sont dotées de cônes qui renferment le stock semencier de la génération suivante, et dont l'ouverture et la libération des graines sont favorisées par, voire nécessitent, la chaleur thermique des incendies (Viereck & Johnston, 1990 ; Pausas et al., 2004). Cette stratégie adaptative permet d'assurer une recolonisation efficace et vaste du milieu post-feu, sur des sols souvent de pauvre qualité nutritionnelle aux hautes latitudes nord, assurant ainsi la continuité de la dominance de ces espèces (Johnstone & Chapin, 2006a ; Greene et al., 2007).

Dans le cas des pessières du Québec, l'espèce dominante, l'épinette noire (*Picea mariana*), est semi-sérotineuse (Viereck & Johnston, 1990 ; Johnstone et al., 2009). Un régime de feux de fréquence et sévérité modérées, dépendant des conditions climatiques et abiotiques du milieu, permet son renouvellement de façon cyclique en succession de peuplements homogènes

(Johnstone et al., 2004). L'établissement d'un nouveau peuplement, arrivé à maturité et ayant accumulé suffisamment de graines pour le cycle suivant prend quelques décennies (Viereck & Johnston, 1990 ; Johnstone & Chapin, 2006a ; Johnstone et al., 2010b). Des feux rapprochés ou trop sévères peuvent cependant compromettre la régénération des pessières boréales pour plusieurs raisons : la banque de graines reconstituée entre deux feux peut être trop faible, ou même inexiste si les arbres sont encore immatures (Johnstone & Chapin, 2006a). Les feux répétés sont également susceptibles d'impacter la qualité et les propriétés des sols (Johnstone & Chapin, 2006b) déterminantes pour la germination des graines (Simard et al., 1998 ; Jayen et al., 2006). Enfin, la sévérité des feux peut avoir des impacts sur la viabilité et les capacités de régénération des semences (Greene et al., 2004 ; 2007 ; Jayen et al., 2006 ; Johnstone et al., 2009).

Les forêts sont donc adaptées et résilientes à certains types et régimes de perturbations, cependant un dépassement des seuils de résilience ou la confrontation à des nouveaux facteurs de stress peut compromettre leur persistance et la durabilité des services qu'elles fournissent (Trumbore, et al., 2015). Tout est une question d'équilibre entre conditions climatiques, conditions environnementales, régimes de perturbations, végétation et sol, permettant aux écosystèmes d'atteindre des états stables. Le rôle des feux en forêt boréale est un facteur inhérent à cette stabilité.

1.1.3 CAS D'ÉTUDE : LES PESSIÈRES AU NORD DU QUÉBEC

Au nord du Québec, la forêt boréale est principalement divisée en deux domaines bioclimatiques : le domaine de la pessière à mousse (MF, *moss forest*) au sud du 52 °N et le domaine de la pessière à lichens (LW, *lichen woodland*) au nord de cette latitude (Figure 1.1). La frontière entre les deux domaines marque sensiblement la limite nordique de la forêt exploitée (Ministère des Ressources naturelles du Québec, 2013).

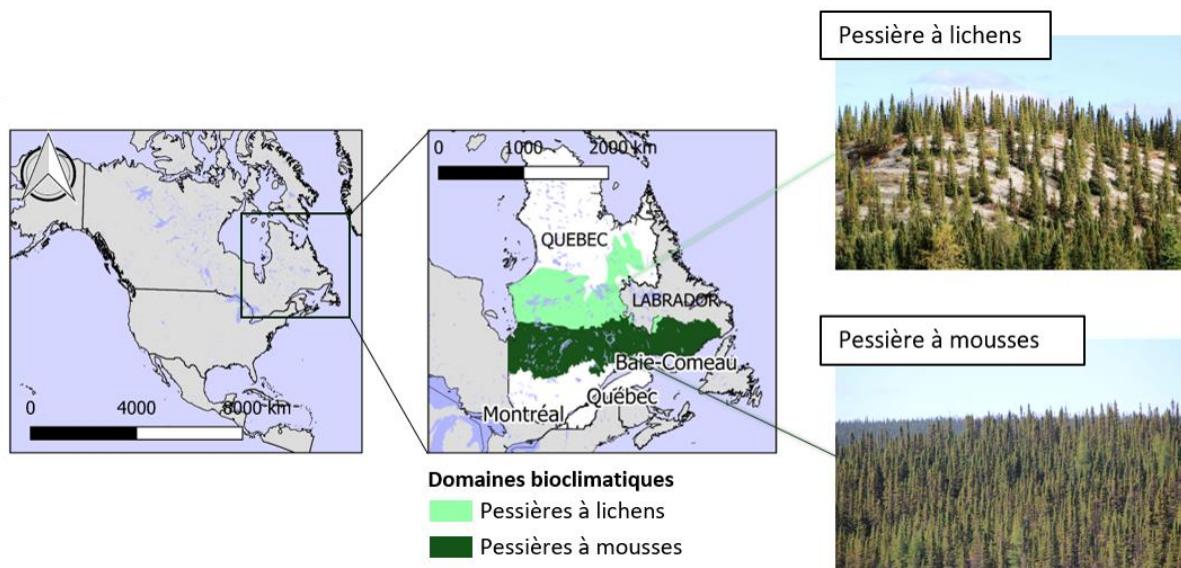


Figure 1.1 Domaines bioclimatiques de la pessière à mousses et de la pessière à lichens au Québec, Canada.

Les deux écosystèmes, MF et LW, bien qu’ayant la même espèce dominante, (*Picea mariana*), ont des caractéristiques structurelles et fonctionnelles différentes. La MF est dense (75% de couvert forestier - Scheffer et al., 2012) et est caractérisée par un tapis au sol de mousses hypnacées (*pleurozium schreberi* et spp.) et/ou occasionnellement de sphaignes dans les parties entourées (*Sphagnum* spp.). La densité des peuplements et la fermeture de la canopée créent des conditions environnementales locales humides et entraînent une forte accumulation de matière organique (MO). La LW possède une densité ligneuse plus faible (10-40% de couvert forestier – Payette et al., 2000) et est dite « ouverte ». Le sol y est en majeure partie couvert de lichens (*Cladonia* spp.). Les LW et MF sont deux écosystèmes qui semblent se maintenir en l’état, stables, et peuvent être présents dans des conditions climatiques et environnementales similaires. Il a été proposé que ces états soient des états alternatifs stables plutôt que des stades d’une même succession écologique (Jasinski & Payette, 2005 ; Côté et al. 2013 ; Payette & Delwaide, 2018). En effet, le renouvellement de l’une ou l’autre des formes d’écosystèmes après perturbation, dépendrait de l’écosystème initial, autant pour les conditions biotiques que abiotiques (Johnstone et al., 2010a ; Seidl et al., 2014). Il a été montré que la production et la germination de graines de *Picea mariana* étaient proportionnelles à la densité du peuplement initial (avant-feu) (Greene & Johnson, 1999). De plus, les conditions microclimatiques générées au sol par les propriétés des tapis lichéniques ou muscinaux entraînent des conditions de germination et de croissance des semis différentes entre les MF et les LW (Pacé, 2017 ; Pacé et al., 2018a). Seule une rupture de stabilité ou d’équilibre, e.g. lors

d'un changement apporté dans le système climat-feu-végétation, pourrait alors entraîner une transition locale entre LW et MF.

Des changements d'états sont justement observés actuellement entre les MF et les LW au nord du Québec. En effet, entre les années 1950 et 2000, le domaine de la MF s'est amoindri de 9%, au profit de l'établissement de jeunes LW, probablement en raison d'un cumul des pressions anthropiques (récolte forestière) et climatiques (changements de régimes des feux dans des conditions plus sèches) (Girard et al., 2008). Ainsi, la superposition de perturbations actuelles compromettrait la résilience des écosystèmes et pourrait permettre le passage d'un état stable à un autre.

1.1.4 SEUILS DE RÉSILIENCE ET ÉTATS ALTERNATIFS STABLES

La notion d'une coexistence possible de communautés ou d'écosystèmes sous différentes formes, stables et alternatives, dans des conditions environnementales similaires émerge dans les années 1960 (Lewontin, 1969). Différentes approches se sont alors confrontées pour la définir (Beisner et al., 2003). Dans ce manuscrit, nous considérerons une perspective centrée sur la dynamique des écosystèmes (*ecosystem perspective*) qui se concentre sur les effets des changements climatiques et environnementaux sur l'état des systèmes (May, 1977 ; Scheffer et al., 2001). Ces changements sont communément progressifs et la réponse des écosystèmes en est graduelle (Scheffer et al., 2001). Les écosystèmes peuvent alors accuser un certain nombre de changements ou supporter une gamme de variations sans que leur stabilité ne soit perturbée. Holling (1973) définit la *stabilité* comme la capacité d'un système à retourner à l'équilibre après une perturbation, c'est-à-dire un évènement ponctuel dans le temps (discret) qui affecte partiellement ou totalement, au moins temporairement l'écosystème en termes de structure et de composition (White & Pickett, 1985). Le système est d'autant plus stable qu'il retourne à l'équilibre rapidement. Si plusieurs changements graduels ou des changements brutaux entraînent un dépassement d'un seuil critique, au-delà duquel la réponse des écosystèmes ne permet plus de revenir à l'état initial, le maintien des écosystèmes dans cet état est compromis, et un autre état stable, possiblement alternatif, se met en place. Holling (1973 ; 1996) définit la *résilience écologique* (*ecological resilience*) comme une mesure de la persistance des systèmes, soit leur capacité à endurer des changements et des perturbations tout en maintenant des relations identiques entre les populations et les variables définissant l'état initial. Conjointement, il définit l'ingénierie de la résilience (*engineering resilience*) comme une mesure du temps de retour d'un écosystème à la stabilité.

Le concept des états alternatifs stables (EAS) se schématise pertinemment par des diagrammes en « cup and ball » (Figure 1.2). Les états stables d'un écosystème correspondent alors à des bassins d'attractions (vallées) vers lesquels le système (balle) tend à se stabiliser. Les états instables sont temporaires et correspondent aux états de transition, lorsque certaines perturbations entraînent le système le long des pentes des bassins d'attraction. Les seuils critiques correspondent aux maxima locaux des paraboles (monts). Les perturbations ponctuelles sévères ou récurrentes, sont typiquement des événements stochastiques pouvant perturber les cycles de stabilité des EAS et provoquer un basculement vers l'un ou l'autre des bassins d'attractions (Scheffer & Carpenter, 2003).

Les EAS sont hystérétiques : lors d'un changement d'EAS, il ne suffit pas de restaurer les conditions environnementales précédentes pour retourner à l'EAS initial (Scheffer et al., 2001). Cette assertion découle intrinsèquement du fait que les EAS peuvent coexister dans des conditions similaires. Aussi, le basculement d'un état stable à un autre et celui en sens inverse ne se font pas forcément de la même façon : différents moteurs, énergie, conditions ou temps peuvent entrer en jeu.

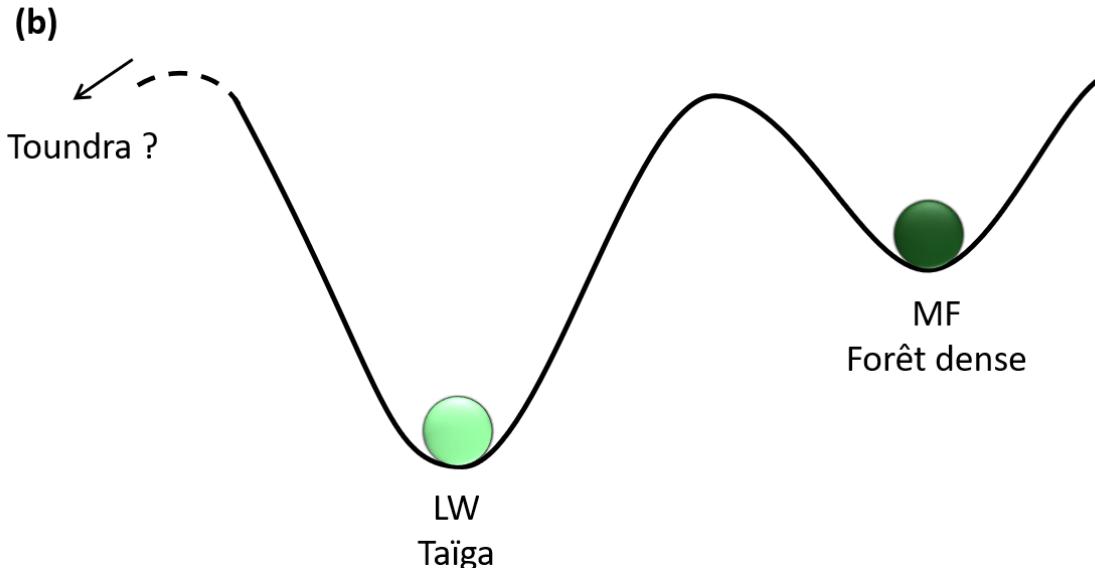
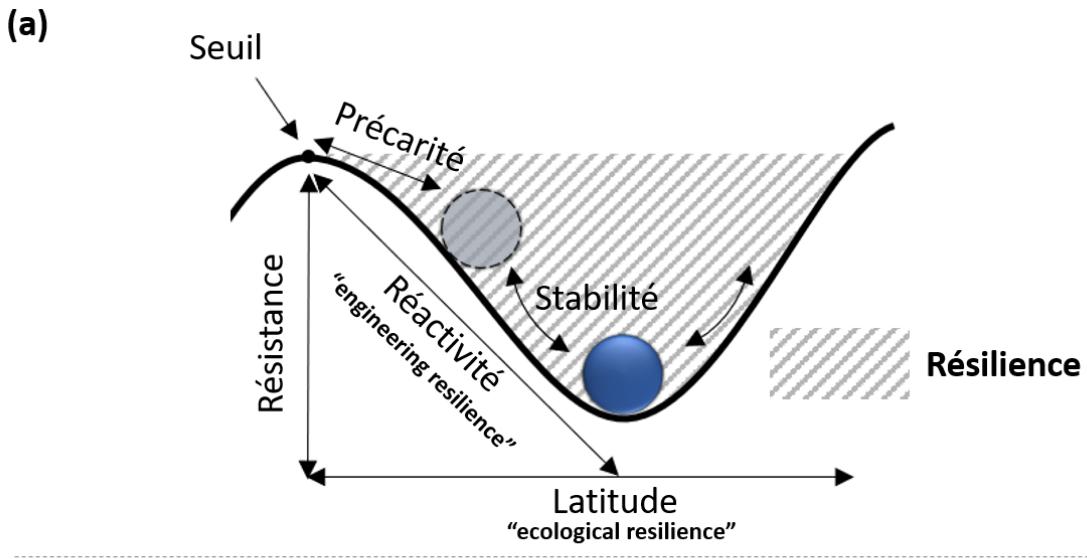


Figure 1.2 Représentation schématique des états alternatifs stables (EAS). (a) Concepts et métriques permettant de caractériser la résilience d'un système. Les bassins d'attraction délimitent la zone d'oscillation des écosystèmes autour de leurs états stables et les monts représentent les seuils à franchir pour basculer d'un EAS à un autre. Le temps de retour d'un système à la stabilité, soit l'ingénierie de la résilience, dépend de la pente des bassins (Holling, 1996 ; Gunderson, 2000). Plus la pente est légère, plus l'écosystème mettra du temps à récupérer après une perturbation, et plus il est probable que plusieurs perturbations consécutives poussent l'écosystème dans le bassin voisin. C'est aussi ce que Neubert & Caswell (1997) appellent la réactivité du système. La résistance du système est la difficulté ou la facilité du changement : plus un bassin est profond, plus les perturbations nécessaires doivent être importantes pour changer l'état du système (Folke et al., 2004 ; Walker & Meyers, 2004). La largeur du bassin détermine le degré de résilience écologique d'un état stable (ou la latitude), i.e. le nombre ou la force des perturbations que l'écosystème peut endurer sans basculer vers un autre état stable (Gunderson, 2000 ; Folke et al., 2004 ; Walker & Meyers, 2004). La précarité du système définit alors sa proximité au seuil (sommet du mont) et donc son risque de basculement dans un autre bassin d'attraction en cas de nouvelle perturbation (Folke et al., 2004 ; Walker & Meyers, 2004). Schéma réalisé à partir des définitions données par Holling (1973 ; 1996), Gunderson (2000), Beisner et al. (2003) et Folke et al. (2004). (b) Extrapolation et schématisation de la résilience au cas des MF et LW.

En pratique, l’identification et la mise en évidence d’EAS n’est pas évidente. L’observation d’un unique changement d’état ou de l’entretien d’écosystèmes dans des états stables différents (qui ne correspondent pas à des stades d’une même succession écologique) dans des conditions environnementales similaires n’est pas suffisante. Il est nécessaire de combiner des approches pour observer des changements répétés, d’étudier les mécanismes qui permettent l’entretien des écosystèmes et de pouvoir expliquer l’initiation d’un EAS en un endroit donné (Scheffer et al., 2001). Dans le cas des MF et des LW, si des transitions ont déjà été observées sur plusieurs sites dans le sens MF vers LW (Payette & Delwaide, 2003 ; Jasinski & Payette, 2005 ; Côté et al., 2013), aucune évidence de densification naturelle permettant une transformation de LW en MF n’a encore été observée (Payette et al., 2000 ; Côté et al., 2013). Par contre, Scheffer et al. (2012) ont identifié des configurations forestières stables en forêt boréale, correspondant à des couverts forestiers de ~20%, 45% et 75%, et proposent que les autres configurations, plus rares, soient vraisemblablement instables. La confrontation de la dynamique de plusieurs MF et LW au cours de l’Holocène avec l’histoire des feux pourrait permettre d’apporter des éléments complémentaires pour la caractérisation de ces états et de leurs initiations.

1.1.5 PROSPECTIVES ET DYNAMIQUES FUTURES DANS UN CONTEXTE DE CHANGEMENTS GLOBAUX

L’expansion actuelle des LW au détriment des MF (Girard et al., 2008) est une problématique économique et écologique pour les sociétés humaines qui sont en interactions étroites avec les écosystèmes boréaux. Économique car la forêt moins dense est, de ce fait, moins productive en termes de bois exploitable (Coté et al., 2013 ; Dufour et al., 2016). Et écologique car la forêt moins dense stocke moins de carbone, dans sa biomasse aérienne et souterraine, et dans ses sols (Gaboury et al., 2009). De nombreuses études se penchent alors sur les causes et conséquences de cette expansion.

Des études paléoécologiques ont montré que l’établissement de LW en place de MF pouvait être dû à la superposition d’événements : (i) de feux consécutifs, (ii) de feu après un épisode sévère d’attaque d’insectes, (iii) de feu après une activité de récolte forestière (Côté et al., 2013 ; Payette et al., 2000 ; Payette & Delwaide, 2003 ; Jasinski & Payette 2005 ; Girard et al., 2009). La fréquence des feux est donc bien un facteur déterminant du devenir des forêts boréales. Or, en raison des changements climatiques, entraînant notamment des conditions environnementales plus chaudes et plus sèches, l’étendue et la sévérité des feux en forêt boréale ont augmenté depuis les dernières décennies (Gillett et al., 2004) et devraient augmenter

considérablement dans les années à venir (Flannigan et al., 2005 ; 2009 ; de Groot et al., 2013 ; Boulanger et al., 2014). En sus des émissions additionnelles de dioxyde de carbone (CO₂) dont des feux plus importants pourront être responsables, ce changement de régime représente une problématique majeure s'il conduit à une transition accélérée et à large échelle des MF en LW.

1.2 MÉTHODOLOGIE D'ÉTUDE : APPROCHES PALÉOÉCOLOGIQUES ET BIOGÉOCHIMIQUES

1.2.1 INTÉRÊT DE LA PALÉOÉCOLOGIE

Pour reconstruire la dynamique des systèmes biotiques passés en lien avec les changements abiotiques, il est nécessaire de disposer d'enregistrements témoins des conditions passées. La paléoécologie se définit littéralement comme la science qui étudie l'écologie du passé, donc l'étude des milieux, des rapports entre les organismes vivants et les conditions environnementales au cours du temps (Rull, 2010). L'étude du passé permet d'avoir accès à une banque de situations – comme expériences – sur des échelles de temps longs et d'espaces larges. Cela est fortement avantageux dans la mesure où, pour comprendre l'influence de phénomènes naturels sur la dynamique d'écosystèmes forestiers aux périodes de régénération longues et aux dynamiques de paysages complexes, il est difficilement envisageable de concevoir des expériences en temps réel dans le présent, faute d'obtenir des réponses assez rapidement. Les investigations des milieux anciens en région éloignée permettent aussi de soustraire d'éventuels impacts anthropiques, historiquement inexistant, et de comprendre la dynamique des écosystèmes naturels sans que ce facteur ne s'additionne.

Les sédiments lacustres constituent d'excellentes archives des conditions environnementales et climatiques, des milieux et des événements passés (Birks & Birks, 1980 ; Smol, 2010 ; Roberts, 2013). L'accumulation de matière par dépôts successifs au fond des lacs permet d'y séquestrer des éléments témoins (appelés bioindicateurs ou proxys) comme des grains de pollen, des macrorestes végétaux (e.g. aiguilles, feuilles, bois) ou de faune (e.g. capsules céphaliques d'insectes), des charbons (marques d'incendies) ou des signaux chimiques (e.g. rapports isotopiques). L'âge des sédiments est établi au moyen de modèles d'âge-profondeur intégrant des datations au ²¹⁰Pb pour les sédiments récents (<150 ans) et au ¹⁴C pour les sédiments plus anciens, et tenant compte du taux de sédimentation (Appleby & Oldfield, 1978 ; Bennett, 1994 ; Blaauw, 2010). Enfin, les approches multi-proxys permettent d'optimiser les reconstitutions et d'obtenir une compréhension intégrée de la dynamique des écosystèmes passés (Birks & Birks, 2006 ; Davidson et al., 2013).

1.2.2 RECHERCHE ET DÉVELOPPEMENT DE PROXYS BIOGÉOCHIMIQUES

Dans le cas de la dynamique des MF et des LW, plusieurs études paléoécologiques ont relevé la difficulté à distinguer ces deux écosystèmes à partir d'enregistrements polliniques (Lamb, 1984 ; Richard, 1975 ; 1979). La principale difficulté réside dans la dominance de la même espèce ligneuse (*Picea mariana*), impliquant que la distinction des deux écosystèmes nécessite une analyse par influx pollinique complexe, à calibrer à partir d'enregistrements modernes, pour être en mesure de définir la présence d'un écosystème spécifique à un instant de l'Holocène¹. À défaut, la présence de grains de pollen ou de graines de bouleaux (*Betula glandulosa*, *Betula papyrifera*) a parfois été utilisée pour caractériser les milieux ouverts (Lamb, 1984 ; Richard, 1995 ; Jasinski & Payette, 2005). Aussi, les spores de mousses de la sous-classe des *Bryidae* sont difficiles à caractériser morphologiquement (Brubaker et al., 1998) et les lichens sont des associations symbiotiques complexes algues-champignons (Hawksworth, 1988) : ces éléments de végétation sont donc rarement utilisés pour caractériser les biomes.

Ainsi, le développement de nouveaux proxys permettant de discriminer efficacement les deux écosystèmes dans les sédiments passés pourrait constituer une substitution innovante aux analyses polliniques. Les différences apparentes entre les deux écosystèmes découlant de leurs couverts forestiers laissent à penser que les cycles nutritifs et biogéochimiques y sont distincts. Ce constat suggère que certains éléments géochimiques pourraient vraisemblablement constituer des indicateurs de l'état de ces écosystèmes.

La géochimie est une source de proxys d'autant plus prometteuse que l'entretien d'interactions réciproques entre végétation et sol peut maintenir les écosystèmes à l'équilibre (Johnstone et al., 2010b ; Van der Putten et al., 2013). Les conditions biogéochimiques du sol peuvent par exemple jouer un rôle déterminant sur les espèces aptes à coloniser un milieu. En retour, la végétation qui s'établit impacte la composition du sol par ses voies métaboliques, cycles nutritifs et caractéristiques physiques (e.g. rétention d'eau, pH, humidité, température). Willis et al. (1997) ont montré que l'implantation d'un nouvel écosystème a effectivement des conséquences sur la nature et la composition du sol.

Il est donc légitime de supposer que la composition des sols des MF et LW est différente pour plusieurs raisons. La différence de densité du couvert forestier et du type de végétation au

¹ Cette démarche prospective est l'objet d'une thèse à part entière, menée en parallèle par mon collègue Evrard Kouadio.

sol impose nécessairement des conditions microclimatiques différentes, en termes de température et d'humidité, mais aussi d'albédo et peut entraîner, par exemple, des variations dans la durée de maintien de la couverture neigeuse ou dans les quantités de précipitations reçues au sol (Nilsson & Wardle, 2005 ; Payette & Delwaide, 2018). Inévitablement, les transformations chimiques et les processus biologiques (e.g. de décomposition ou les activités des macrofaune et microfaune du sol) peuvent en être affectés (Wardle & Parkinson, 1989 ; Ohtonen & Väre, 1998 ; Raich & Tufekciogul, 2000). La différence de densité des peuplements peut également impliquer des différences de production de biomasse, d'accumulation et de taux de décomposition de la MO (Vogt et al., 1995). Enfin, l'ouverture du milieu est déterminante pour la composition de la strate de sous-bois qui, à son tour, influe sur les propriétés physico-chimiques du sol. Les lichens héliophiles sont des agents pionniers colonisateurs de milieux ouverts, tandis que les mousses sciaphiles s'établissent préférentiellement dans les milieux fermés (Ipatov & Tarkhova, 1980 ; Bonan & Shugart, 1989 ; Marschall & Proctor, 2004). Les lichens ont notamment une faible productivité primaire, i.e. consomment et produisent peu de nutriments, et entretiennent donc un sol pauvre (Moore, 1980), sur lequel la germination et la croissance des semis ne sont pas favorables (Pacé, 2017). Ils sont également de puissants agents d'érosion (Chen et al., 2000). À l'inverse, l'épaisseur des horizons organiques et la capacité de stockage de carbone paraissent plus importantes dans les MF denses (Payette & Delwaide, 2018).

Le développement d'une calibration des propriétés géochimiques des LW et des MF requiert donc une approche exploratoire et heuristique. Le choix des éléments à investiguer en priorité découle de leur pertinence à quantifier la productivité des écosystèmes forestiers ou de leur potentiel à indiquer le développement des sols, reconnu dans la littérature (Buurman & Jongmans, 2005). La présente étude se concentre ainsi sur les principaux éléments nutritifs et composants de la matière organique comme les teneurs en carbone (C) et en azote (N), ainsi que les anions et cations échangeables principaux (PO_4^{3-} , Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , $\text{Mn}^{2+}/\text{Mn}^{3+}$, $\text{Al}^{2+}/\text{Al}^{3+}$, $\text{Fe}^{2+}/\text{Fe}^{3+}$). Certains éléments, rapportés pour être de bons indicateurs du type de végétation et de la productivité des peuplements, seront également à l'étude (C:N, $\delta^{13}\text{C}$) (Bonan, 1990 ; Meyers, 1997). Par ailleurs, les sols des forêts conifériennes boréales sont des podzols dont le développement remonterait à la colonisation du sol nu par les forêts boréales à la suite de la dernière glaciation (Liu, 1990 ; Gajewski et al., 1993 ; Lundström et al., 2000). Les podzols sont en particulier riches en complexes organométalliques (Lundström et al., 2000 ; Buurman & Jongmans, 2005) dont l'attaque par solution réductrice permet l'extraction

du fer (Fe) et de l'aluminium (Al) (McKeague, 1967). Comme la cristallinité du Fe et de l'Al est reportée indiquer le niveau de développement du sol, en fonction du couvert végétal (Ugolini, 1981 ; Ewing & Nater, 2002 ; Mourier et al., 2010 ; Li & Richter, 2012), ces éléments géochimiques pourraient également apparaître comme de bons candidats à la distinction entre LW et MF.

Si le développement, la composition géochimique et/ou les propriétés physiques des sols des MF et des LW sont effectivement distinguables, un transfert de matière différencié des bassins versants aux lacs entre ces deux types d'écosystèmes pourrait donner lieu à des compositions géochimiques des sédiments lacustres également distinguables. Il sera alors nécessaire de déterminer le filtre taphonomique entre la composition géochimique calibrée pour les sols actuels et ce qui se retrouve au niveau des dépôts lacustres récents. Ce lien ne sera pas établi sans incertitude tant il est probable que les processus de décomposition et de transformation de la MO pendant les transferts des sols aux lacs, au cours de la sédimentation ou de la diagénèse des sédiments, puissent constituer des verrous à la détection d'une signature géochimique dans les sédiments (Hope et al., 1994 ; Lehmann et al., 2002 ; Wachenfeld & Tranvik, 2008). Les apports de matière à partir des bassins versants des MF et LW pourraient également varier qualitativement et quantitativement en fonction des conditions de drainage de l'eau, de la capacité de mobilisation des éléments du sol, de la quantité de matière accumulée, etc. (Hope et al., 1994 ; Harden et al., 1999 ; Li et al., 2015). Aussi, l'étude des dépôts lacustres nécessitera de différencier la MO d'origine autochtone (du lac) ou allochtone (extérieurs, *i.e.* terrestre) pour identifier les apports terrestres. Le ratio C:N est un proxy traditionnellement utilisé en paléolimnologie à cette fin (Meyers, 1994 ; 1997 ; 2003). Les variations des taux de sédimentation et d'accumulation de carbone au cours du temps pourront aussi constituer des indicateurs quantitatifs d'apports de matière.

In fine, une relation permettant effectivement de lier la composition des sédiments aux propriétés et à la végétation du bassin versant constituerait une bonne base fondamentale pour une interprétation paléoécologique ultérieure de la dynamique des MF et LW au cours de l'Holocène. La Figure 1.3 reprend les principales étapes d'investigation menées dans ce but.

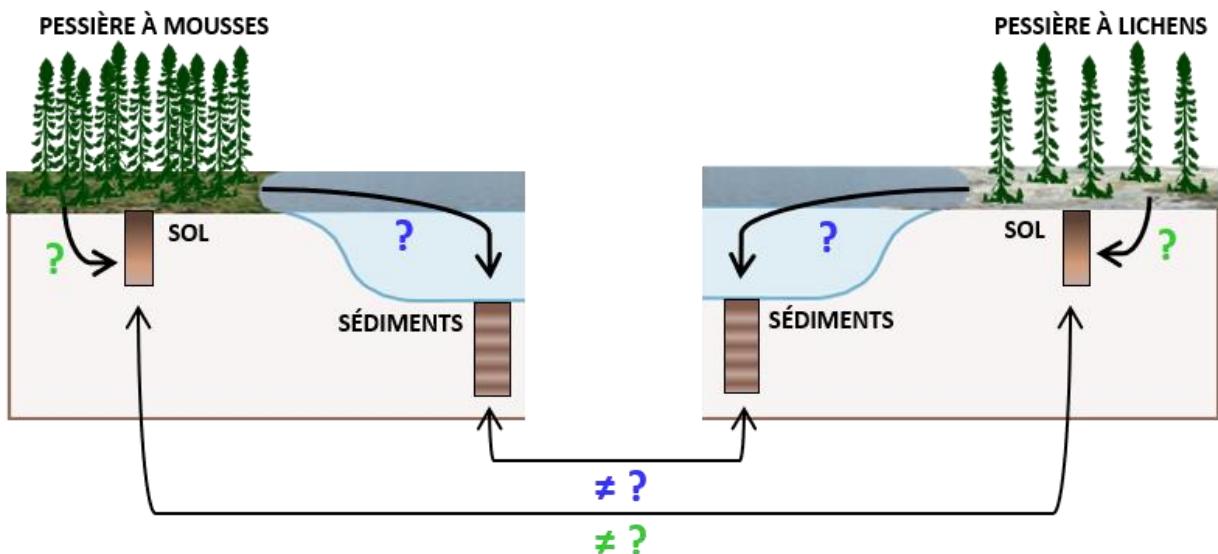


Figure 1.3 Étapes méthodologiques pour l’investigation et le développement de proxys géochimiques en paléoécologie. Chronologiquement, une première étape consiste à identifier des géomarqueurs permettant de distinguer les sols des MF et des LW (en vert). Puis, une deuxième étape devra étudier la comparaison entre les compositions des sols et des sédiments lacustres modernes (en bleu).

1.2.3 RECONSTITUTION DU RÉGIME DES PALÉO-FEUX PAR ANALYSES DE MÉSO-CHARBONS

L’activité locale à régionale des feux au cours du temps peut être reconstituée à partir de l’analyse de particules de charbons mésoscopiques ($>150\text{ }\mu\text{m}$) déposées dans les sédiments lors d’épisodes d’incendies passés (Whitlock & Larsen, 2002). Les méso-charbons déposés proviennent majoritairement de feux locaux, dont l’origine se situe dans un rayon de l’ordre de 1-10 km autour du lac étudié (Higuera et al., 2007 ; Clark & Patterson, 1997 ; Kelly et al., 2013), même si certaines études ont montré que, dans des conditions favorables au transport longue-distance (e.g. en fonction du vent), les particules peuvent avoir une origine supérieure à 30 km (Pisaric, 2002 ; Peters & Higuera, 2007; Tinner et al., 2006 ; Oris et al., 2014). La taille des particules est évidemment un facteur primordial influençant la distance de transport (Clark, 1988).

Les particules peuvent être extraites de la matrice organique sédimentaire (gyttja) par traitement dans une solution dé-flocculante (NaOCl , KOH , $(\text{NaPO}_3)_6$) et observées à la loupe binoculaire après tamisage (cf. détails dans les méthodes des chapitres 3 et 4). Un traitement des données (nombre et aire par échantillon) couplé au modèle d’âge-profondeur des séquences sédimentaires, permet d’obtenir des taux d’accumulation de charbons (CHAR, en $\text{mm}^2\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{an}^{-1}$) et d’estimer la fréquence des feux. Le régime des feux peut ainsi être caractérisé par

l'intervalle de temps moyen entre deux épisodes consécutifs en une localisation (FRI, *fire return interval*, en années).

Les analyses se font au moyen du programme CharAnalysis, développé par Higuera et al. (2009). L'interpolation temporelle des données permet notamment de distinguer les particules issues d'un « bruit de fond » ($C_{background}$) de celles originaires d'épisodes de feux certains (qui produisent des pics de charbons de magnitude significativement supérieure au bruit de fond) (C_{peak}). La paramétrisation du programme pour interpoler les données repose sur des choix propres à l'utilisateur (Blarquez et al., 2013), comme la définition d'une fenêtre temporelle pour reconstituer les épisodes de feux. L'utilisation de la dendrochronologie, pour obtenir les dates de feux locaux récents avérés à partir de cicatrices, permet de calibrer le choix des paramètres à utiliser en comparant les pics détectés dans les sédiments récents aux épisodes de feux ainsi connus (Oris et al., 2014 ; Brossier et al., 2014).

Enfin, la confrontation des variations des régimes des feux locaux à régionaux, des fluctuations des apports de matière et de la composition géochimique des sédiments au cours de l'Holocène devrait permettre d'étudier la dynamique et la stabilité des écosystèmes depuis la dernière glaciation (Figure 1.4).

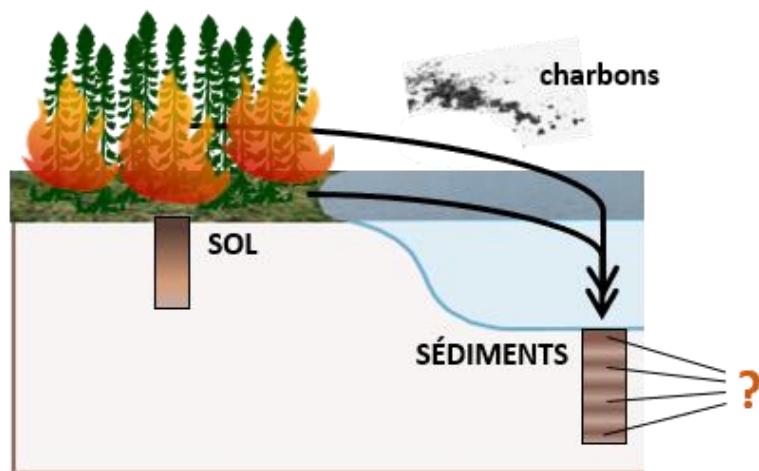


Figure 1.4 Reconstitution de la dynamique des feux et de la végétation des écosystèmes au cours du temps à partir de longues séquences sédimentaires.

1.3 ZONE D'ÉTUDE : LOCALISATION ET DESIGN EXPÉRIMENTAL

La forêt boréale se serait mise en place à la suite de la dernière déglaciation, il y a 7000-8000 ans (Dyke, 2004). Jusqu'il y a 6000 ans, le domaine actuel de la pessière à lichens (LW) était occupé par une pessière noire ouverte, beaucoup plus dense que celle d'aujourd'hui, probablement plus arbustive et avec peu ou pas de lichens au sol (Richard & Grondin, 2009). La limite nord de la pessière noire fermée (MF) correspondrait à sa position moderne. L'ouverture de la forêt boréale pourrait remonter à la période du Néoglaciale, marquée par une péjoration climatique et un changement du régime des feux (Payette et al., 1989 ; Payette et Delwaide, 2003 ; Richard, 1979 ; Viau et Gajewski, 2009). Plusieurs études montrent en effet que la fréquence et la taille des feux dans les écosystèmes boréaux au nord du Québec auraient fluctué en raison d'une variation du rayonnement solaire estival et des précipitations (Ali et al., 2009, 2012 ; Hély et al., 2010). Les conditions climatiques locales et propriétés des sites (humidité, topographie, connectivité des écosystèmes) peuvent également être à l'origine de variations dans le régime des feux (Ali et al., 2009 ; Remy et al., 2017).

La zone d'étude se situe au nord du réservoir de Manicouagan, dans la région Côte-Nord de la province du Québec, au Canada, au niveau de la transition entre les domaines actuels de la pessière à mousses et de la pessière à lichens (Figure 1.5). La limite entre l'établissement majoritaire respectif de la MF au nord et de la LW au sud se situe de part et d'autre du parallèle de latitude 52° nord. Cependant, la mosaïque des paysages régionaux occasionne une distribution fragmentaire de ces deux écosystèmes et des îlots de LW (respectivement de MF) peuvent être observés dans la matrice dominante de MF (respectivement de LW). L'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.)) est, de loin, l'espèce ligneuse dominante de la région, bien que le sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill) soit présent en faible proportion dans les pessières à mousses.

Le design expérimental élaboré pour notre étude comprend 6 sites (Figure 1.5), chacun étant défini par un lac et l'environnement du bassin versant qui l'entoure dans un rayon d'environ 100 m. Les sites ont été sélectionnés de façon à ce que les lacs répondent aux critères optimaux pour les prospections paléoécologiques (surface <10 ha, profondeur de la colonne d'eau >2 m) et que les peuplements forestiers des bassins versants soient d'une classe d'âge moyenne similaire (>150 ans). Tous les sites d'étude choisis reposent également sur des dépôts de tills et ont une topographie proche, pour diminuer les biais d'interprétation possibles dus aux propriétés édaphiques et environnementales lors des comparaisons. Par soucis

d'accessibilité, les sites d'étude se trouvent à proximité (1 à 16 km) de la route 389 (67-68°W). Les sites des lacs Arthur, Mundi et Prisca sont situés au nord du 52^{ème} parallèle, dans la large matrice de pessières à lichens (LW). Le site du lac Arthur est cependant une enclave, entourée localement de pessières plus denses, à mousses. Inversement, les sites des lacs Adele, Freeze et Trotteurs sont situés une centaine de kilomètres plus au Sud, dans le domaine bioclimatique de la pessière à mousses (MF). Le lac Adele constitue une enclave de pessières à lichens dans ce domaine. Le design expérimental tel que retenu est donc d'autant plus pertinent qu'il dispose de 2*2 sites représentatifs de leur domaines bioclimatiques et de 2 sites enclavés (un dans chaque matrice), ce qui permettra de comprendre comment les écosystèmes ont changé ou non de part et d'autre de la limite au cours de l'Holocène, en lien avec les régimes de feux locaux.

La zone d'étude couvre ainsi une surface totale de 900 km². Les conditions climatiques de la région, reportée par la station la plus proche à Wabush Lake (52°55'N, 66°52'W, à 150-200 km de notre zone d'étude), sont caractérisées par des températures annuelles moyennes de -3,1 +/- 3,3°C et des précipitations annuelles moyennes de 840 mm (période 1981-2010) (Environnement Canada, 2013).

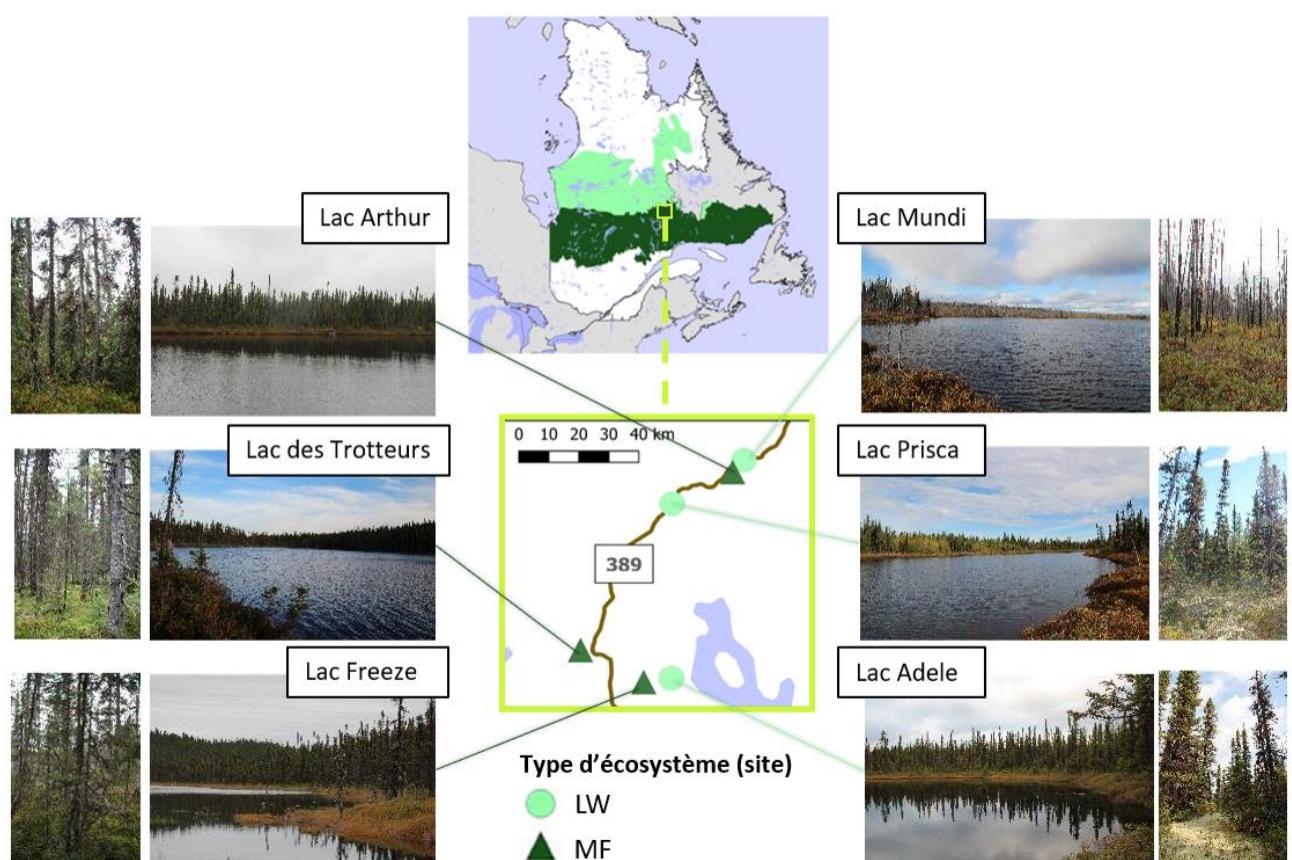


Figure 1.5 Localisation des sites d'études et design expérimental.

1.4 HYPOTHÈSES ET OBJECTIFS D'ÉTUDE

Derrière l'objectif général de la thèse consistant à reconstruire l'histoire de la végétation de la région d'étude et les régimes de feux locaux, se nichent des sous-objectifs, des challenges scientifiques de méthodologie et une approche heuristique qui soulèvent différentes questions et hypothèses. Chaque chapitre de la thèse constitue ainsi une étape de l'investigation générale, et répond à un objectif propre :

- En premier lieu, un volet de calibration a pour ambition de détecter des variations au niveau des propriétés physiques et chimiques des sols des deux types d'écosystèmes actuels que sont MF et LW (chapitre 2). Ce volet repose sur l'hypothèse de l'existence de spécificités pédologiques propres aux MF et aux LW, dépendant des interactions réciproques au sein du système sol-végétation. La différence de structure de la végétation (densité forestière) des MF et LW devrait être à l'origine de différentes compositions géochimiques des couches organiques (horizon FH) et minérales supérieures (horizons B). Cette calibration sera faite sur les sols des 6 sites d'études, à raison de 9 pédons par site.
- Dans la continuité, un deuxième volet a pour objectif d'étudier les différences de composition géochimique des sédiments lacustres récents de lacs localement entourés de MF et de LW (chapitre 3). Ce chapitre tentera d'identifier des géomarqueurs pouvant témoigner de la structure des forêts dans un bassin versant afin de disposer d'outils calibrés pour les études paléoécologiques ultérieures. Il repose sur le premier chapitre et sur l'hypothèse selon laquelle les transferts de matière seraient différents selon les spécificités pédologiques des sols et les propriétés d'accumulation et de transfert de MO des écosystèmes. Cette calibration reposera sur l'analyse des sédiments récents prélevés dans les 6 sites d'étude.
- Enfin, le dernier volet a pour objectif de mettre en parallèle les dynamiques de la végétation et des feux locaux et régionaux (chapitre 4). Il projette de tester l'hypothèse selon laquelle une augmentation de la fréquence des feux pendant la période du Néoglaciaire aurait pu être responsable de l'ouverture de la pessière au nord du Québec, et de dater ainsi l'établissement des LW. Il repose également sur les deux premiers chapitres : une ouverture de la pessière devrait se traduire par un changement plus ou moins brutal dans la composition des sédiments lacustres des sites concernés, voire une

variation des influx de matière. Cette prospection finale sera restreinte à 4 sites d'études pour les analyses géochimiques (Adele, Arthur, Mundi, Trotteurs) et à 2 sites d'études pour l'analyse des charbons à long-terme (Adele, Arthur). L'analyse des séquences longues étant chronophages, la limitation du nombre de sites choisis pour ce chapitre découle des contraintes matérielles et temporelles imposées par un projet de thèse.

Chapitre 2.

BOREAL CONIFEROUS FOREST DENSITY LEADS TO SIGNIFICANT VARIATIONS IN SOIL PHYSICAL AND GEOCHEMICAL PROPERTIES

Carole Bastianelli, Adam A. Ali, Julien Beguin, Yves Bergeron, Pierre Grondin, Christelle Hély, David Paré

Biogeosciences

DOI : 10.5194/bg-14-3445-2017

2.1 ABSTRACT

At the northernmost extent of the managed forest in Quebec, Canada, the boreal forest is currently undergoing an ecological transition between two forest ecosystems. Open lichen woodlands (LW) are spreading southward at the expense of more productive closed-canopy black spruce-moss forests (MF). The objective of this study was to investigate whether soil properties could distinguish MF from LW in the transition zone where both ecosystem types coexist. This study brings out clear evidence that differences in vegetation cover can lead to significant variations in soil physical and geochemical properties. Here, we showed that soil carbon, exchangeable cations, and iron and aluminium crystallinity vary between boreal closed-canopy forests and open lichen woodlands, likely attributed to variations in soil microclimatic conditions. All the soils studied were typical podzolic soil profiles evolved from glacial till deposits that shared a similar texture of the C layer. However, soil humus and the B layer varied in thickness and chemistry between the two forest ecosystems at the pedon scale. Multivariate analyses of variance were used to evaluate how soil properties could help distinguish the two types at the site scale. MF humus (FH horizons composing the O layer) showed significantly higher concentrations of organic carbon and nitrogen and of the main exchangeable base cations (Ca, Mg) than LW soils. The B horizon of LW sites held higher concentrations of total Al and Fe oxides and particularly greater concentrations of inorganic amorphous Fe oxides than MF mineral soils, while showing a thinner B layer. Overall, our results show that MF store three times more organic carbon in their soils (B+C+FH horizons, roots apart) than LW. We suggest that variations in soil properties between MF and LW are linked to a cascade of events involving the impacts of natural disturbances such as wildfires on forest regeneration that determines the vegetation structure (stand density) and composition (ground cover type) and their subsequent consequences on soil environmental parameters (moisture, radiation rate, redox conditions, etc.). Our data underline significant differences in soil biogeochemistry under different forest ecosystems and reveal the importance of interactions in the soil–vegetation–climate system for the determination of soil composition.

2.2 RÉSUMÉ

Au nord de la limite de la forêt exploitée au Québec (Canada), la forêt boréale fait actuellement l'objet d'une transition écologique entre deux écosystèmes forestiers. Les pessières ouvertes à lichens (LW) s'étendent vers le sud au détriment des pessières fermées à mousses (MF), plus productives. L'objectif de cette étude est d'évaluer si les propriétés des sols peuvent permettre de distinguer les MF et les LW dans la zone de transition où les deux types d'écosystèmes coexistent. Cette étude met en évidence des variations significatives dans les propriétés physiques et chimiques des sols dues aux différents couverts de végétation. Elle démontre en effet que le carbone, les cations échangeables, et la cristallinité du fer (Fe) et de l'aluminium (Al) des sols varient entre les MF denses et les LW ouvertes, et ce probablement en raison de variations au niveau des conditions microclimatiques du sol. Tous les sols étudiés présentent des profils podzoliques typiques des forêts conifériennes boréales, issus de dépôts de tills glaciaires, et ont des textures similaires de l'horizon minéral C (le plus profond). En revanche, les humus et l'horizon B des sols des deux types d'écosystèmes forestiers présentent des différences d'épaisseur et de composition chimique, à l'échelle du pédon. Des analyses de variance multivariées ont été utilisées pour estimer comment les propriétés du sol pouvaient aider à distinguer ces deux types d'écosystèmes à l'échelle d'un site. Les humus des MF (horizons FH qui composent la couche O) montrent des teneurs significativement plus élevées que ceux des LW en carbone et en azote organiques, ainsi qu'en cations échangeables principaux (Ca, Mg). En revanche, sous couvert de LW, l'horizon B renferme des concentrations plus élevées d'oxydes de Fe et Al que le sol minéral des MF, bien qu'il y soit moins épais. Dans l'ensemble, nos résultats montrent que les MF stockent trois fois plus de carbone dans leur sol que les LW (somme des horizons FH+B+C, racines exclues). Nous suggérons que les variations dans les propriétés du sol entre MF et LW soient liées à une cascade d'événements mettant en jeu les impacts des perturbations naturelles, comme les feux, sur la régénération des forêts. Les propriétés du sol influencent alors en retour la structure de la végétation (densité des peuplements forestiers) et sa composition (type de couvert au sol). S'en suivent des conséquences sur les paramètres environnementaux du sol (e.g. humidité, taux de radiation, conditions d'oxydo-réduction, etc.). Ainsi, nos données mettent en évidence des différences significatives dans la géochimie des sols sous différents couverts forestiers et soulignent l'importance des interactions au sein du système sol-végétation-climat pour la détermination de la composition du sol.

2.3 INTRODUCTION

Vegetation–soil interactions are complex and constitutive processes of ecosystem dynamics, materialised by functional feedback roles between plant communities and the soil system (Richter and Yaalon, 2012; Van der Putten et al., 2013). Land-use changes or ecosystem shifts can have a wide range of impacts on soil properties such as nutrient availability, organic matter content, soil structure, erosion or soil water repellency (Li and Richter, 2012; Van der Putten et al., 2013; Willis et al., 1997). Concurrently, soil properties are of great importance for vegetation establishment and maintenance in space and time (Kardol et al., 2006).

In the central portion of Quebec’s boreal zone, Canada, a southward expansion of open black spruce–lichen woodlands (hereafter LW) is currently being observed at the expense of more closed black spruce–moss forests (hereafter MF; Bernier et al., 2011; Girard et al., 2008, 2009; Rapanoela et al., 2016). The current ecosystem shift could be due to a change in the regional fire regime (Ali et al., 2012; Rapanoela et al., 2016) that likely occurred several thousands of years ago (Richard, 1979; Asselin and Payette, 2005) and constitutes a hot stake raised by forest ecologists and forest managers in so far as open black spruce–lichen woodlands are less productive and, consequently, sequester less carbon than closed moss forests (Rapanoela et al., 2016; Van Bogaert et al., 2015). MF are characterised by dense stands mainly composed of black spruce (*Picea mariana*) with a ground layer dominated by feather mosses (*Pleurozium schreberi* and others) and sphagnum (*Sphagnum* spp.). In LW, black spruce also stands as the dominant and quasi-exclusive tree species, yet tree density cover is a lot scarcer and the predominant ground cover vegetation is composed of lichens, mostly *Cladonia* spp.

The main factors influencing soil formation, namely climate, organisms, topography, parent material and time, also determine soil properties (Jenny, 1994; Lundström et al., 2000; Mourier et al., 2010). Soil formation is polygenetic and sensitive to ecosystem and vegetation changes (Richter and Yaalon, 2012). Transformation can be perceptible within a few years or decades, as it has already been observed following land-use changes (e.g. Li and Richter, 2012; Richter and Yaalon, 2012). Some vegetation communities have commonly been observed in association with specific soil types (Lundström et al., 2000; Mourier et al., 2010, Willis et al., 1997). Podzols are typically found in boreal spruce forests under well-drained conditions (Sanborn et al., 2011; Ugolini et al., 1981). Yet it is still unclear (i) what part pre-existing soil properties play in the establishment and maintenance of the different ecosystems and (ii) how

the persistence of a specific vegetation cover contributes to changing or maintaining specific soil properties. It is likely that both mechanisms coexist by relying on many feedbacks.

We have several reasons to hypothesise that ecosystems with different ground vegetation types, humus thicknesses and stand densities such as MF and LW could induce different soil geochemistry and soil horizon development. Differences in canopy openness and groundcover type may lead to variations in soil formation processes. MF soils should develop thicker accumulation (B) soil horizons as more organic matter inputs are provided by the denser vegetation, leading to higher nutrient availability (Bonan and Shugart, 1989; Haughian and Burton, 2015). Conversely, the low density canopy in LW should provide a lower nutrient supply, along with higher light and heat (Haughian and Burton, 2015; Sulyma and Coxson, 2001), leading to different soil microclimatic conditions. Variations in hydrological processes are to be expected beneath both ground covers as moss layers, which have a high water holding capacity, create a saturated environment that is less favourable to decomposition, whereas lichen layers may maintain soil moisture at lower levels (Bonan and Shugart, 1989). Water fluxes, insulation properties and soil acidity may have a great influence on chemical reactions during pedogenesis, particularly redox conditions, chemical element associations, and exchangeable cation circulation and mobilisation (Schwertmann, 1985; Brimhall and Dietrich, 1987). Lichens are also reported to be strong physical and chemical weathering agents of rock surfaces (Chen et al., 2000; Porada et al., 2014), while moss layer thickness may lead to a diffuse and weaker weathering. Differences in pedoclimate (Duchaufour, 1990) hydrological processes such as water fluxes, snowmelt rate, and drainage conditions (Buurman and Jongmans, 2005; Schaetzl and Isard, 1996), organic matter dynamics (Buurman and Jongmans, 2005) or weathering rate (Lundström et al., 2000) could deeply impact the podzolisation process.

Our main research objective was therefore to determine how soil biogeochemical properties and soil horizon development differ between two forest ecosystems, which are defined by different stand densities and ground vegetation compositions, but which both developed from glacial deposit in the transition region where both open- and closed-canopy forests occur as adjacent patches at the landscape scale. This is the first attempt, to our knowledge, in trying to identify a biogeochemical signature of boreal forest with open versus closed-canopy conditions – two states that are common to boreal forests of North America and Eurasia. In particular, this pedological investigation constitutes a first step to understand the implications of changes in boreal forest canopy openness that have happened and that will happen in the future.

We hypothesised that soils would be richer under dense forests with a moss cover that has higher C and N contents and higher base cation concentrations than lichen cover. Because iron complexation with organic compounds is a dominant process in podzolic B mineral horizons and is sensitive to properties such as soil pH, organic matter content or soil erosion (Holmgren, 1967; Li and Richter, 2012; McBride, 1987), we also hypothesised that the podzolisation process and hence iron reactive chemical species would be different depending on the local vegetation density. We assumed that the conditions found in soils covered by a lichen mat with low-density canopy would be more prone to iron and aluminium oxide accumulations than MF soils. Schaetzl et al. (2015) argued that water fluxes have a great influence on the intensity of podzolisation especially because they control the mobility of soluble organic complexes onto the soil profiles. Snow, snowmelt and deep percolation may thus vary between MF and LW because of tree density and lichen or moss cover.

We therefore used an exploratory approach focusing on soil horizon thickness, carbon and nitrogen contents, base cation concentrations (Ca, Mg, K, Na), and species of iron (Fe) and aluminium (Al; organically bound and oxides) as elements of interest and investigated their relations with vegetation properties. Our study was first conducted at the pedon scale for a local approach (lichen *vs.* moss cover) on a 1 m² basis, and analyses were secondly run at the site scale (~10 ha, LW *vs.* MF) to assess whether local observations could be generalised to the ecosystem.

2.4 MATERIEL AND METHODS

2.4.1 STUDY SITES

The study area was located in the Canadian northern region of the Manicouagan crater in Quebec in the north portion of the moss forest ecological domain (Figure 2.1). Our study area covered approximately 900 km². Climatic data from the nearest reported station in Wabush Lake (52°55'N, 66°52'W; 551 m elevation, located 150–200 km northwest of our study sites) show a mean annual temperature of -3.1+/-3.3 °C and mean annual precipitation of 840 mm, with 51% falling as snow, for the 1981–2010 period. The number of degree days above 5 °C for the period 1981–2010 was 817 per year (Environment Canada, 2013). Black spruce (*Picea mariana* (Mill.) BSP) was the dominant tree species in the area, but balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill) was also scarcely found in MF. Groundcover vegetation was mostly composed of feather mosses (*Pleurozium schreberi* and others) with occasional patches of *Sphagnum* spp.

in MF, while it was mostly composed of *Cladonia* spp. in LW. While vegetation in the area was essentially composed of black spruce–lichen woodlands north of the 52nd parallel and of black spruce–moss forests in the south, patches of both ecosystems could be found in a patchy distribution throughout the area. The study area was particularly relevant for our comparative study in so far as it presented a patchy distribution of plots covered by moss and lichen developed from glacial deposit, within regional sites of LW and MF ecosystems. Types of deposit were still slightly different from site to site (e.g. undifferentiated till, dead-ice moraine). We selected six independent sites (experimental units or EUs): three sites dominated by an MF ecosystem and three other sites dominated by an LW ecosystem (Table 2.1). Sites were preselected based on satellite images and maps of the vegetation ecological domains and of the surface deposit types to focus on ecological region 6P (côtes du lac Caopacho) defined by the Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec. Site selection was then validated through a field prospection. Each site was centred on a small headwater lake. Three transects were delineated per site; they extended from the lake shore out of the riparian zone up to 30 m. Sample plots were placed along each transect at distances of 10, 20 and 30 m from the end of the riparian area surrounding the lake, identified by the presence of *Chamaedaphne calyculata*. At each plot, soil samples were collected as described below. Stand characteristics were evaluated by measuring the basal area using a wedge prism relascope (factor 2) and by listing the measured tree species. Groundcover vegetation composition and abundance (in %) was estimated on a 1 m² area per plot prior to soil sampling; visual estimates were summed to 100%. Our design for a given forest type was therefore composed of three EUs and nine sampling plots per EU, for a total of 27 soil sampling plots per ecosystem type (MF vs. LW, 54 altogether). This experimental design was conceived for further investigations linking soil and lake sediment composition at the watershed scale. Indeed, it corresponds to the first step of a palaeoecological investigation aiming to retrace the opening of the landscape over time using geochemistry analysis from lacustrine deposits. Before proceeding further, it was fundamental to test and demonstrate that nowadays the two types of ecosystem (LW and MF) display significant differences in soil properties at the watershed scale. Although the ecosystem type was determined at the lake watershed scale, plots within a site could display non-typical cover vegetation. For instance, local lichen patches could be found in some plots belonging to the MF ecosystem and vice versa. For practical purposes, lower case letters were therefore used when referring to vegetation type at the plot scale (lw and mf), while upper case letters were used when referring to the lake watershed/ecosystem (LW, MF). The most distant sites were 100 km apart. A general description of each site is given in Table 2.1. For statistical analyses

including lichen and moss covers, binary values were attributed to plots depending on the dominant vegetation cover type.

Table 2.1 General information and description of the six sites of study. LW is lichen woodland, and MF is moss forest. Values of basal area, ground cover composition and soil horizon thickness are given as means +/- standard deviations to illustrate intra-site variability. Means were calculated from nine plots per site, regardless of the local ground cover type, but rather considering the regional ecosystem-type of the site they belonged to. NA means not determined during field sampling because of a fire that burned the forest in 2007.

Site	Coordinates	Eleva -tion (m)	Site ecosyste m type	Basal area (m ² .ha ⁻¹)	Average soil horizon thickness		Average ground cover composition		Soil texture (B horizon)		
					FH (cm)	B (cm)	moss %	% lichen	% sand	% silt	% clay
Lake Mundi	52°15'6.293" N 67°42'44.681" W	573	LW	8.2 ± 3.4	13 ± 6	36 ± 4	NA	NA	69.2±7.1	21.4±7.6	9.4±2.6
Lake Prisca	52°10'8.503" N 67°55'38.621" W	563	LW	10.0 ± 4.1	13 ± 9	33 ± 7	18 ± 20	82 ± 20	68.9±5.7	22.8±5.8	8.3±1.1
Lake Adele	51°50'10.72" N 67°55'45.962" W	457	LW	10.0 ± 4.3	14 ± 3	52 ± 8	3 ± 5	97 ± 5	72.6±13.9	22.1±13.1	5.3±2.1
Lac des trotteurs	52°53'24.9" N 68°12'6.999" W	555	MF	25.8 ± 4.9	29 ± 12	48 ± 12	99 ± 2	1 ± 2	76.5±6.7	16.4±5.4	7.1±1.5
Lake Arthur	52°13'45.965" N 67°44'46.98" W	661	MF	15.1 ± 4.6	19 ± 4	39 ± 15	83 ± 31	17 ± 31	76.1±6.6	16.8±5.9	7.1±1.3
Lake Freeze	51°49'44.513" N 68°0'45.545" W	580	MF	18.9 ± 6.9	39 ± 13	57 ± 10	100 ± 0	0 ± 0	80.1±11	10.8±7.5	9±4.5

2.4.2 SOIL SAMPLING AND TREATMENT

Soils in the study area were typical podzols whose development in northern Quebec dated back to the colonization of bare grounds by the boreal forest after glaciation 9 000 to 13 000 years ago (Lundström et al., 2000). Podzolisation is favoured by conifer stands and is formed by precipitation of litter organic matter that engages the mobilisation of soil Al and Fe (Buurman and Jongmans, 2005). The different methods used for sampling individual soil horizons are schematized on Figure S2.1 in the Supplement. A 20 × 20 cm² template was used to sample the organic layer (FH horizon) after discarding the live green moss or lichen portion. Mineral soil fractions were sampled in each horizon. Soil samples of the mineral B and C horizons were collected in every plot (total N = 54 for both forest types) in June and September 2015 and in one out of the three plots per transect (10 m from the lakeshore) for the FH horizon (N = 18). In addition, the top 15 cm of the B horizon was collected volumetrically using a 5 cm diameter metal corer. Samples of the C horizon were retrieved with a soil auger as soon as the

B-to-C horizon limit was reached. All soil samples were air dried, sieved at 2 mm and weighed. This fraction was used for conventional analysis (pH, texture). Samples were ground at 500 µm for geochemical analyses. C and N stocks as well as those of Al and Fe species were estimated and reported for the FH layer and the B top layer.

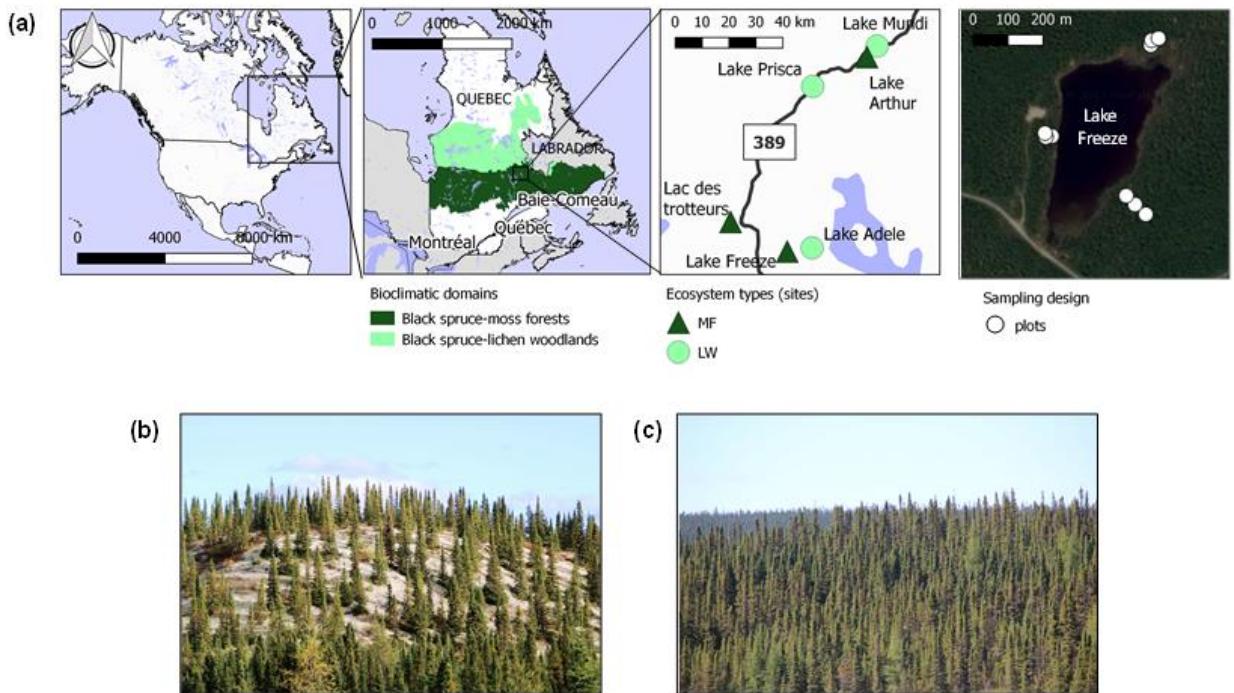


Figure 2.1 Overview of the study area and sites. (a) Geographical localisation of the study area and distribution of the study sites (experimental units). The study area is located in Quebec, Canada, at a latitude of 52° N and a longitude of 67–68° W. The right panel presents the sampling design as undertaken in each EU around the watershed lake with three transects and three sampled distances (plots) by transect using a base map from google maps open layers. (b) Open black spruce–lichen woodland. (c) Closed black spruce–moss forest.

2.4.3 GEOCHEMICAL ANALYSES

2.4.3.1 Soil primary characteristics

Total C and N contents (%) were measured on all soil samples by combustion using an induction furnace (Leco® TruMac CNS Analyzer) following sieving at 2 mm, drying and grinding at 0.5 mm. The combustion is performed at 135°C under an oxygen gas atmosphere which turns C and N forms to CO₂, N₂ and NO_x. Gaz concentrations are then determined by thermal conductivity and infrared detection. pH values and effervescence to HCl indicated the absence of carbonate. pH was determined by potentiometric titrations in deionised water. Soil texture was determined by soil fractionation and grain size sedimentation following instructions from Carter (1993).

2.4.3.2 Exchangeable ions and extractable phosphorous

Soil samples were treated with an extracting Mehlich 3 solution (CH_3COOH 0.2M, NH_4NO_3 0.25M, NH_4F 0.015M, HNO_3 0.013M, EDTA 0.001M) at a 1:10 ratio (Mehlich, 1984). Concentrations of exchangeable ions and extractable phosphorous (P) were then analysed by inductively coupled plasma atomic emission spectroscopy (ICP-AES). The Melich 3 solution mainly extracts exchangeable and soluble cations and phosphorus under aluminium, calcium and iron phosphate forms. Cationic exchange capacity (CEC) was calculated as the sum of exchangeable cation concentrations (K, Ca, Mg, Mn, Al, Fe, Na). Base saturation was calculated as the sum of main base cations ($\text{Ca} + \text{Mg} + \text{K} + \text{Na}$) divided by the CEC.

2.4.3.3 Reactive Fe and Al chemical species

Podzols are characterised by a B horizon predominantly made up of amorphous material constituted of organic matter bounded at different degrees to Al and Fe oxides and hydroxides (Canadian Soil Survey Committee, 1978; Lundström et al., 2000). Chemically bound species of Fe and Al were extracted from mineral soil samples by means of three chemical methods that rely on different reduction reagents: sodium pyrophosphate ($\text{Na}_4\text{P}_2\text{O}_7$), ammonium oxalate ($\text{C}_2\text{H}_8\text{N}_2\text{O}_4$) and dithionite-citrate-bicarbonate ($\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_4$, $\text{Na}_3\text{C}_6\text{H}_5\text{O}_7$, NaHCO_3 ; Pagé and Kimpe, 1989). We followed the extraction protocols of Mehra and Jackson (1960) and McKeague (1978). Concentrations of extracted ions were then analysed by ICP-AES. Species extracted by pyrophosphate, oxalate and dithionite-citrate reagents will be respectively referred to as “pyro”, “oxa” and “dit” hereafter. Pyrophosphate is the weakest extractor, known to specifically isolate organically bound iron (Fe_{pyro}). Oxalate removes Fe_{pyro} as well as the inorganic amorphous iron (Fe_{oxa}). Dithionite-citrate removes Fe_{pyro} , Fe_{oxa} and crystalline iron (Fe_{dit}), i.e. most Fe species (Mehra and Jackson, 1960; Blume and Schwertmann, 1969; McKeague et al., 1971). Al species extracted by all three methods are reported to be of similar nature as Fe species, although extractions may be less specific and result in some overlaps (McKeague et al., 1971). In particular, quantities of Al extracted by oxalate (Al_{oxa}) may be higher than quantities extracted by dithionite–citrate (Al_{dit}) in some cases such as in acid soils or podzols (Johnson and Todd, 1983; Pagé and Kimpe, 1989). McKeague et al. (1971) showed that these two extractants are less useful for distinguishing species of Al in soils than for Fe species. Relying on iron extraction specificity, relative quantities of crystalline iron (e.g. goethite, hematite) can be obtained by subtracting the quantities of iron extracted with oxalate from those extracted with dithionite-citrate ($\text{Fe}_{\text{CRI}} = \text{Fe}_{\text{dit}} - \text{Fe}_{\text{oxa}}$). Amorphous inorganic iron, also designed as short-range order (SRO) mineral phases, is calculated by $\text{Fe}_{\text{SRO}} = \text{Fe}_{\text{oxa}} - \text{Fe}_{\text{pyro}}$.

(Johnson and Todd, 1983; Pagé and Kimpe, 1989). Finally, we computed the commonly used iron crystallinity index ($CI = Fe_{dit} : Fe_{oxa}$) in order to asses soil development rate (Arduino et al., 1984; Blume and Schwertmann, 1969). Amorphous iron species gradually aggregate into crystalline forms during the pedogenesis process, which makes them good indicators of soil age (Arduino et al., 1984; Johnson and Todd, 1983).

2.4.3.4 Statistical analyses

To test the influence of spatial scale on associations of soil properties and belowground geochemistry between forest types, we performed statistical analyses at two different spatial scales: one at the soil pedon scale (plot scale) and another at the lacustrine watershed scale (site scale). At the plot scale, we tested for differences in each soil property between lw and mf using a mixed analysis of variance (ANOVA) with the variables “site” as random intercept, “transect” nested into “site” as random intercept, and the dominance of moss *vs.* lichen as the fixed effect. All mixed models were fitted using the nlme R package (Pinheiro et al., 2016) in the R environment (R Core Team, 2013). We then assessed covariances among aboveground attributes of vegetation (stand basal area and percent cover of moss and lichen) and chemical variables using partial least squares canonical analysis (PLSCA) and cross-correlation tests. PLSCA identifies latent variables (“orthogonal canonical component”) that maximise correlations between two sets of variables given symmetric roles. PLSCA also makes it possible to calculate the proportion of variance explained by each orthogonal canonical component of one set into the other and to determine the “intragroup community index” (Tenenhaus, 1998) that represents the weight of one variable in a set in explaining variations of variables in the other set. To this effect, we grouped the vegetation variables estimated at the plot scale (e.g. basal area, moss and lichen cover) into one set of variables and the soil geochemical variables into another set. PLSCA was performed using the plsdepot R package (Sanchez, 2012).

Then, to determine whether association patterns between vegetation attributes and geochemical soil properties at the soil profile level could be scaled up at the site scale, we performed a permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA) to test whether geochemical soil properties differed among ecosystem types (LW *vs.* MF). Following the parsimony principle, we restricted the number of soil chemical variables in our analyses to the five elements (Al_{oxa} , $FesRO$, $AlsRO$, Ca and Fe) that had the highest intragroup community indexes relative to vegetation components in the PLSCA. The justification for this choice is

that variables that have a low intragroup community index are loosely linked to variables of the other set (Tenenhaus, 1998). PERMANOVA performs a permutational MANOVA procedure (Anderson, 2001; McArdle and Anderson, 2001) on similarity matrices (here obtained using Euclidean distances) taking the hierarchical structure of the experimental design into account in order to test whether the locations of centroids differ among the groups of interest in multivariate space. The three tested factors were (1) ecosystem type (LW vs. MF) as the fixed effect, (2) site as the random effect ($N = 6$) and (3) transect as the random effect nested within site ($N = 18$, or 3 per site). Most importantly, we avoided any pseudo-replication issue by testing the effect of ecosystem type (LW vs. MF) with the random variable “site” as the error term (ddl of error term = 4; see Table 2.5). Moreover, to ensure valid results, we normalised our data prior to analysis and used the Monte Carlo method to maximise the number of permutation combinations when estimating the p value (Anderson, 2001; McArdle and Anderson, 2001). PERMANOVA was performed using Primer 6 software (Anderson, 2001; McArdle and Anderson, 2001). We also tested whether multivariate dispersions around each group’s centroid were homogeneous between the LW and MF ecosystem types using the vegan R package (Oksanen et al., 2016).

2.5 RESULTS AND DISCUSSION

2.5.1 SOIL PROFILE ANALYSIS

Soil profiles from the two vegetation cover types showed visually *prima facie* pedological differences at the plot scale. All horizons were thicker under the mf cover than under lw cover (Figure 2.2a, Table 2.2). Colours, although not defined with a soil handbook, also differed among soil profiles: while we observed a reddish to light yellow B horizon in lw plots, they were darker and browner in mf plots (Figure 2.2b and c). Colour hues of mineral horizons have been reported to reflect various species and concentrations of Fe(III) oxides (Arduino et al., 1984; Schwertmann, 1985), known as indicators of soil age and soil weathering rate. The more important the pedogenic process of Fe reduction and subsequent removal are, the less colourful the soils are, displaying mostly the grey colours of the silicate matrix (Schwertmann, 1985). It is thus likely that pedogenic processes differ between lw and mf plots. Because all sites developed from a similar geomorphological base (glacial deposit), we thought that the differences observed could portend different developmental or formation processes depending on the vegetation cover. Regarding texture prospection, we found no significant differences (p

value > 0.1) in the mean percentages of sand, clay and silt between mf and lw samples of the C horizon nor in the mean percentage of sand and clay of the B horizon (Table 2.1).

Table 2.2 Characteristics of FH and B horizons in mf and lw plots. The lw plots are plots covered by lichen woodlands, and the mf plots are plots covered by moss forests. Values are given as means +/- standard deviations. “SRO” stand for short-range order species and “CRI” for crystalline species. Asterisks indicate statistical significance using mixed models (see Materials and methods), with * p value < 0.05, ** p value < 0.01 and *** p value < 0.001.

	FH Horizon			B Horizon		
	Iw plots (n=7)	mf plots (n=11)	p-values	Iw plots (n=22)	mf plots (n=32)	p-values
Horizon thickness (cm)	9.64 ± 4.44	22.25 ± 10.3	0.050*	39.38 ± 12.77	47.07 ± 12.07	0.048*
%C	34.99 ± 8.07	45.41 ± 3.16	0.003**	2.04 ± 1.36	2 ± 1.11	0.418
C:N	69.62 ± 5.9	61.97 ± 12.38	0.158	34.9 ± 4.38	32.64 ± 4.86	0.211
CEC (cmol.kg ⁻¹)	11.64 ± 1.56	16.8 ± 6.04	0.051	14.29 ± 5.78	15.33 ± 8.45	0.691
Base saturation	0.47 ± 0.1	0.64 ± 0.13	0.015*	0.01 ± 0	0.05 ± 0.06	0.006**
pH	3.93 ± 0.13	3.86 ± 0.27	0.496	5.24 ± 0.21	5.02 ± 0.31	0.014*
FesRO (g.kg ⁻¹)				5.03 ± 2.35	2.07 ± 1.5	0.003**
Al _{SRO} (g.kg ⁻¹)				8.75 ± 4.6	1.39 ± 2.72	0.000***
Fe _{CRI} (g.kg ⁻¹)				1.55 ± 1.27	0.86 ± 1.30	0.089

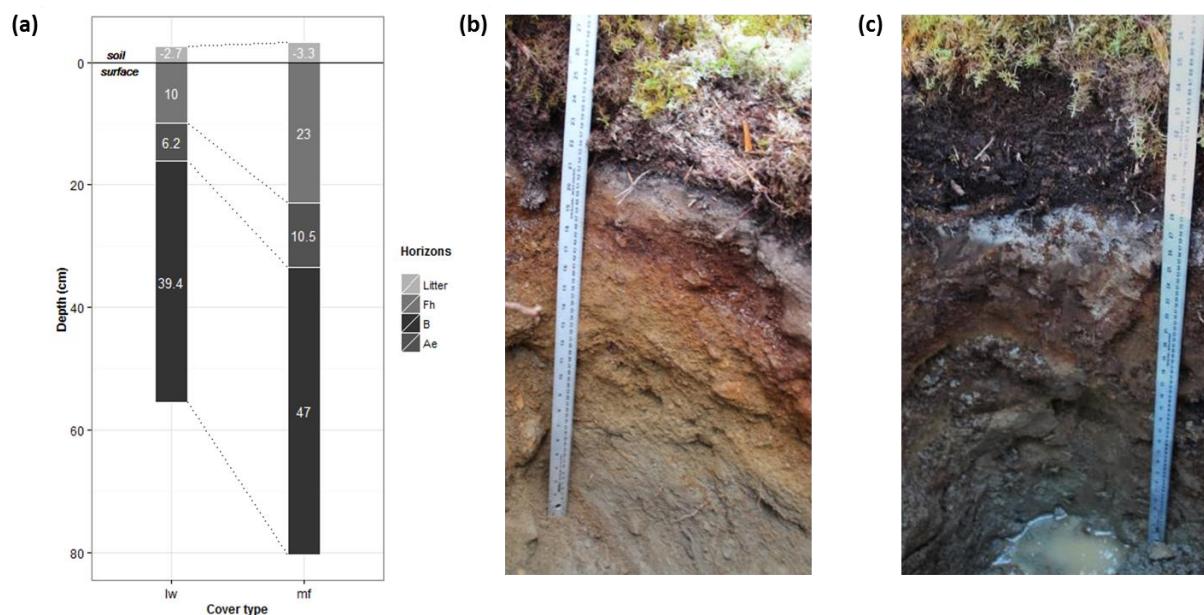


Figure 2.2 Soil profiles in mf and lw plots. (a) Average thicknesses of the litter, FH, Ae and B horizons. Labels inside stacked bars refer to each horizon’s thickness average. (b) Picture taken in the field of a soil profile representative of lw. (c) Picture taken in the field of a soil profile representative of mf. Soil profiles were composed of a thin eluvial pale grey horizon (Ae), a mineral B horizon whose colour varied between sites from light, reddish to dark brown and faded to paler colours with depth, and a grey mineral C horizon.

2.5.2 SOIL CHEMICAL PROPERTIES

Regarding the FH humus layer, C and N concentrations were 30 to 50% higher in mf plots than in lw plots (Figure 2.3, Table 2.2). Concentrations of the two dominant exchangeable base cations (Ca, Mg) were respectively 2.5 and 1.5 times higher in mf humus than in lw humus (Figure 2.3). This translated into direct consequences on humus cation exchange capacity, which was ~50% higher in mf than in lw. However, no difference in humus pH was observed between mf and lw (Table 2.2).

With regard to the B horizon, contrary to the FH horizon, we detected no difference in C or N concentrations between mf and lw plots (Figure 2.4, Table 2.2). As previously reported in acid soils of North American boreal coniferous forests (Bonan, 1990), the N concentration in mineral soil was very low (0.5–0.8%). The B horizon appeared to have higher Ca and Mg concentrations in mf than in lw, while other ion concentrations were similar between plot types (Figure 2.4). Regarding the pH, mf B horizons were ~5% more acidic than lw B horizons (Table 2.2).

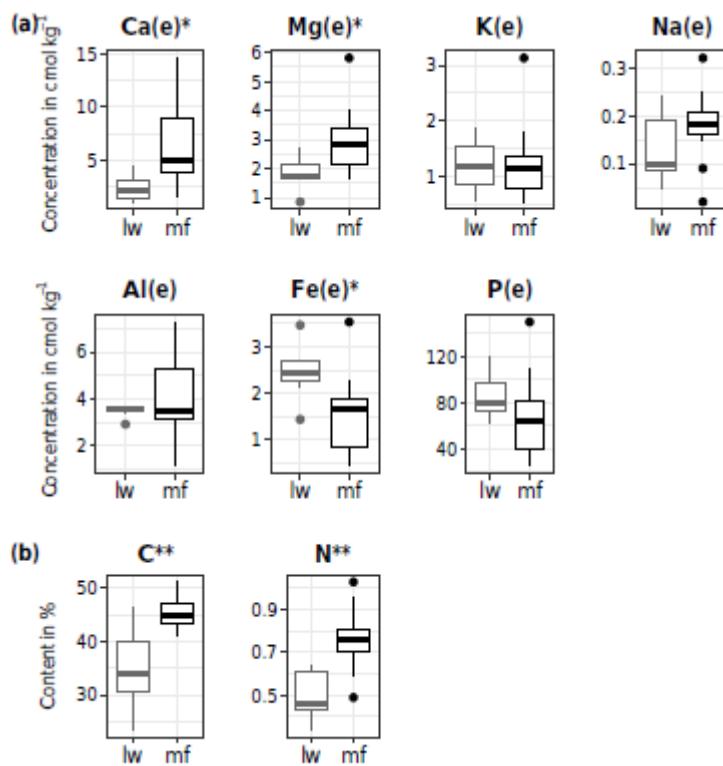
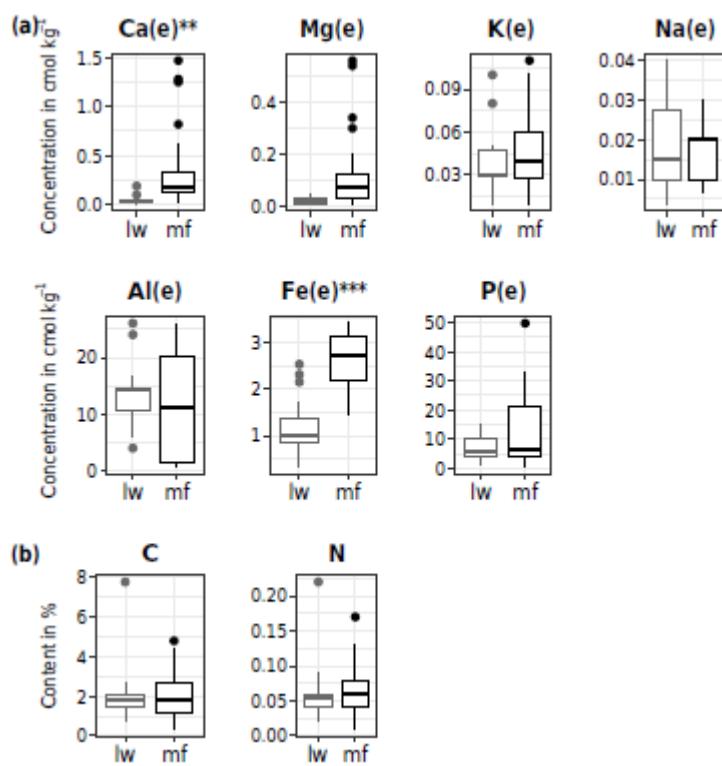


Figure 2.3 Distribution of chemical compounds in the FH horizon in lichen woodland and moss forest plots (lw and mf, respectively). (a) Concentrations of exchangeable base cations and extractable P, (b) organic C and N. Boxplots represent the distribution around the median values. “(e)” indicates exchangeable or extractable elements. Asterisks indicate a significant difference using mixed models (see Materials and methods), with * p value < 0.05, ** p value < 0.01 and *** p value < 0.001.

Figure 2.4 Distribution of chemical compounds in the B horizon in lichen woodland and moss forest plots (lw and mf, respectively).

(a) Concentrations of exchangeable base cations and extractable P, (b) organic C and N. Boxplots represent the distribution around the median values. “(e)” indicates exchangeable or extractable elements. Asterisks indicate a significant difference using mixed models (see Materials and methods), with * p value < 0.05, ** p value < 0.01 and *** p value < 0.001.



Concerning the C horizon, as expected, C percentage was lower in this deep horizon than in the FH and B horizons (Table S2.1 in the Supplement). However, the percentage of C was ~2 times higher in the C horizons of mf plots than in that of lw plots (Table S2.1). This organic enrichment can only have a biological origin coming from the upper layers as no C is provided by the mineral parent material in these acidic soils evolved from a granitic bedrock. Similarly, extractable phosphorous (P) was 2.5 times higher in the lw C horizon than in that of mf. The accumulation of products of mineral weathering as well as the migration of organic P compounds could explain this difference.

2.5.3 FE AND AL REACTIVE SPECIES IN MINERAL HORIZONS

Our results for the different Fe and Al species in the B horizon show that ranges of organically bound metal concentrations (Fe_{pyro} , Al_{pyro}) were similar in lw and mf plots (Figure 2.5). However, lw B horizon exhibited 1.5 to 2.5 times higher concentrations of Fe and Al extracted by oxalate and dithionite-citrate than mf B horizon. In compliance with other studies performed in acid forest soils (Johnson and Todd, 1983), we observed higher concentrations of Aloxa than Aldit (Figure 2.5). The main difference between lw and mf B horizons lay in the

proportion of inorganic amorphous Fe and Al (FeSRO, AlSRO; Figure 2.5, Table 2.2) while crystalline iron concentrations (Fe_{CRI}) were similar (Table 2.2).

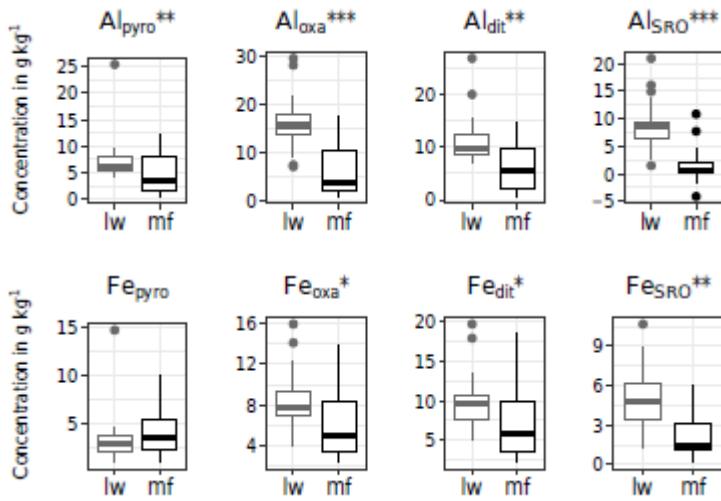


Figure 2.5 Distribution of Fe and Al species concentrations in the B horizon of lw and mf plots. Boxplots represent the distribution around the median values. “Pyro”, “oxa” and “dit” subscripts mention the type of extractions used for isolating Fe and Al species (respectively pyrophosphate, oxalate and dithionite-citrate). “SRO” stand for short-range order species (AlSRO = Alox_a-Alpyro, FeSRO = Feox_a-Fepyro). Asterisks indicate a significant difference using mixed models (see Materials and methods), with * p value < 0.05, ** p value < 0.01 and *** p value < 0.001.

In the C horizon, no major variations in Al and Fe species concentrations could be observed between lw and mf plots (Table S2.1). This deeper horizon was also less concentrated than the B horizon in all reactive Fe and Al species, which is consistent with the findings that, in podzolic soils, metallic elements are more concentrated in the upper centimetres of the B horizon (Lundström et al., 2000). Because no differences in Al and Fe species concentrations were found in the C horizon as opposed to our observations in the B horizon, our result suggest that the B horizon’s chemical structure and metal oxides composition may have been influenced by different pedogenetic development under mf and lw cover rather than by the mineralogical origin of their parent materials. In particular, the absence of any noticeable difference in the iron crystallinity index of B horizon between all studied sites indicated that they had identical ages (Table S2.2). Structural and composition variations are thus derived from other drivers than soil origin and instead depend on factors influencing horizon formation processes.

Our results diverge from the observations made by Ugolini et al. (1981), who found no morphological variations nor geochemical differences in the soil profiles of lichen tundra and spruce forest in a boreal zone of Alaska. In particular, they found no difference in reactive Fe species concentrations (Fe_{pyro}, Fe_{dit}) between the two ecosystems. They concluded that time

and climate were stronger drivers of soil formation in their study area than the vegetation type. We suggest that because of the proximity of our study sites and the patchy plot distribution within sites, climate could be considered homogeneous in the present study. Our results are rather in line with those of Li and Richter (2012), who showed that land-use changes between old hardwood forests, cultivated agricultural fields and old-field pine forests can induce transformation and redistribution of soil iron oxides over relatively short timeframes (Fe_{oxa} , Fe_{edit}). They inferred that some differences could be due to the different erosion levels and biological activities impacting soil iron oxides and organometallic compound transformation (Li and Richter, 2012).

2.5.4 PHOSPHORUS DISTRIBUTION

We observed low concentrations of extractable phosphorous in the B horizon, in contrast to the FH and C horizons (Figure 2.3 and Figure 2.4, Table S2.1). These results could be explained by P sorption properties of FesRO and AlsRO species. As a matter of fact, in the B horizon, most P is bound within Fe–P and Al–P complexes (Grand and Lavkulich, 2015; Li and Richter, 2012). Grand and Lavkulich (2015) showed that P sorption to short-range order Al and Fe mineral phases decreased the availability of labile P. In the C horizon, in addition to its enrichment in organic C, the smaller amounts of Fe and Al oxides may be the reason why more labile P is available (Table S2.1). Reactive Fe and Al species are known to play an important geochemical role in acidic forest soils due to their sorption properties that influence carbon and nutrients bioavailability through coupling reactions, which makes them good predictors of nutrient availability (Grand and Lavkulich, 2015; Li and Richter, 2012). Here, P sorption to short-range order Al and Fe mineral phases in the B horizon may reduce nutrient availability for plants, resulting in limited P supply. P limitation is commonly observed in acidic soils of boreal forests (Giesler et al., 2002).

2.5.5 RELATIONS BETWEEN B AND C HORIZONS

Soil properties were analysed by considering the local variability of the parent material and, therefore, by studying the ratio of B to C horizons for various properties. We found that B :C ratios were different between mf and lw soils for many chemical properties (e.g. Ca, Al_{oxa} , Al_{edit} , AlsRO, Fe_{edit} , FesRO; cf. Figure 2.6), which suggests that dissimilar biogeochemical processes and vertical transfers occur locally in the soil of the two vegetation types. These differences in B:C ratios between mf and lw soils also confirm that C horizon composition is unlikely to drive

most of the variation observed between lw and mf B horizons and that it is the influence of vegetation that impacts most of the soil biogeochemistry. Furthermore, the low concentration of chemical elements in the C horizon compared with B and FH horizons also invalidates the hypothesis of a deeper mineralogical influence explaining the main differences in geochemical composition between lw and mf plots. Finally, variations in soil conditions such as temperature, pH and soil hydrology could play a role in differentiating horizon composition. The thickness of the organic layer and its higher water retention capacity in mf forests could greatly affect soil processes, and this is also reflected in the thickness of the B horizon.

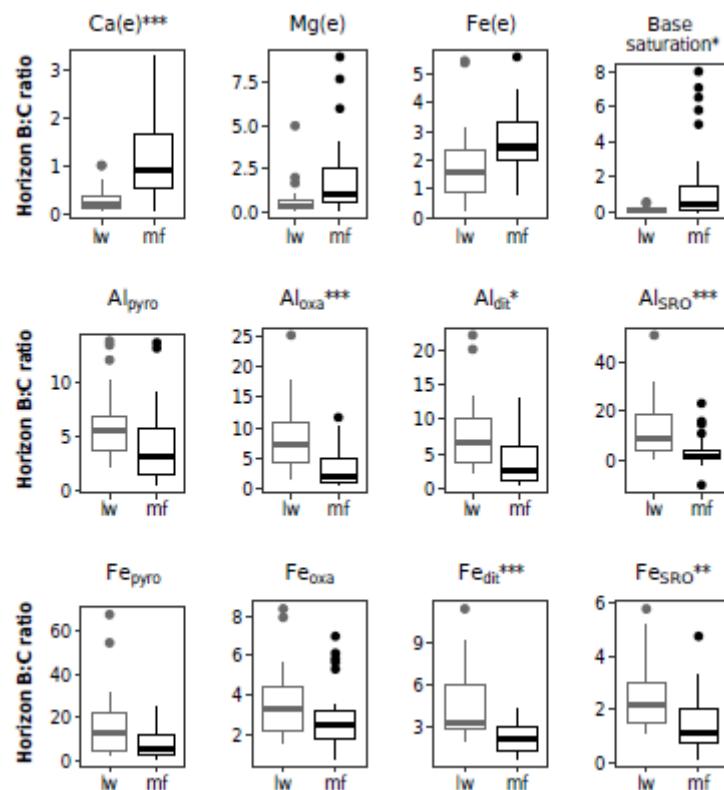


Figure 2.6 Comparison of horizons B:C ratios in lw and mf plots. Ratios were calculated by dividing for each soil type concentration measured in the B horizon by that measured in the C horizon. “(e)” indicates exchangeable or extractable elements. “Pyro”, “oxa” and “dit” subscripts mention the type of extractions used for isolating Fe and Al species (respectively pyrophosphate, oxalate and dithionite-citrate). “SRO” stand for short-range order species (AlSRO = Aloxa-Alpyro, FeSRO = Feoxa-Fepyro). Asterisks indicate statistical significance using mixed models (see Materials and methods), with * p value < 0.05, ** p value < 0.01 and *** p value < 0.001.

2.5.6 COVARIANCE BETWEEN VEGETATION AND SOIL GEOCHEMICAL VARIABLES

Results of the multivariate PLS canonical analysis conducted using the five most significant compounds (according to Figure 2.4 and Figure 2.5, Table 2.2) support the hypothesis of a different biological influence of vegetation on soil chemical composition and structure that discriminates between the two forest types.

Indeed, our results revealed that the five soil geochemical variables with the greatest intragroup community indexes were Al_{oxa}, Fe_{SRO}, Al_{SRO}, Ca and Fe (Figure 2.4, Table 2.3 and Table 2.4), meaning that they were highly linked to variables in the vegetation set. Vegetation variables, on the other hand, all had an important weight in explaining the variability of soil physico-geochemical variables (Table 2.4). This result was consistent with stand basal area (representative of forest production) and cover type vegetation being tightly correlated (Figure 2.7). Fe and Al complex species were positively correlated with each other, positively correlated with lichen cover, and negatively correlated with moss cover and basal area (Figure 2.7). This result was consistent with our aforementioned quantitative observations at the plot scale. Exchangeable Fe, Ca and Mg were positively correlated with each other as well as with the vegetation characteristics of dense moss-covered stands (Figure 2.7).

Table 2.3 Intragroup community indexes of soil physico-geochemical variables relative to orthogonal canonical components of vegetation variables. Values with the highest scores are indicated in bold.

	t1	t2	t3
Al _{oxa}	0.38	0.43	0.73
Fe _{oxa}	0.17	0.24	0.35
Fe _{dit}	0.16	0.24	0.41
Al _{dit}	0.18	0.29	0.70
Fe _{SRO}	0.37	0.37	0.71
Al _{SRO}	0.38	0.38	0.56
Ca	0.28	0.35	0.46
Mg	0.23	0.28	0.97
Fe	0.51	0.52	0.28
B horizon thickness	0.13	0.14	0.22
pH	0.06	0.13	0.35

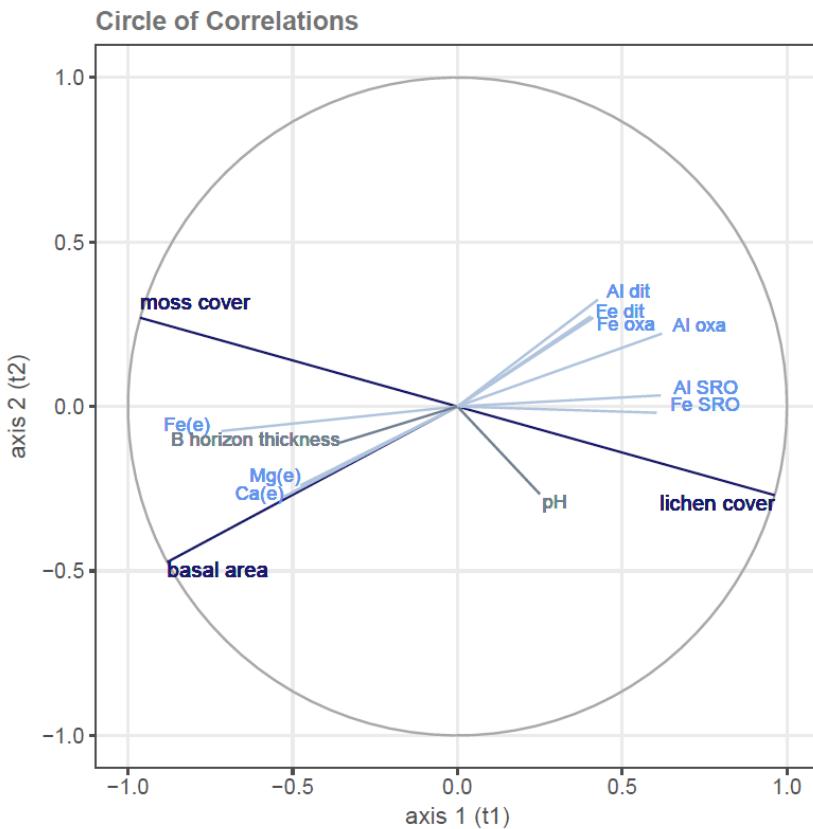


Figure 2.7 Graphical projection of partial least squares canonical analysis (PLSCA) results in the B horizon at the plot scale. Variables for stand tree cover characteristics are drawn in dark blue, chemical compounds in light blue and soil characteristics in grey. Axes correspond to principal orthogonal canonical components. Positive, null or negative correlations between variables are indicated by acute, right or obtuse angles, respectively, between the corresponding vectors. “(e)” indicates exchangeable or extractable elements. Regarding the chemical elements, only variables that showed the greatest differences in mean values between Iw and mf plots in the B horizon were included in the PLSCA.

Table 2.4 Intragroup community indexes of vegetation variables relative to orthogonal canonical components of soil physico-geochemical variables.

	u1	u2	u3
Basal area	0.55	0.55	0.59
Moss cover	0.43	0.49	0.53
Lichen cover	0.43	0.49	0.53

Exchangeable Fe, Ca and Mg behaviours were very much alike, displaying negative correlations with Fe and Al oxides (Figure 2.5, Figure S2.2 and Figure S2.3). The different behaviours of exchangeable Fe and bound Fe could be explained by their different mobility properties and abilities, in particular since fluxes could vary under different soil environmental conditions and soil thicknesses between lw and mf plots. The conversion reactions of iron oxides depend to a large extent on pedoenvironmental factors (pH, water activity, temperature, etc.; Schwertmann, 1988). These factors vary with depth and depend on the groundcover. Furthermore, organic matter seems to have an influence on iron oxides by inhibiting their crystallinity (Borggaard et al., 1990): in mf plots, the thicker and denser organic matter layer could explain the lower concentrations of Fe and Al oxides in B horizons. Fe and Al oxides species could also differ between mf and lw plots because soil temperature and moisture are also responsible for different goethite:hematite ratios (Schwertmann, 1988). Hematic soils develop in warmer conditions and are characterised by reddish brown colours, while goethitic soils develop under colder environment and turn yellowish-brown. This is consistent with our observations of clearer red to yellow soils under lw cover where little organic matter accumulates as opposed to mf soils overlaid by a thick dark brown organic layer which could lead to warmer temperatures.

We also found positive correlations between C and N concentrations, moss coverage, and Mg and Ca concentrations in the FH organic horizon (Figure S2.3). The higher base cation bioavailability in mf plots could be explained by greater inputs of organic matter to the soil surface and by a higher coniferous basal area cover. Decomposing organic matter and litter are known to be important sources of base cation supply such as Ca and Mg (Finzi et al., 1998; Grand and Lavkulich, 2015).

2.5.7 DIFFERENCES IN SOIL GEOCHEMISTRY AT THE SITE SCALE

We scaled up the effect of ground cover type (lw vs. mf) on Al_{oxa} , FesRO , AlsRO , Ca and Fe at the site scale (lake watershed scale) to test explicitly whether the same chemical elements differed between ecosystem type (LW vs. MF) using PERMANOVA. Our results showed significant differences between MF and LW ecosystem types ($P(\text{MC}) = 0.0005$, pseudo- $F = 12.939$). The type of ecosystem alone explained 47.6% of the total variance in the studied set of geochemical variables (Table 2.5). In addition, our test of multivariate dispersion revealed that the level of heterogeneity regarding Al_{oxa} , FesRO , AlsRO , Ca and Fe did not differ between MF and LW (p value = 0.895, $F = 0.0203$, Table S2.3), which reinforces the conclusion that

the difference observed between MF and LW originates from differences in mean values of Aloxa, Fesro, Alsro, Ca and Fe rather than differences in variance (Figure 2.8). This finally highlights interactions between ecosystem structure and geochemical composition of the soil at the site scale.

Table 2.5 Results of PERMANOVA on the ecosystem types and geochemical variables (MF vs. LW). Significant effects are indicated in bold. P(MC): p values obtained through Monte Carlo methods.

Source	df	MS	Pseudo-F	P(perm)	P(MC)	Number of perm. units	% of variance explained
Ecosystem type (MF vs. LW) = (ty)	1	92.103	12.939	0.0001	0.0005	10	47.6
Site (ty) = si(ty)	4	7.1183	1.3902	0.2339	0.2115	9928	3.4
Transect (tr) = tr(si(ty))	12	5.1203	2.2214	0.0006	0.0017	9887	14.2
Residuals	36	2.305					34.8
Total	53						100

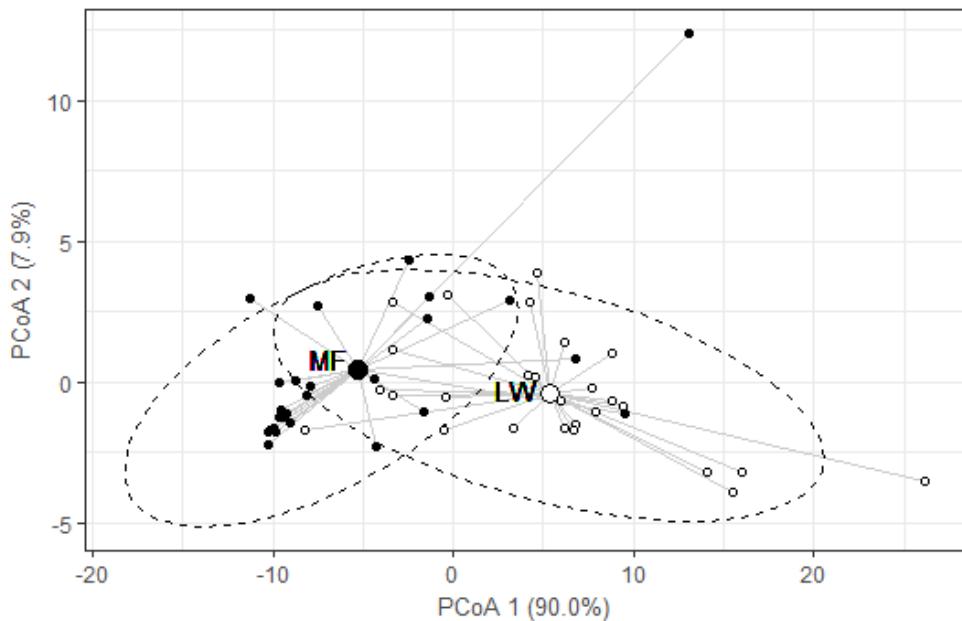


Figure 2.8 Graphical projection of homogeneity of multivariate dispersions of data around ecosystem-type centroids (principal coordinates analysis). Average distance to centroids was 6.084 and 5.912 for LW and MF, respectively. Small open circles represent plots located in LW sites; small black filled circles correspond to plots located in MF sites. The two big circles represent the group centroids for each forest type (LW vs. MF).

2.5.8 TOTAL ELEMENT STOCKS IN THE SOIL

Because LW and MF displayed variations in soil composition and thickness, we hypothesised that they should hold different total amounts of chemical species. Total net stocks of C and N were scaled up from the plot to the site scale (layer thickness x organic matter concentration) in FH and B horizons (top 15 cm). On average, the FH horizon in MF held 3.5 times higher amounts of C and 4 times more N than that in LW (Table 2.6). Similarly, in the B horizon, both C and N stocks were 2 times higher in MF than in LW. These results suggest that, in addition to C sequestration in a greater aerial biomass, closed moss forests also hold more C in their soil. However, regarding Fe and Al species, total net stocks were higher in LW than in MF, despite their thinner B horizons (Table S2.4).

Table 2.6 Carbon and nitrogen stocks contained in FH and B horizons. Values are given as means +/- standard deviations.

Total stock at the site scale (t.ha ⁻¹)			
	LW sites	MF sites	
FH horizon			
C	36.68 ± 4.29	126.44 ± 67.86	
N	0.53 ± 0.05	2.06 ± 1.00	
B horizon			
C	22.23 ± 8.55	44.68 ± 6.61	
N	0.67 ± 0.31	1.39 ± 0.32	

2.5.9 BIOLOGICAL INFLUENCE

Overall, because we did not find any difference in the geochemistry and texture of the C horizon between ecosystem types and because our sites developed from surficial deposits (undifferentiated till, dead-ice moraine) of similar origin (glacial), our results, which are in line with those of other studies, suggest a biological influence of vegetation on soil profile development and soil chemistry (Finzi et al., 1998; Haughian and Burton, 2015; Wood et al., 1984). Haughian and Burton (2015) showed that more variability in soil composition could be explained by vegetation functional groups (e.g. mosses vs. lichens) than by abiotic characteristics (soil texture, topography). They found that variations in nutrient availability were the result of differences in vegetation types (lichens, feather mosses and vascular plants)

rather than the opposite (i.e. nutrient availability as a cause of vegetation patterns). In their study of podzol biogeochemical vertical stratification in hardwood forests of New Hampshire, Wood et al. (1984) concluded that the B horizon is subject to strong geochemical control that is under biological influence rather than of mineralogical origin. Finzi et al. (1998) observed different distributions of Ca, Mg, Fe and Al exchangeable cations in 0–7.5 cm mineral soils under various tree species. They found an association between tree species and soil specific chemical properties at the tree scale and suggested that vegetation influenced soil acidity and cation cycling in the forests studied (Finzi et al., 1998). Here, we suggest that the differences we observed in soil geochemical structure and composition between MF and LW had a biological origin that resulted in repercussions of the local vegetation on soil environmental conditions, which in turn influenced soil biogeochemical processes. We suggest the following potential causes for the difference observed in soil between LW and MF ecosystems: (i) the abundance of tree cover could influence soil formation through its direct consequence of canopy openness on soil micro-environmental conditions and drainage; (ii) snowfall rate and snowmelt duration in turn may influence reductive conditions and cause differential dissolution of iron oxides that accumulate in the B horizon (Giesler et al., 2002); (iii) thickness of organic soil layers could create differential insulating properties (Lawrence and Slater, 2007); (iv) because water flow also affects the distribution of chemical elements such as labile P, Fe and Al (Giesler et al., 2002), differences in drainage conditions, slope, moisture and hydrochemical processes under moss and lichen covers (Brown et al., 2010; Haughian and Burton, 2015; Price et al., 1997) could also explain the observed variations in lw and mf soil chemical properties; and, finally, v) lichen surface weathering capacity (Chen et al., 2000; Porada et al., 2014) may be responsible for the higher concentrations of Fe and Al species in LW upper mineral horizons, while a dense moss cover may be less aggressive in mineral weathering; however, because this environment is more productive, it could generate more organic acid and favour a deeper profile development.

2.5.10 SOIL, CLIMATE AND VEGETATION DYNAMICS

It has previously been suggested that the two vegetation types considered could be two ecological states and that LW could be an alternative stable state resulting from regional disturbance history (Jasinski and Payette, 2005). We propose here a diagram (Figure 2.9) that synthesises our interpretations of the possible feedback processes between climate, vegetation and soil biogeochemistry that can be considered to result from successive fires.

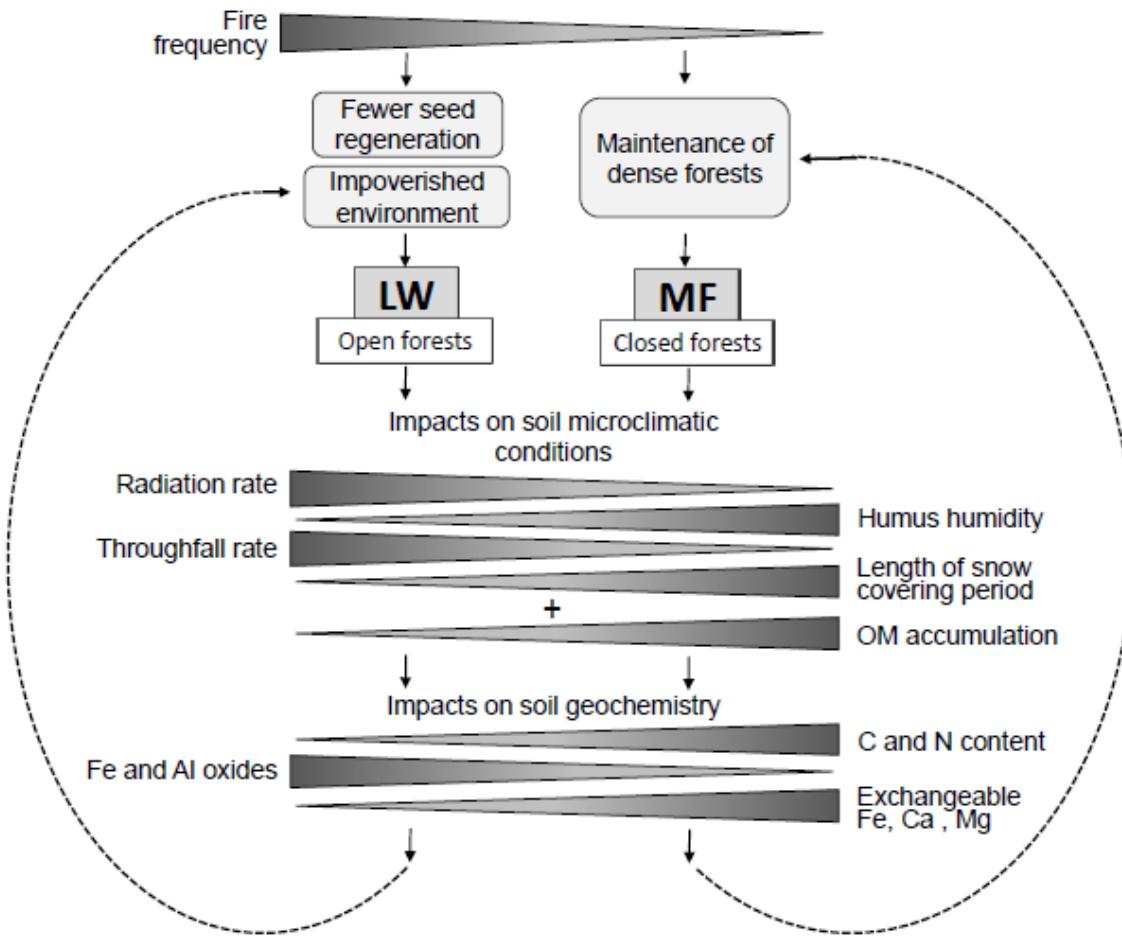


Figure 2.9 Schematic illustration of feedback processes between stand biomass (basal area and/or density) and soil biogeochemistry as a consequence of climatic conditions based on the present study interpretations.

Indeed, the progression of open canopy forests could be due to a greater fire frequency resulting from the changing climate (Rapanoela et al., 2016). Differences in fire events may lead to direct and indirect consequences at the soil level arising from fire impacts on vegetation structure and soil properties (Certini, 2005). Fire effects on soil properties have been shown to range from negative short-term effects (removal of organic matter, erosion, loss of nutrients through volatilisation, alteration of microbial communities, etc.) to long-term consequences (enhanced productivity, impact on forest successions, etc.; Certini, 2005). While negative effects on soil properties seem to be short lived (detectable some years post-fire, at most a decade) and restricted to a few top centimetres of superficial layers (Certini, 2005), we suggest that indirect effects may be wider and could have longer-term consequences. Frequent fires may hinder the accumulation of a thick top layer of organic matter, thus leading to direct aftereffects on soil physical and microclimatic conditions. The low stem basal area (likely

associated with lower tree density) inherited from frequent fires results in both higher radiative insolation and precipitation reaching the soil surface, thus setting an environment more suitable to the establishment of light-tolerant lichen rather than colonisation by moss species. Repeated fires may spearhead lichen dominance in LW by maintaining preferential environmental conditions for its colonization and establishment (Girard et al., 2009). In return, lichen establishment could also maintain a specific soil composition that is low in nutrients because of its low primary productivity (Moore, 1980). Altogether, the disturbance regime in boreal forests could determine the ground cover vegetation type and impact soil development through both direct and indirect effects, by generating poorer soils and sustaining the establishment of less productive forests.

2.6 CONCLUSIONS

We identified clear relationships between soil and vegetation structures that are reflective of a whole integrative system relying on feedback interactions. Although the correlation patterns between the ecosystem's biological components and the soil variables seem complex, our results suggest that in comparison to closed-canopy forests, open forests with a lichen ground cover are associated with a soil impoverished in C and available nutrients that develops a thinner B horizon characterised by high concentrations in amorphous species of Fe and Al. Ecosystem productivity and carbon sequestration are affected twice in LW compared with MF: through a lower density of trees (lower basal area and fewer stems) and through nutrient- and organically limited soils. This emphasizes the current economic and climatic stakes that forest opening represents in so far as it could have important consequences in terms of carbon sequestration capacity. Our study of soil compartments confirms that the current opening of black spruce forests is an ecological, economic and climatic stake with underlying long-term consequences, notably in the terrestrial carbon budget.

A good understanding of the processes governing soil biogeochemistry and feedback interactions between soil and vegetation remains fundamental for forest management, especially in areas of ecological transitions representing major challenges, such as the northern boundary between productive boreal forests and open lichen woodlands. Our study highlights that natural disturbances may influence landscape remodelling and ecosystem heterogeneity in much more ways than through their direct impacts on seedling regeneration and soil nutrient short-term depletion. Repeated disturbance events could have long-term consequences on soil

formation and development. Disturbance history and inheritance could promote the establishment and maintenance of specific vegetation–soil systems (or ecological states). If so, soil science and biogeochemistry could become interesting proxies in disturbance ecology, notably for palaeoecological investigations aiming to reconstruct changes in vegetation. Further investigations should explore vegetation structure (basal area and tree density) and soil relations in other ecosystems and focus on microclimatic and drainage conditions as well as disturbance history as explanatory drivers of variability.

2.7 ACKNOWLEDGEMENTS.

This research was funded by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC), the European IRSES NEWFOREST project, the Institut de l’Écologie et Environnement of the Centre national de la recherche scientifique (CNRS-InEE), the École Pratique des Hautes Études and the University of Montpellier (France) through the International Research Group on Cold Forests (GDRI “Forêts Froides”, France), and the Institut Universitaire de France (IUF). The PhD thesis of Carole Bastianelli was supported by AgroParisTech. The authors are grateful to Serge Rousseau for carrying out laboratory experiments; to David Gervais, Benoît Brossier and Samuel Alleaume for their help with field work; and to Isabelle Lamarre for her help in proofreading this paper. The authors also thank Véronique Poirier from the Forest Research Head department of the Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec (MFFP) for providing helpful geographical and spatial information as well as Pierre clouâtre (MFFP) and Benoît Gaudreau (MFFP) for the logistical support and their involvement in the field campaign preparation.

2.8 REFERENCES

- Ali, A. A., Blarquez, O., Girardin, M. P., Hély, C., Tinquaut, F., Guellab, A. E., Valsecchi, V., Terrier, A., Bremond, L., Genries, A., Gauthier, S., and Bergeron, Y.: Control of the multimillennial wildfire size in boreal North America by spring climatic conditions, *P. Natl. Acad. Sci. USA*, 109, 20966–20970, <https://doi.org/10.1073/pnas.1203467109>, 2012.
- Anderson, M. J.: A new method for non-parametric multivariate analysis of variance, *Austral Ecol.*, 26, 32–46, 2001. Arduino, E., Barberis, E., Carraro, F., and Forno, M. G.: Estimating relative ages from iron-oxide/total-iron ratios of soils in the western Po

Valley, Italy, *Geoderma*, 33, 39–52, [https://doi.org/10.1016/0016-7061\(84\)90088-0](https://doi.org/10.1016/0016-7061(84)90088-0), 1984.

Asselin, H. and Payette, S.: Late Holocene opening of the forest tundra landscape in northern Québec, Canada, *Global Ecol. Biogeogr.*, 14, 307–313, <https://doi.org/10.1111/j.1466-822X.2005.00157.x>, 2005.

Bastianelli, C., Ali, A. A., Béguin, J., Bergeron, Y., Grondin, P., Hély, C., and Paré, D.: Soil data: Biogeochemistry analysis – LWvsMF – June 2017, ResearchGate, <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.12565.52965>, 2017.

Bernier, P. Y., Desjardins, R. L., Karimi-Zindashty, Y., Worth, D., Beaudoin, A., Luo, Y., and Wang, S.: Boreal lichen woodlands: A possible negative feedback to climate change in eastern North America, *Agr. Forest Meteorol.*, 151, 521–528, <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2010.12.013>, 2011.

Blume, H. P. and Schwertmann, U.: Genetic evaluation of profile distribution of aluminum, iron, and manganese oxides, *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 33, 438–444, <https://doi.org/10.2136/sssaj1969.03615995003300030030x>, 1969.

Bonan, G. B.: Carbon and nitrogen cycling in North American boreal forests. II. Biogeographic patterns, *Can. J. Forest Res.*, 20, 1077–1088, <https://doi.org/10.1139/x90-143>, 1990.

Bonan, G. B. and Shugart, H. H.: Environmental factors and ecological processes in boreal forests, *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 1–28, 1989.

Borggaard, O. K., Jørgensen, S. S., Moberg, J. P., and Raben-Lange, B.: Influence of organic matter on phosphate adsorption by aluminium and iron oxides in sandy soils, *J. Soil Sci.*, 41, 443–449, <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.1990.tb00078.x>, 1990.

Brimhall, G. H. and Dietrich, W. E.: Constitutive mass balance relations between chemical composition, volume, density, porosity, and strain in metasomatic hydrochemical systems: Results on weathering and pedogenesis, *Geochim. Cosmochim. Ac.*, 51, 567–587, [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(87\)90070-6](https://doi.org/10.1016/0016-7037(87)90070-6), 1987.

Brown, S. M., Petrone, R. M., Mendoza, C., and Devito, K. J.: Surface vegetation controls on evapotranspiration from a sub-humid Western Boreal Plain wetland, *Hydrol. Process.*, 24, 1072–1085, <https://doi.org/10.1002/hyp.7569>, 2010.

- Buurman, P. and Jongmans, A. G.: Podzolisation and soil organic matter dynamics, *Geoderma*, 125, 71–83, <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2004.07.006>, 2005.
- Canadian Soil Survey Committee: The Canadian System of Soil Classification, *Agric. Can. Publ.*, No. 1646, NRC Research Press, 1978.
- Carter, M. R.: Soil Sampling and Methods of Analysis, CRC Press, 1993.
- Certini, G.: Effects of fire on properties of forest soils: a review, *Oecologia*, 143, 1–10, <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1788-8>, 2005.
- Chen, J., Blume, H.-P., and Beyer, L.: Weathering of rocks induced by lichen colonization – a review, *Catena*, 39, 121–146, [https://doi.org/10.1016/S0341-8162\(99\)00085-5](https://doi.org/10.1016/S0341-8162(99)00085-5), 2000.
- Duchaufour, P.: La formation et l'évolution des complexes organominéraux dans les sols et leur rôle dans la pédogénèse, *Sci. Sol*, 28, 273–284, 1990.
- Environment Canada: Canadian Climate Normals 1981-2010 Station Data – Climate – Environment Canada, available at: <http://climate.weather.gc.ca/> (last access: 10 August 2016), 2013.
- Finzi, A. C., Canham, C. D., and Van Breemen, N.: Canopy tree-soil interactions within temperate forests: species effects on pH and cations, *Ecol. Appl.*, 8, 447–454, [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(1998\)008\[0447:CTSIWT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(1998)008[0447:CTSIWT]2.0.CO;2), 1998.
- Giesler, R., Petersson, T., and Höglberg, P.: Phosphorus limitation in boreal forests: effects of aluminum and iron accumulation in the humus layer, *Ecosystems*, 5, 300–314, <https://doi.org/10.1007/s10021-001-0073-5>, 2002.
- Girard, F., Payette, S., and Gagnon, R.: Rapid expansion of lichen woodlands within the closed-crown boreal forest zone over the last 50 years caused by stand disturbances in eastern Canada, *J. Biogeogr.*, 35, 529–537, <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01816.x>, 2008.
- Girard, F., Payette, S., and Gagnon, R.: Origin of the lichen–spruce woodland in the closed-crown forest zone of eastern Canada, *Global Ecol. Biogeogr.*, 18, 291–303, <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00449.x>, 2009.

- Grand, S. and Lavkulich, L. M.: Short-range order mineral phases control the distribution of important macronutrients in coarsetextured forest soils of coastal British Columbia, Canada, *Plant Soil*, 390, 77–93, <https://doi.org/10.1007/s11104-014-2372-6>, 2015.
- Haughian, S. R. and Burton, P. J.: Microhabitat associations of lichens, feathermosses, and vascular plants in a caribou winter range, and their implications for understory development, *Botany*, 93, 221–231, <https://doi.org/10.1139/cjb-2014-0238>, 2015.
- Holmgren, G. G. S.: A rapid citrate-dithionite extractable iron procedure, *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 31, 210–211, 1967.
- Jasinski, J. P. P. and Payette, S.: The creation of alternative stable states in the southern boreal forest, Québec, Canada, *Ecol. Monogr.*, 75, 561–583, <https://doi.org/10.1890/04-1621>, 2005.
- Jenny, H.: *Factors of Soil Formation: A System of Quantitative Pedology*, Courier Corporation, 1994.
- Johnson, D. W. and Todd, D. E.: Relationships among iron, aluminum, carbon, and sulfate in a variety of forest soils, *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 47, 792–800, <https://doi.org/10.2136/sssaj1983.03615995004700040035x>, 1983.
- Kardol, P., Bezemer, T. M., and van der Putten, W. H.: Temporal variation in plant-soil feedback controls succession, *Ecol. Lett.*, 9, 1080–1088, <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00953.x>, 2006.
- Lawrence, D. M. and Slater, A. G.: Incorporating organic soil into a global climate model, *Clim. Dynam.*, 30, 145–160, <https://doi.org/10.1007/s00382-007-0278-1>, 2007.
- Li, J. and Richter, D. D.: Effects of two-century land use changes on soil iron crystallinity and accumulation in Southeastern Piedmont region, USA, *Geoderma*, 173–174, 184–191, <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2011.12.021>, 2012.
- Lundström, U. S., van Breemen, N., and Bain, D.: The podzolization process, A review, *Geoderma*, 94, 91–107, [https://doi.org/10.1016/S0016-7061\(99\)00036-1](https://doi.org/10.1016/S0016-7061(99)00036-1), 2000.
- McArdle, B. H. and Anderson, M. J.: Fitting multivariate models to community data: a comment on distance-based redundancy analysis, *Ecology*, 82, 290–297, 2001.

McBride, M. B.: Adsorption and oxidation of phenolic compounds by iron and manganese oxides, *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 51, 1466–1472, <https://doi.org/10.2136/sssaj1987.03615995005100060012x>, 1987.

McKeague, J. A.: Manual on Soil Sampling and Methods of Analysis, 2nd Edn., Canadian Society of Soil Science, Ottawa, 212 pp., 1987.

McKeague, J. A., Brydon, J. E., and Miles, N. M.: Differentiation of forms of extractable iron and aluminum in soils, *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 35, 33–38, <https://doi.org/10.2136/sssaj1971.03615995003500010016x>, 1971.

Mehlich, A.: Mehlich 3 soil test extractant: A modification of Mehlich 2 extractant, *Commun. Soil Sci. Plant Anal.*, 15, 1409–1416, 1984.

Mehra, O. P. and Jackson, M. L.: Iron oxide removal from soils and clays by a dithionite-citrate system buffered with sodium bicarbonate, *Clay. Clay Miner.*, 7, 317–327, 1960.

Moore, T. R.: The nutrient status of subarctic woodland soils, *Arct. Alp. Res.*, 12, 147–160, <https://doi.org/10.2307/1550512>, 1980.

Mourier, B., Poulenard, J., Carcaillet, C., and Williamson, D.: Soil evolution and subalpine ecosystem changes in the French Alps inferred from geochemical analysis of lacustrine sediments, *J. Paleolimnol.*, 44, 571–587, <https://doi.org/10.1007/s10933-010-9438-0>, 2010.

Oksanen, J., Blanchet, G. F., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Szoecs, E., and Wagner, E.: vegan: Community Ecology Package, R package version 2.4-1, 2016.

Pagé, F. and Kimpe, C. R. D.: Dissolution des composés ferrugineux et alumineux des horizons b podzoliques de sols du Québec par le dithionite-citrate-bicarbonate, l'oxalate, le pyrophosphate et le tétraborate, *Can. J. Soil Sci.*, 69, 451–459, <https://doi.org/10.4141/cjss89-047>, 1989.

Porada, P., Weber, B., Elbert, W., Pöschl, U., and Kleidon, A.: Estimating impacts of lichens and bryophytes on global biogeochemical cycles, *Global Biogeochem. Cy.*, 28, 71–85, <https://doi.org/10.1002/2013GB004705>, 2014.

Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., and R Core Team: *_nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models*, R package version 3.1-128, 2016.

Price, A. G., Dunham, K., Carleton, T., and Band, L.: Variability of water fluxes through the black spruce (*Picea mariana*) canopy and feather moss (*Pleurozium schreberi*) carpet in the boreal forest of Northern Manitoba, *J. Hydrol.*, 196, 310–323, [https://doi.org/10.1016/S0022-1694\(96\)03233-7](https://doi.org/10.1016/S0022-1694(96)03233-7), 1997.

R Core Team: R: A Language and Environment for Statistical Computing, R Foundation for Statistical Computing, available at: <http://www.R-project.org/> (last access: December 2017), 2013.

Rapanoela, R., Raulier, F., and Gauthier, S.: Regional instability in the abundance of open stands in the boreal forest of eastern Canada, *Forests*, 7, 103, <https://doi.org/10.3390/f7050103>, 2016.

Richard, P.: Contribution à l'histoire postglaciaire de la végétation au nord-est de la Jamésie, Nouveau-Québec, *Géog. Phys. Quat.*, 33, 93–112, <https://doi.org/10.7202/1000324ar>, 1979.

Richter, D. and Yaalon, D.: The Changing Model of Soil, Elsevier, 2012.

Sanborn, P., Lamontagne, L., and Hendershot, W.: Podzolic soils of Canada: Genesis, distribution, and classification, *Can. J. Soil Sci.*, 91, 843–880, <https://doi.org/10.4141/cjss10024>, 2011.

Sanchez, G.: plsdepot: Partial Least Squares (PLS) Data Analysis Methods, R package version 0.1.17, 2012.

Schaetzl, R. J. and Isard, S. A.: Regional-scale relationships between climate and strength of podzolization in the Great Lakes region, North America, *Catena*, 28, 47–69, 1996.

Schaetzl, R. J., Luehmann, M. D., and Rothstein, D.: Pulses of Podzolization: The Relative Importance of Spring Snowmelt, Summer Storms, and Fall Rains on Spodosol Development, *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 79, 117–131, <https://doi.org/10.2136/sssaj2014.06.0239>, 2015.

Schwertmann, U.: The effect of pedogenic environments on iron oxide minerals, *Ad. Soil Sci.*, 1, 171–200, https://doi.org/10.1007/978-1-4612-5046-3_5, 1985.

Schwertmann, U.: Occurrence and Formation of Iron Oxides in Various Pedoenvironments, in Iron in Soils and Clay Minerals, edited by: Stucki, J. W., Goodman, B. A., and Schwertmann, U., Springer Netherlands, 267–308, 1988.

Sulyma, R. and Coxson, D. S.: Microsite displacement of terrestrial lichens by feather moss mats in late seral pine-lichen woodlands of north-central British Columbia, *Bryologist*, 104, 505–516, [https://doi.org/10.1639/0007-2745\(2001\)104\[0505:MDOTLB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1639/0007-2745(2001)104[0505:MDOTLB]2.0.CO;2), 2001.

Tenenhaus, M.: *La régression PLS : théorie et pratique*, Éditions Technip., 1998.

Ugolini, F. C., Reanier, R. E., Rau, G. H., and Hedges, J. I.: Pedological, isotopic, and geochemical investigations of the soils at the boreal forest and alpine tundra transition in northern Alaska, *Soil Sci.*, 131, 359–375, 1981.

Van Bogaert, R., Gauthier, S., Raulier, F., Saucier, J.-P., Boucher, D., Robitaille, A., and Bergeron, Y.: Exploring forest productivity at an early age after fire: a case study at the northern limit of commercial forests in Quebec, *Can. J. Forest Res.*, 45, 579–593, <https://doi.org/10.1139/cjfr-2014-0273>, 2015.

Van der Putten, W. H., Bardgett, R. D., Bever, J. D., Bezemer, T. M., Casper, B. B., Fukami, T., Kardol, P., Klironomos, J. N., Kulmatiski, A., Schweitzer, J. A., Suding, K. N., Van de Voorde, T. F. J., and Wardle, D. A.: Plant–soil feedbacks: the past, the present and future challenges, *J. Ecol.*, 101, 265–276, <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12054>, 2013.

Willis, K. J., Braun, M., Sümegei, P., and Tóth, A.: Does soil change cause vegetation change or vice versa? A temporal perspective from Hungary, *Ecology*, 78, 740–750, [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1997\)078\[0740:DSCCVC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[0740:DSCCVC]2.0.CO;2), 1997.

Wood, T., Bormann, F. H., and Voigt, G. K.: Phosphorus cycling in a northern hardwood forest: biological and chemical control, *Science*, 223, 391–393, <https://doi.org/10.1126/science.223.4634.391>, 1984.

Chapitre 3.

TRACKING OPEN VERSUS CLOSED-CANOPY BOREAL FOREST IN THE GEOCHEMISTRY OF LAKE SEDIMENT DEPOSITS

Carole Bastianelli, Adam A. Ali, Yves Bergeron, Christelle Hély,
David Paré

En cours de révision chez

Journal of Geophysical Research: Biogeosciences

3.1 ABSTRACT

Identifying geochemical palaeo-proxies of vegetation type in watersheds could become a powerful tool for palaeoecological studies of ecosystem dynamics, particularly when commonly used proxies, such as pollen grains, are unusable. We investigated the differences in the sediment geochemistry of lakes surrounded by two boreal forest ecosystems dominated by the same tree species: closed-canopy black spruce-moss forests (MF) and open-canopy black spruce-lichen woodlands (LW). This study was designed as a first calibration step between terrestrial modern soils and lacustrine sediments (0-1000 cal. yr BP) on six lake watersheds. Differences in the physical and geochemical properties of forest soils had previously been observed between these two modern ecosystems. Here, we show that the geochemical properties of the sediments varied between the six lakes studied. While we did not identify geochemical indicators that could solely distinguish both ecosystem types in modern sediments, we observed intriguing differences in concentrations of C:N ratio, carbon isotopic ratio and aluminum oxide species, and in the stabilization of their geochemical properties with depth. The C accumulation rates at millennial scale were significantly higher in MF watersheds than in LW watersheds. We suggest that these variations could result from organic matter inflows that fluctuate depending on forest density and ground vegetation cover. Further investigations on these highlighted geochemistry markers need to be performed to confirm whether they can be used to detect shifts in vegetation conditions that have occurred in the past.

Key points:

- Lake sediments of closed moss-forest and open-crown lichen-woodland watersheds showed different geochemical properties
- Organic matter accumulation in lake sediments at long-time scales depend on the tree density of the forests surrounding the watershed.
- Geochemical proxies could be useful to detect changes in ecosystem structure over time.

3.2 RÉSUMÉ

L'identification de paléo-proxys géochimiques, indiquant le type de végétation présent dans un bassin versant, pourrait constituer un outil puissant pour les études paléoécologiques traitant de la dynamique des écosystèmes. En particulier lorsque les autres proxys, comme les grains de pollens, sont inutilisables. Nous avons recherché des différences dans la géochimie des sédiments de lacs entourés par deux types d'écosystèmes forestiers boréaux, présentant la même espèce ligneuse dominante : les pessières fermées à mousses (MF) et les pessières ouvertes à lichens (LW). Cette étude a été conçue comme une étape préliminaire de calibration des variations de composition entre les sols actuels des écosystèmes terrestres et les sédiments lacustres modernes (de 0 à 1000 ans) de six bassins versants. Des différences dans les propriétés physiques et chimiques des sols forestiers ont précédemment été observées entre les deux types d'écosystème. Ici, nous montrons que les propriétés géochimiques des sédiments varient aussi entre les six lacs d'étude. Bien que nous n'ayons pas identifié d'indicateur géochimique unique qui pourrait permettre de distinguer sans équivoque les sédiments modernes des deux écosystèmes, nous avons observé des différences notables dans le ratio C:N, le ratio isotopique du carbone et les concentrations d'oxydes d'aluminium, ainsi que dans la stabilisation des propriétés géochimiques des sédiments avec la profondeur. Les taux d'accumulation de carbone à long terme (à l'échelle millénaire) sont significativement plus importants dans les bassins versants des MF que dans ceux des LW. Nous suggérons que ces variations puissent résulter de fluctuations dans les apports de matière organique d'origine terrestre en fonction de la densité forestière et du type de végétation au sol. De futures recherches sur les marqueurs géochimiques identifiés ici seraient nécessaires pour confirmer s'ils peuvent efficacement être utilisés pour détecter des changements de végétation ou de conditions environnementales au cours du temps.

Points clés :

- Les propriétés géochimiques des sédiments des lacs de bassins versants de forêts fermées à mousses et de forêts ouvertes à lichens sont différentes.
- L'accumulation de matière organique dans les sédiments lacustres à l'échelle de temps long dépend de la densité des forêts dans le bassin versant qui entoure le lac.
- L'utilisation de proxys géochimiques pourrait être pertinente pour détecter des changements dans la structure des écosystèmes au cours du temps.

3.3 INTRODUCTION

Understanding the relationships between disturbance regimes, global changes, and ecosystem dynamics over time is a key for drawing conclusions from past events and is valuable for applications in current and future ecosystem management. At the northernmost extent of the managed forest in Quebec, a change of ecosystem type is currently occurring resulting in the expansion of the open-canopy lichen woodland (hereafter LW) domain at the expense of the dense closed-canopy moss forest (hereafter MF) domain (Bernier et al., 2011; Girard et al., 2008, 2009; Rapanoela et al., 2016). The opening of the boreal forest canopy is of ecological and economic concern to forest stakeholders as it negatively affects the ecosystem services provided by forests in terms of carbon stock and sustainable harvesting (Gauthier et al., 2015; Weber & Flannigan, 1997). Comparable forest opening and creation of LW are suspected to have occurred previously, likely repeatedly, during the Holocene (Payette & Delwaide, 2018; Richard & Grondin, 2009).

Paleoecological investigations of past vegetation dynamics are traditionally reconstructed through pollen analysis (Broström et al., 2008; Gaillard, 2007; Overpeck et al., 1992). Yet, additional proxies may be required or complementary to detect changes in ecosystem structure (Birks & Birks, 2006; Blarquez et al., 2013; Ficken et al., 2002). Typically, MF and LW ecosystems can hardly be distinguished by pollen studies during palaeoecological investigations (Lamb, 1984; Richard, 1975; 1979). Although they differ in stand density, the dominant tree species is the same (*Picea mariana*). The presence of birch pollens has sometimes been used to distinguish open environments (e.g. Lamb, 1984; Jasinski & Payette, 2005).

Facing the need to develop innovative and fast approaches in paleoecology, the use of geochemical characteristics of soil and lake sediment arises as a promising proxy of ecosystem changes (Castañeda & Schouten, 2011; Meyers, 1997; 2003). Given that the sediments accumulating at the bottom of small lakes are mostly of terrestrial origin (Wachenfeldt & Tranvik, 2008), the geochemistry of these sediments could constitute indicators of vegetation changes at the watershed scale. However, calibration studies to relate modern terrestrial ecosystem and lake deposit composition are first necessary to determine the relationships between lake deposit geochemistry and the corresponding surrounding ecosystems. Here, we conducted an exploratory analysis to determine whether geochemical markers could distinguish MF and LW environment in lake sediments. A previous study (Bastianelli et al.,

2017) demonstrated that both ecosystems displayed different physical and geochemical soil properties that are mainly attributable to variations in forest density and to the type of ground vegetation. MF stands stored three times more carbon (C) in their soil than LW ones. Noticeable differences in organic matter (OM) content and in the nutrient content of the organic layers were also found. In addition, LW and MF soils displayed variations in concentrations of iron and aluminum oxide (Fe_{oxa} , Al_{oxa}) species in the upper mineral horizons (Bastianelli et al., 2017). Lake sediment Fe_{oxa} and Al_{oxa} species concentrations could be reliable geomarkers of ecosystem types as they form complexes with OM molecules that are highly resistant to degradation (Lalonde et al., 2012) and have previously been reported to be good indicators of soil development in paleolimnology (Mourier et al., 2010).

In keeping with these findings, the aims of this study were threefold: we first tested whether modern lake sediments of MF and LW watersheds could be distinguished through specific geochemical fossils. To proceed we investigated traditional OM proxies: main exchangeable cations (Ca^{2+} , Mg^{2+}), and Fe_{oxa} and Al_{oxa} species in lake sediments. We also tested isotopic ratios, which have been found to reflect changes in vegetation composition and disturbance history in other paleoecological studies worldwide (e.g. Bernasconi, et al., 1997; Choudhary et al., 2009; Dunnette et al., 2014; Herczeg et al., 2001; Mayr et al., 2009; Meyers, 1997). Secondly, we hypothesized differences in geochemical element mobilization, as well as variations in the erosion and transport of soil to lake due to the likely different fluxes of matter and fluids between both ecosystem types (LW and MF) in watersheds. We thus investigated whether OM accumulation in sediments were different in MF and LW watersheds and checked whether C stocks in lacustrine sediments reflected the watersheds' soil C holding abilities. Lastly, we looked for relationships linking ecosystem structure, watershed morphology, and modern sediment geochemical composition. To our knowledge, this study is the first to use sediment geochemical properties as indicators of tree density and ground cover (i.e. moss or lichens) in lake catchments and to focus on the link between sediments and soil geochemistry.

3.4 MATERIALS AND METHODS

3.4.1 STUDY AREA

The study area was located in the Côte-Nord region of Quebec, Canada, at the boundary between two typical ecological domains: the dense black spruce-moss forest (MF) and the open black spruce-lichen woodland (LW). Six study sites composed of a middle-sized lake and its

\geq 50-m-large surrounding buffer composed of a homogeneous environment were selected (Figure S3.1 Table S3.1 and Table S3.2). All lakes met the expected paleolimnological criteria in terms of small area (2-10 ha) and a deep a water column (>2 m). Stand basal area was measured in September 2015 along three transects at each site using a wedge prism relascope (factor 2) (cf. Bastianelli et al., 2017). Average tree density was the main criterion used to categorize sites into MF or LW ecosystems. Consequently, while the three northernmost sites were located in a regional LW matrix, one of them, Lake Arthur, had a 50m wide buffer with a moss-forest ecosystem and a basal area higher than LW ecosystems, while outside the buffer it displayed a few patches of lichens unevenly distributed on rocky surfaces. We therefore considered this lake to be a MF site for soil and sediment analyses. Similarly, Lake Adele was a LW site situated within a MF matrix. Black spruce stands in the region were of even ages as expected in the boreal forest as stands usually establish after stand replacing fires (Johnson, 1996; Payette, 1992). All buffer stands of each site were older than 150 years, according to tree diameter observations and dendrochronology analyses of tree sections sampled around Lake Mundi, Lake Prisca, and Lac des Trotteurs (*unpublished data*). Scars of non-destructive fires were also found around these lakes.

3.4.2 SOIL AND SEDIMENT GEOCHEMICAL ANALYSES

Concentrations and contents of several geochemical elements have previously been measured and analyzed in three different soil horizons (FH, B, and C), and discussed for both forest ecosystems (Bastianelli et al., 2017). Here we only selected geochemical elements that were previously found relevant to distinguish LW and MF soils as candidate proxies for lacustrine sediment analyses. The B horizons were the layers that varied the most in terms of soil analyses (particularly regarding Al_{oxa} and Fe_{oxa} oxide species, see Bastianelli et al., 2017) and are assumed to be the most integrative soil layer to be representative of what could be observed in lake sediments as they are mineral layers that underwent pedological formation processes. FH organic layers were also thicker, they contained greater C stocks, and had higher base cations (Ca^{2+} , Mg^{2+}) concentrations in MF soils than in LW soils. No significant differences in geochemical properties of the deeper C horizons were observed. The soil sampling design included nine plots around each lake. In this present study, reported soil values for each site correspond to the average of these nine plots values for the B horizons. We also focused on isotopic ratios as potential indicators of vegetation changes or variations of OM inputs to the lakes (Bernasconi et al., 1997; Choudhary et al., 2009; Herczeg et al., 2001; Mayr

et al., 2009). $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ were specifically measured in soils for the purpose of this study and averages were calculated from three replicate plots per site.

Sediments were extracted from the center of each lake (ensuring a good representativeness of the cores according to Mustaphi et al., 2015) in June and September 2015, by means of a Kajak-Brinkhurst corer. A unique sequence of sediments was dedicated to geochemical analyses at each lake. Sediments were dated through ^{210}Pb isotopic measurements taken every 2 cm in depth until they reached 120-150 years (13-18-cm-deep, depending on the lake), and a sample taken at a depth of around 50 cm was dated using ^{14}C dating for cores that were long enough. ^{210}Pb measurements were performed by the Institut National de la Recherche Scientifique (INRS) in Quebec City, and ^{14}C datings were performed at the radiochronology laboratory of the Centre d'Études Nordiques (CEN), also in Quebec City, Université Laval. Age-depth models (Figure S3.2) were established for each core using the Bacon approach and software v2.2 on an R interface (Blaauw & Christen, 2011, 2013; R Core Team, 2013). This approach uses Bayesian statistics and produces estimates of accumulation rates. ^{14}C radiocarbon dates were calibrated using IntCal13 calibration curves (Reimer et al., 2013), while ^{210}Pb dates were calculated using the constant rate of supply (CRS) of unsupported ^{210}Pb method before their integration into the age-depth model (Appleby & Oldfield, 1978). The calibrated ages are expressed in years before present (cal. yr BP) with present being defined as AD 1950. Dating revealed that the Lake Freeze core was very young (0-200 cal yr BP), so interpretations for this lake were performed cautiously when modern sediment composition is reported. Analyses for the longer-term scale could not been perform for this lake.

Remy et al. (2017) showed that the fire regime, the main disturbance factor prone to cause sudden vegetation changes, had not fluctuated much at the regional scale during the last 1000 years. We therefore hypothesized for the present study that no major changes in vegetation had occurred in both watershed types (MF vs. LW) during this period and we focused only on the top 25 to 50 cm lacustrine sediment sequences. Charcoal analyses performed in the topmost sediments of each study lake led to a regional fire return interval (FRI) of 123 +/- 47 years during the last 1000 years (*unpublished data*, 131 +/- 10 years, 196 +/- 12 years, 110 +/- 21 years, 69 +/- 8 years, 112 +/- 34 years for Lakes Adele, Arthur, Mundi, Prisca, and Trotteurs respectively). While the FRI slightly decreased in all study lakes over the last 500-1000 years, the fire regime fluctuations did not constitute a major change that could result in a substantial vegetation change. The fire history reconstructed from the lakes in the study was consistent with a regime that would maintain the current ecosystem that has persisted over the last 1000

years (*unpublished data*). In the case that a major change occurred, soil formation processes would then be impacted (erosion, weathering, pedogenesis) and fluctuations in Fe_{oxa} and Al_{oxa} species content in the sediments would refute our hypothesis (Mourier et al., 2010). Protocols for both soil and sediment preparations and geochemical analyses of total carbon (%C) and nitrogen (%N), exchangeable cations (Mehlich II extraction), and oxalate extractable Fe_{oxa} and Al_{oxa} species were similar to those detailed in Bastianelli et al. (2017). Stable isotopes analyses on OM ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) were performed at the light stable isotope geochemistry laboratory of Geotop-UQAM (Montreal, Canada): XX \pm 0.1 mg of dry and crushed samples were weighted in tin cups and analyzed using a continuous flow isotope ratio mass spectrometer (MicromassIsoprime™ Isoprime 100, Cheadle, UK) coupled to an elementary analyzer (VarioMicroCube, Elementar; Hanu, Germany). See more details in Text S3.1. Sediment analyses were carried out on 2-cm-deep samples in order to have enough dry material available to perform all measurements. The time resolution for 2 cm-pooled samples was about 66 +/- 7 years over the 0-1000 cal. yr BP period.

3.4.3 DATA TREATMENT AND STATISTICAL ANALYSES

For comparison and analysis purposes, mean values of geochemical element concentrations in sediments were calculated leaving out the top first cm of the sediment cores due to very loose compaction at the water-sediment interface. Also, the oldest age limit selection was set to 1000 years as a compromise to obtain enough material for the analysis and to get a temporal resolution that was short enough to reasonably assume that the ecosystem type (MF vs. LW) did not change in the studied watersheds. Statistical analysis such as Student t-tests and Pearson correlation coefficients were computed with R (R Core Team, 2013).

3.5 RESULTS AND DISCUSSION

3.5.1 GEOCHEMISTRY AND CHRONOLOGY

Geochemistry in lake sediments varied between lakes and with age (Figure 3.1). Variations in geochemical properties appeared to be greatest at the top of the cores, in the youngest sediments, where concentrations of several elements decreased markedly with age in some lakes (e.g., C and N contents, Mg, in the shallowest lakes Lakes Arthur, Prisca, and Freeze). These variations may be explained by the sedimentation processes that are occurring at the top core surface, where burying is still incomplete and sediments are less compacted and looser

than deeper in the core. Sedimentation processes could also differ between lakes depending on their shape (size and depth), as noticed by Ferland et al. (2012). Also, OM decomposition and transformation during the sedimentation processes, from degradation in the water column to alteration during early diagenesis, are prejudicial to OM conservation (Bernaconi et al., 1997, Lehmann et al., 2002). However, Ferland et al. (2014) demonstrated that little OM degradation occurred after a few decades after it was deposited. We thus considered that the top sediments could not be reliable enough to perform comparisons of means between sediment and soil geochemistry, or among lakes. We rather decided to deal with sections from which concentrations seemed more stabilized, i.e., starting from 0 to 1000 cal yr BP (Figure 3.1). Thus the top 5-10 cm layer, corresponding to the most liquid parts of the sequences, were discarded from further analysis. As stands were older than 150 years, we have good reason to believe that the ecosystem composition at 0 cal. yr BP (1950) should be identical to the composition of the last 65 years. Furthermore, the absence of major fluctuations in geochemical concentrations from 0 to 1000 cal. yr BP supported our hypothesis that no major vegetation change has occurred during this period.

A single geochemical indicator was not identified that distinguish lakes in LW from those in MF watersheds (Figure 3.1). Nevertheless, some tendencies could be observed, including the $\delta^{13}\text{C}$ of Lake Prisca and Lake Mundi (LW), which displayed higher average ratios than all MF lakes (mean ranges calculated on the complete depth profile: -21.1 to -29.7 in LW, -27.7 to -30.0 in MF). Also, LW lakes (Adele and Prisca) seemed to hold less Al_{oxa} in their sediments than MF lakes did (mean ranges: 2.1 to 13.7 g.kg⁻¹ in LW, 13.2 to 19.1 g.kg⁻¹ in MF).

Looking at single lake profiles (Figure 3.1), Lake Mundi displayed a biogeochemical profile that resembled more those of lake Freeze and Lac des Trotteurs (both being MF lakes) than those of the other two LW lakes (Prisca and Adele). Lake Mundi was identified as a site surrounded by LW ecosystem due to its low tree density and to the groundcover identified as lichens on satellite images taken before a wildfire that affected the site in 2007. The field conditions around this lake were more complex though, with a patchwork of LW on the eastern part of the lake, while the western part contained a denser forest and groundcover remains comprised of burnt feathermosses (MF). Lake Mundi should hence be considered as being surrounded by a combination of LW and MF ecosystems. Except for Lake Mundi, Al_{oxa} seemed to be a promising indicator to differentiate between LW and MF environments.

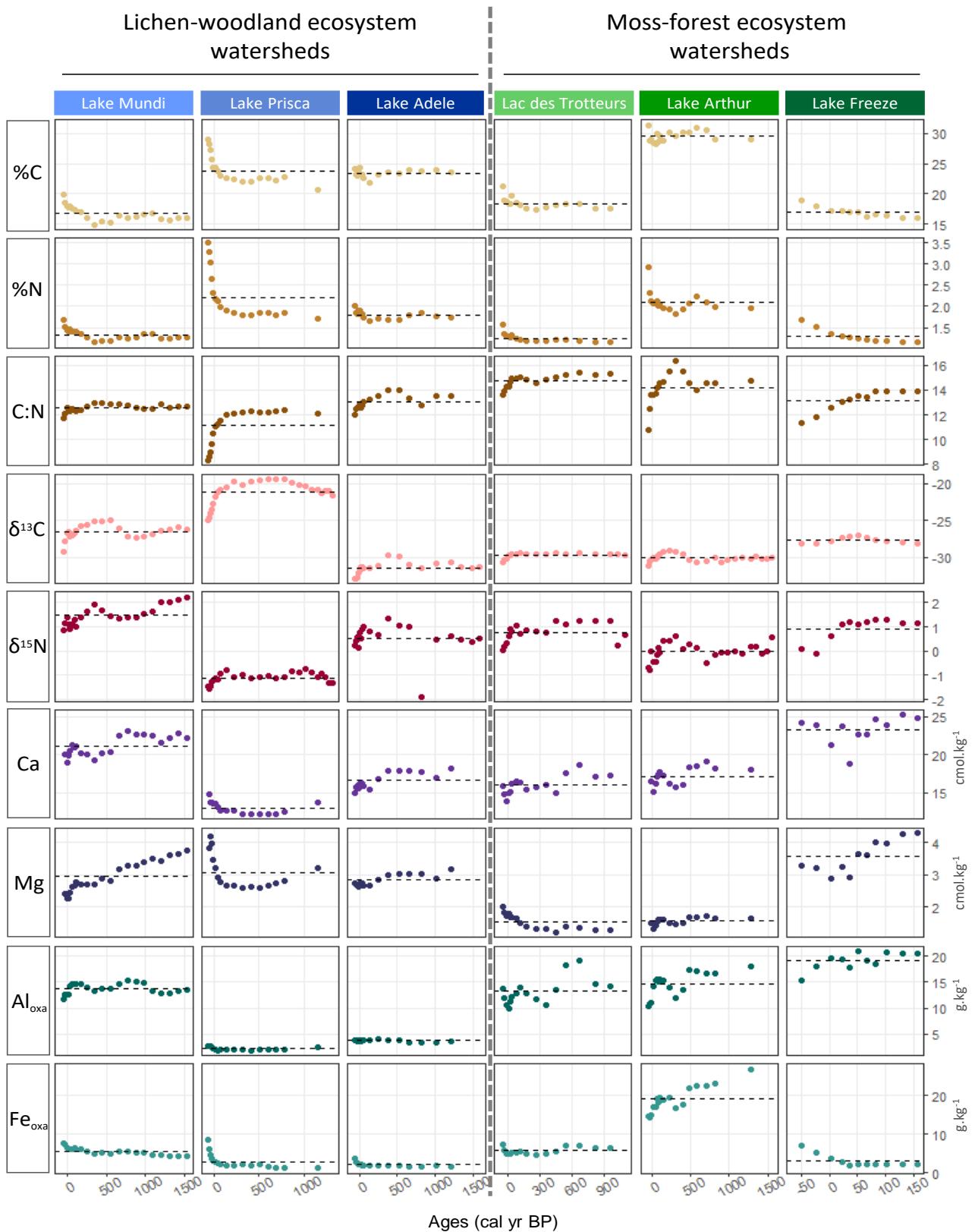


Figure 3.1 Time series profiles of geochemical elements in lakes with age. The horizontal hashed line in each section corresponds to the element mean in the given lake, calculated using all values along the studied core profile (including top sediments) from present to 1500 cal. yr BP.

3.5.2 COMPARISONS BETWEEN LAKES AND SOILS GEOCHEMISTRY IN LW AND MF

Comparisons between lake sediment and soil geochemistry were performed (Figure 3.2) and ratios between soil and sediment values are reported in Table S3.3. Student t-tests were performed to compare the geochemistry of LW and MF sediments (Table S3.4), but were not always significant, likely due to the low number of sites ($n=6$).

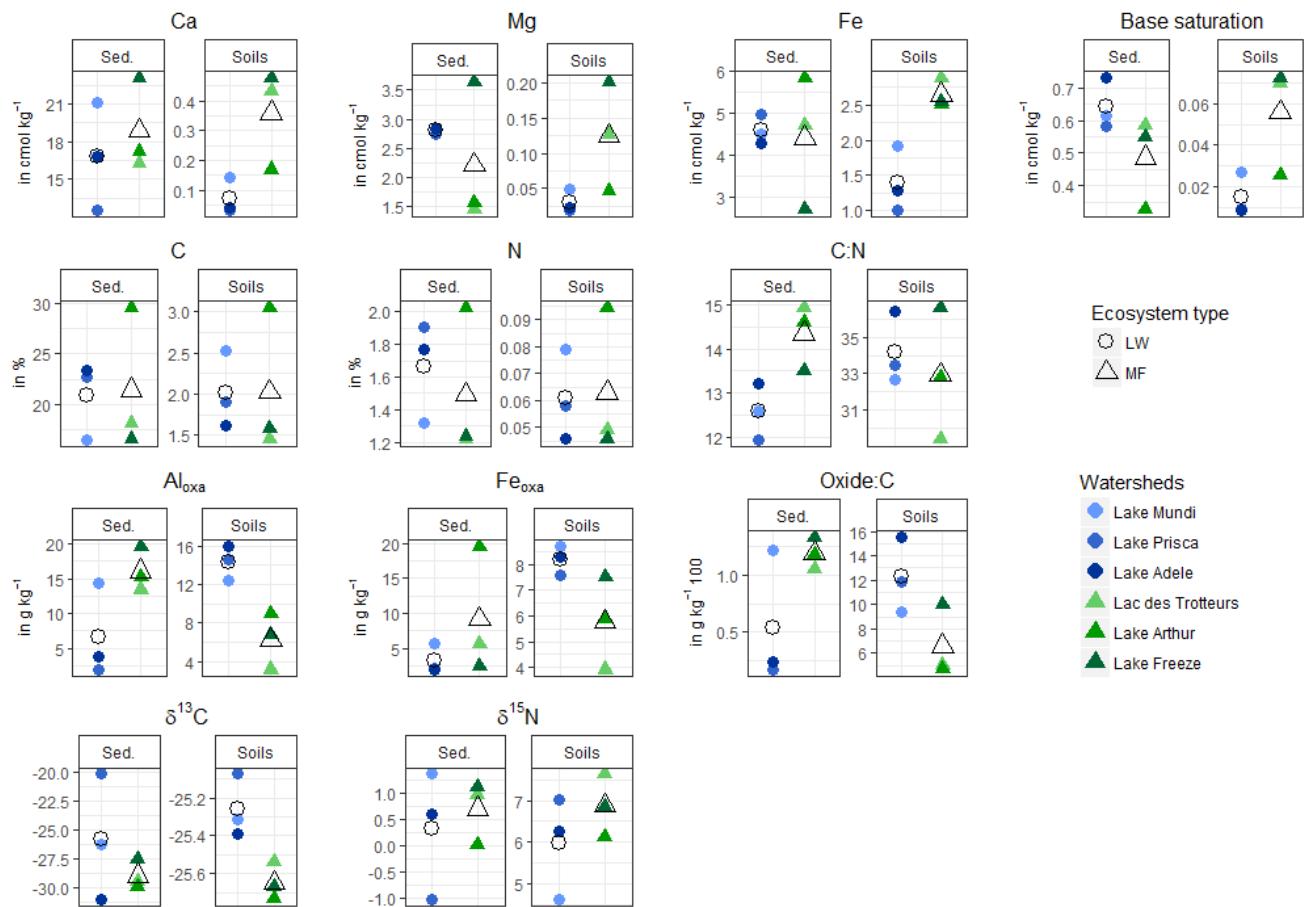


Figure 3.2 Comparison between soil and sediment geochemistry in LW and MF environments. Full symbols for a given element represent the mean values for each site (sediments or soil), while empty symbols represent the mean for each ecosystem type calculated as the overall mean of all MF sites and LW sites, respectively. Blue refers to LW and green to MF. Sed.: Sediments. Oxide:C = (Al_{oxa}+Fe_{oxa}):C. Mean values for sediments were calculated by taking samples aged from 0 to (max) 1000 cal. yr BP. Soil means correspond to B horizon values. Statistical tests for soil values were run in Bastianelli et al. (2017). For visualization purposes, y axes do not systematically have the same scale in "Sed." and "Soils" sections.

3.5.2.1 C and N content

Average C and N concentrations showed little difference between LW and MF sediments (Figure 3.2, Table S3.3), with values close to 21% C and 1.5% N. Yet the C:N ratio had

significant higher mean values in MF sediments (14.3 ± 0.8) than in LW sediments (12.6 ± 0.6) ($p\text{-value} = 0.037$) (Figure 3.2, Table S3.3 and Table S3.4).

Studying the geochemistry of lacustrine sediments constitutes a big challenge as numerous factors influence their composition: lake water geochemistry, sediment-water interface, internal transport and fluxes in sediments, allochthonous inputs from the watershed due to climate, geology, topography and weathering of the watershed, slope, soil, vegetation and, finally, autochthonous inputs resulting mainly from aquatic biota activities (Meyers, 1997). Losses and transformations of elements from soils to sediment burial can be substantial: for instance, Ferland et al. (2014) showed that the short-term C accumulation rate in sediment was 10 times lower than the C sinking flux.

In lakes, the C:N ratio is often used as an indicator of sedimentary OM origin. Low C:N (4-10) suggests that OM is mainly derived from algal material (autochthonous), while C:N values over 20 likely arise from terrestrial vascular plant inputs (allochthonous) (Meyers, 1994; 1997; 2003). In our study lakes, the C:N ratios of sediments varied around 12-15 (± 0.5). This does not make it possible to specifically identify the main OM origin, likely from shared allochthonous and autochthonous inputs. Allochthonous inputs still should be greater when the vegetation cover is thicker and brings more soil OM from the watershed to the lake (as hypothesized by Huvane & Whitehead, 1996). As previous soil analyses had shown that MF organic layers were thicker and held more C and N than LW soils (Bastianelli et al., 2017), they could *in fine* contribute to bringing more terrestrial inputs of OM to lacustrine sediments in MF watersheds and explain the higher C:N ratios observed in sediments of MF watersheds compared to LW watersheds.

3.5.2.2 C accumulation in sediments

Carbon accumulation rates in the upper sediment portions were calculated by relating C concentration (%C) to the period of time covered by each sample depth, as estimated by radiocarbon dating. Figure 3.3 shows the mean C accumulation rates in the studied lakes for short-term accumulation (0-200 cal. yr BP) and millennial scale accumulation (200-1000 cal yr BP). We separated both periods because of the variations in sedimentation rates (1:deposition time), which could be attributed to the differences in sediment compression and to the impacts of age models (Figure 3.3 and Figure S3.2). The short-term C accumulation rates were greater than the millennial C accumulation rates (Figure 3.3). The millennial rates were of the same order of magnitude as the organic C burial rate measured by Chmiel et al.

(2016) in another small boreal lake ($7.8 \pm 1.9 \text{ gC.m}^{-2}.\text{year}$) and of the C accumulation rates measured by Ferland et al. (2014) in boreal lake short cores (23-50 cm, 1 to 5 $\text{gC.m}^{-2}.\text{year}$). At the millennial scale, we also observed that lakes surrounded by MF ecosystems had higher accumulation rates than lakes surrounded by LW ecosystems ($p\text{-value}=0.021$). On the short-term scale, the variability observed seemed to also depend on the lakes themselves, which is consistent with findings of Ferland et al. (2014) who concluded that accumulation rates vary depending on the lakes and are correlated with lake morphometry (shape). Small lakes tend to display greater C burial efficiency and hence more efficiently store more C at millennial scales (Cole et al., 2007; Ferland et al., 2014).

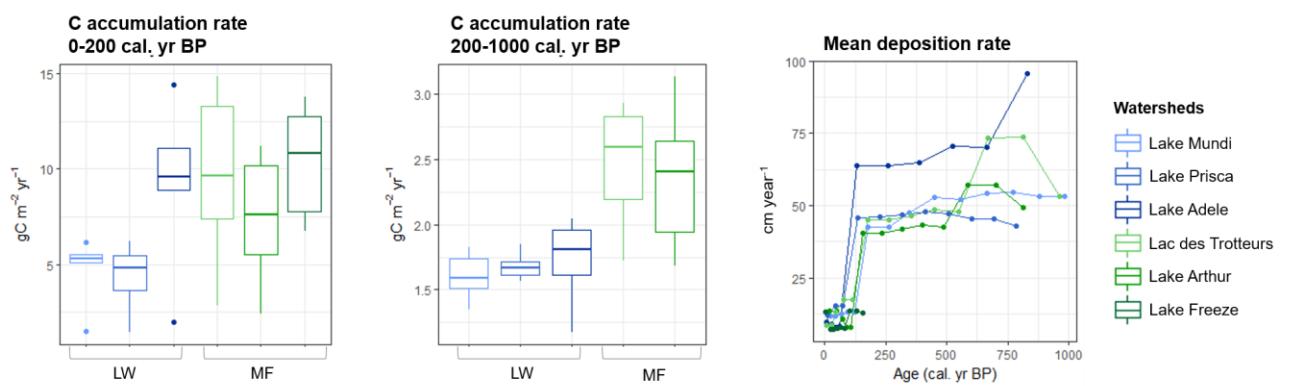


Figure 3.3 Carbon accumulation rates in lakes at short term scale (0-200 cal. yr BP) and millennial scale (200-1000 cal. yr BP). Accumulation rates were calculated for each sample of sediments according to the formula $\frac{\%C * dw}{(age_s - median) * S}$ where %C: carbon content; dw: sample dry weight in g; age_s=median calibrated age of the lower sample – median calibrated age of the sample; S: Surface of the corer used to retrieve the sample in m^{-2} . The mean deposition time is given as an indication of sediment compression variations between the two studied time periods.

Despite the small number of sites, Pearson correlation analyses were attempted to determine whether the morphometry of our lakes could influence the C accumulation rate at either the short term or millennial scales (Table S3.5). In the six study sites, the C accumulation rate was not significantly correlated with any of the studied parameters at the short-term scale (watershed area, sedimentation rate, water depth, or lake surface area). However, it was positively correlated to the forest stand basal area at the millennial scale ($R=0.98, p=0.004$). Also, the mean deposition rate at the short-term scale was significantly correlated with the average slope of the watershed ($R=-0.89, p=0.019$) and the average basal area of the ecosystem surrounding the lakes ($R=-0.84, p=0.037$). Interestingly, the average slope was very strongly correlated with the basal area ($R=0.96, p=0.003$), suggesting that both types of ecosystem (LW

and MF) tend to establish themselves on lands with different topography. We suggest that topography of the watersheds could influence local fire regimes and spread processes and partly explain the maintenance of specific ecosystems depending on the relief.

A study from Li et al. (2015) showed that an important part of the variability of C exports from terrestrial ecosystems into lakes (dissolved inorganic C, dissolved organic C, and total C) could be explained by topography and vegetation variables. Based on our results, we suggest that the study of C accumulation rates over the long-term scale could provide interesting perspectives for investigating variations and changes in forest ecosystem density and productivity over time. It could also be used for assessing C stock abilities of boreal lakes depending on future vegetation changes.

3.5.2.3 *Al_{oxa} and Fe_{oxa} species*

The Al_{oxa} and Fe_{oxa} species sediment concentrations showed distinct differences between LW and MF watersheds as shown in soils (Figure 3.2). Yet, the dynamics of the variations observed in sediments were opposed to the results obtained in soils: while LW B horizon showed concentrations of Al_{oxa} that were twice higher than those in MF soils ($14.4 +/- 1.8 \text{ g.kg}^{-1}$ and $6.2 +/- 2.9 \text{ g.kg}^{-1}$, respectively), LW sediments contained on average 2.5 times less Al_{oxa} than MF sediments ($6.7 +/- 6.6 \text{ g.kg}^{-1}$ and $16.1 +/- 3.2 \text{ g.kg}^{-1}$, respectively) (Figure 3.2, Table S3.3).

It should be noted that the illuvial B horizon of LW contains high concentrations of Al_{oxa}, but that this horizon was much thinner than that of MF soils (Bastianelli et al., 2017). It is thus possible that mineral alteration in LW soils may be intense but operate mainly in a thin soil layer located beneath the lichen mat (Chen et al., 2000). Alternatively, MF soils have a deeper B horizon, indicating that mineral oxidation is happening on a much greater volume of soil particles and could therefore generate more metal oxides for transport to lake sediments.

Once in sediments, oxide species chemically bound to C are very stable and subject to low degradation (Lalonde et al., 2012), which makes them good candidates for geochemical indicators. Consistently, sediment:soil ratios were different between LW and MF watersheds for Fe_{oxa} and Al_{oxa} species (0.4-0.5 in LW for Fe_{oxa} and Al_{oxa}, respectively, against 1.6-2.6 in MF) (Table S3.3). Alternatively, it was noted that the depth of soil profile development was greater in MF (Bastianelli et al., 2017). It is also possible that the more productive MF ecosystem generates more organic acids which in turns enhance mineral oxidation and leaching

of organo-mineral complexes from the watersheds to the lake. The average slope is also likely to play a significant role in matter and fluid transfers.

3.5.2.4 *Exchangeable cations*

Exchangeable cation concentrations (Ca, Mg, Fe) in sediments showed no specific pattern related to ecosystem type (LW vs. MF), while in soils, variations between LW and MF were clearer (Figure 3.2), especially in FH horizons (humus data not shown; see Bastianelli et al., 2017). These elements may be too mobile to constitute, alone, suitable proxies for estimating the vegetation cover of a watershed in palaeoecological investigations. Ratios of certain elements have been reported to be useful to assess vegetation changes that might have occurred in a watershed or to provide information on soil development and on the amount of leakage in a watershed (Huvane & Whitehead, 1996). For instance, Mg and K were reported to be good references of allochthonous sources and could be used to deduce the autochthonous portion of other elements (Huvane & Whitehead, 1996). Applied to our measured exchangeable cations, we found that their X:K or X:Mg (X: other geochemical elements) ratios did not add conclusive information compared to X non-corrected values (Figure S3.3 compared with Figure 3.2). Again, this is consistent with our hypothesis that no major change in vegetation has occurred during the last 1000 years at our study sites. Further investigations are needed, on longer time scales, to determine whether exchangeable cations could be used to detect vegetation changes in LW and MF ecosystems.

3.5.2.5 *Isotope ratios*

The carbon isotopic ratio is usually applied to determine whether there has been a change in the dominant vegetation type of a watershed over time or to detect variations in OM inputs (e.g. Bernasconi et al., 1997; Choudhary et al., 2009; Herczeg et al., 2001). Because spruce was the dominant vegetation in our study and uses the C3 photosynthesis pathway, we expected few differences in $\delta^{13}\text{C}$ between both ecosystem types (MF vs. LW), with values in sediment OM around $-27\text{\textperthousand}$ (versus $-14\text{\textperthousand}$ for plants using the C4 photosynthesis pathway, e.g., non-algal aquatic plants) (Meyers, 1997). Yet lichen species, which are CAM (crassulean acid metabolism) plants, were reported to display higher average $\delta^{13}\text{C}$ values than mosses (of $\sim 2.3\text{\textperthousand}$, Lee et al., 2009). As calibration in soils had not been performed previously, we looked at the differences in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ means in LW and MF B horizons. Interestingly, $\delta^{13}\text{C}$ differed between LW and MF soils (Figure 3.2) (LW: $-25.26\text{\textperthousand} \pm 0.17$; MF: $-25.65\text{\textperthousand} \pm 0.10$). In sediments, tendencies showed that $\delta^{13}\text{C}$ were on average also lower in MF than in LW

watersheds (LW: -25.81‰ +/- 5.48; MF: -29.01‰ +/- 1.26), which reflect the isotopic composition of the different ecosystems. The values of $\delta^{13}\text{C}$ in sediments was of similar order to that found in other studies (e.g.; -26.5 to -27.8‰ in Choudhary et al., 2009). We suggest that rather than focusing on a $\delta^{13}\text{C}$ threshold value as an indicator of ecosystem type in sediments, we should look at fluctuations along the long sediment sequence to see whether there has been a shift at a certain time.

Regarding $\delta^{15}\text{N}$ results, no difference in patterns arose in soils nor sediments between both types of ecosystems. Sedimentary $\delta^{15}\text{N}$ has been assessed as an archive of N cycling which can provide information on terrestrial N availability, OM inputs, environmental or vegetation changes (Bernaconi et al., 1997; Howard & McLauchlan, 2015; Mayr et al., 2009; McLauchlan et al., 2013). However, like us, Brenner et al. (1999) did not find any noticeable trend in $\delta^{15}\text{N}$ variations over time and concluded that there was no correlation between $\delta^{15}\text{N}$ and other studied parameters that determine the trophic state of a lake. They proposed that other drivers might ultimately control the $\delta^{15}\text{N}$ of OM in sediments. We believe that variations in $\delta^{15}\text{N}$ in our study lakes are mainly related to disturbance dynamics, particularly from fire history (see Dunnette et al., 2014). As charcoal analyses revealed no major shift in the fire regime over the last 1000 years (*unpublished data*), the little variations of $\delta^{15}\text{N}$ observed along our sediment sequence could be additional indicators of the stability of our ecosystem sites during the last millennium.

3.5.3 LINKS BETWEEN GEOCHEMICAL VARIABLES IN SEDIMENTS AND TREE DENSITY OF THE WATERSHED

We used the average tree basal area of the surrounding environment measured within a 50 m perimeter width around each lake to further investigate the relationships between geochemical element concentrations in sediments and watershed tree density. Correlation tests were not significant for any of the variables studied (Figure 3.4a-c and Figure S3.4), likely due to the limited number of sites ($n=6$). Multiple linear regression models tested using the stepwise method revealed that the best model linking basal area to geochemical variables only included Al_{oxa}. On the other hand, simple t-tests performed on mean values of geochemical elements (considering the 0-1000 cal yr BP period) revealed that only the C:N ratio was significantly different between LW and MF watersheds (Table S3.4). Similarly, Brenner et al. (1999) also noted that single geochemical proxies in sediments (nutrients, isotope ratios, or pigments) were generally poor indicators or predictors of a lake's trophic status. In particular, they showed that

elements such as $\delta^{13}\text{C}$ could not alone indicate the trophic state of a lake, but rather that they become complementary when linked with other indicators. Thus, while our results should therefore be considered as preliminary due to the lack of statistical significance, they do suggest that further research be conducted to increase the number of sites and data, and to confirm the tendencies found here using sound statistical analyses.

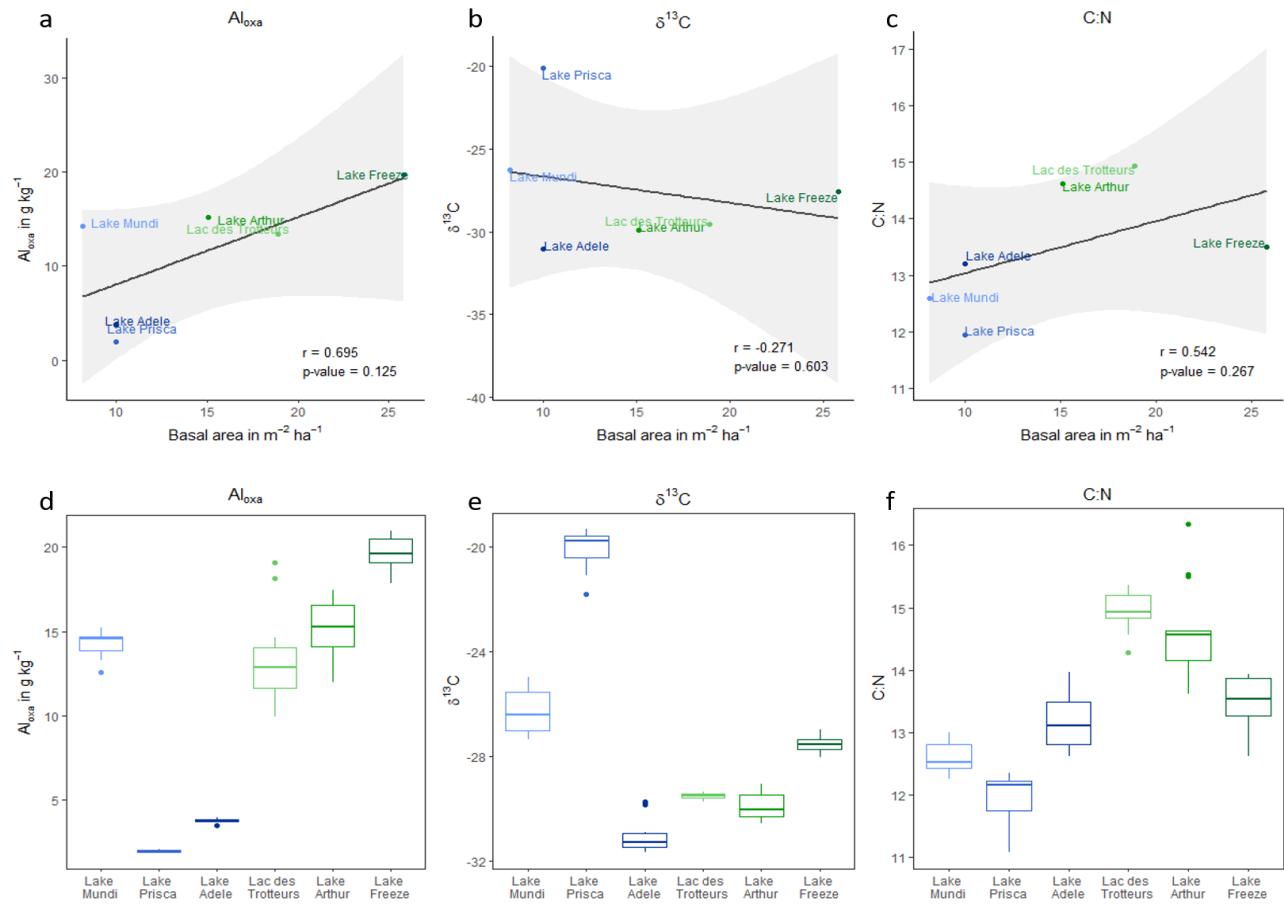


Figure 3.4 Fluctuations of Al_{oxa}, $\delta^{13}\text{C}$ and C:N in MF and LW sediments (0-1000 cal. yr BP).
a-c: Relationships between the average value of Al_{oxa}, $\delta^{13}\text{C}$ and C:N and the average basal area of lake catchments.
d-f: Boxplot of variability of the average value of Al_{oxa}, $\delta^{13}\text{C}$ and C:N in each lake catchment.

3.5.4 STABILIZATION OF SEDIMENT PROPERTIES WITH DEPTH

The sediment properties stabilized at different depths when comparing LW and MF watersheds (Figure 3.1 and Figure S3.5). Elements such as $\delta^{13}\text{C}$ and Al_{oxa} seemed to fluctuate differently in LW and MF watersheds (Figure 3.1 and Figure 3.4d-f). We defined and calculated the “stability” (S) of elements along the sediment depth profile as the mean of value differences between two consecutive samples (i.e., $S = \text{mean}(\text{value at depth}[N] - \text{value at depth}[N-2])$, N being the sample mean depth in cm). We also defined and calculated the “mean

absolute difference” (MAD) as the mean of absolute differences between each sample value and the mean of all values for each geochemical element. Student t-tests on S and MAD showed that Al_{oxa} was significantly ($\alpha=0.05$) more stable (less variability) in LW sediments than in MF sediments ($p_{(S)}=0.020$, $p_{(MAD)}=0.043$). Conversely, $\delta^{13}\text{C}$ showed less stability in LW sediments than in MF sediments ($p_{(S)}=0.049$, $p_{(MAD)}=0.051$).

We suggest that the differences in stability of Al_{oxa} and $\delta^{13}\text{C}$ in LW and MF sediments could be linked to the differences of OM inputs and element transfer from the watersheds of both ecosystem types. OM exports depend on water discharge, watershed size and topography, soil type, hydrologic parameters, and vegetation (Hope et al., 1994; Li et al., 2015). In particular, soil erosion varies with slope, erodibility and depletion abilities of soil material, and climatic factors (Bryan, 2000; Toy et al., 2002). Hence, the increased stability with depth of Al_{oxa} in LW sediments could be associated with a certain steadiness of inputs from the LW watershed, whereas transfers could be more erratic and uneven in MF as a result of their denser, thicker, and richer soil environment and steeper slopes (Bastianelli et al., 2017). As for $\delta^{13}\text{C}$, we hypothesized that strong inputs of OM in MF catchments could lead to an almost steady ratio of isotopic C, while even small disturbances in LW catchments could lead to perceptible variations in sediments. However, we found no evidence of correlations between $\delta^{13}\text{C}$ or Al_{oxa} and the sedimentation rates or the C accumulation rates at our study sites ($p>0.1$).

3.6 PERSPECTIVES AND CONCLUSION

Our study showed that while lake sediment C:N ratio, Al_{oxa} and $\delta^{13}\text{C}$ could help distinguish MF and LW ecosystems, none of these indicators could be used as a single reliable geomarker or proxy to distinguish between the two terrestrial ecosystem types under study. Yet, this exploratory study suggests that lake-sediment geochemistry could provide useful additional information for studying vegetation dynamics. Of particular importance, we showed that the millennial C accumulation rate was correlated to the tree density of the ecosystems. Ecosystems with different tree densities and productivities hence display different sedimentation dynamics and variations in the stability of certain geochemical elements along their respective sediment sequences, likely due to variations in OM inputs. Geochemical proxies could thus help to detect environmental changes over the long-time scale. Considering multiple indicators over long sediment profiles along with other markers of environmental changes, such as charcoal and

pollen, could increase our capacity to investigate past terrestrial ecosystems composition and state.

3.7 ACKNOWLEDGMENTS

This research was funded by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC), the European FP7-PEOPLE-2013-IRSES-NEWFOREST project, the Institut écologie et environnement of the Centre national de la recherche scientifique (CNRS-InEE), the École Pratique des Hautes Études and the Université de Montpellier (France) through the International Research Group on Cold Forests (GDRI “Forêts Froides”, France) and the Institut Universitaire de France (IUF). The Ph.D. thesis of Carole Bastianelli was supported by AgroParisTech. The authors are grateful to Serge Rousseau for carrying out laboratory experiments; to Lise Rancourt (INRS), Jean-François Hélie (Geotop), and Guillaume Labrecque (CEN) for their involvement in datings and isotopic ratio measurements and for providing useful details about the methods; to David Gervais, Sébastien Dagnault, Benoît Brossier, Raynald Julien, Olivier Blarquez, Evrard Kouadio, Benoît Gaudreau and Samuel Alleaume for their help with field work; to Julien Béguin for his helpful advice in statistical analyses; and to Danielle Charron for her administrative support. The authors also thank Véronique Poirier and Pierre Grondin from the Direction de la recherche forestière of the Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec (MFFP) for providing helpful geographical and spatial information, and Pierre Clouâtre for technical field support. Special thanks to Laure Paradis for her help in spatial and geographical analyses to determine the topography of the watersheds, to Sébastien Joannin for very helpful comments and inputs during the manuscript preparation process and to Isabelle Lamarre and Paul Jasinski for their help in proofreading this paper. Finally, the authors are particularly grateful to the anonymous reviewers who provided relevant, helpful and constructive comments that helped improving this paper.

3.8 REFERENCES

- Appleby, P. G., & Oldfield, F. (1978). The calculation of lead-210 dates assuming a constant rate of supply of unsupported ^{210}Pb to the sediment. *CATENA*, 5(1), 1–8. [https://doi.org/10.1016/S0341-8162\(78\)80002-2](https://doi.org/10.1016/S0341-8162(78)80002-2)
- Bastianelli, C., Ali, A. A., Beguin, J., Bergeron, Y., Grondin, P., Hély, C., & Paré, D. (2017). Boreal coniferous forest density leads to significant variations in soil physical and geochemical properties. *Biogeosciences*, 14(14), 3445–3459. <https://doi.org/10.5194/bg-14-3445-2017>
- Bernasconi, S. M., Barbieri, A., & Simona, M. (1997). Carbon and nitrogen isotope variations in sedimenting organic matter in Lake Lugano. *Limnology and Oceanography*, 42(8), 1755–1765.
- Bernier, P. Y., Desjardins, R. L., Karimi-Zindashty, Y., Worth, D., Beaudoin, A., Luo, Y., & Wang, S. (2011). Boreal lichen woodlands: A possible negative feedback to climate change in eastern North America. *Agricultural and Forest Meteorology*, 151(4), 521–528. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2010.12.013>
- Birks, H. H., & Birks, H. J. B. (2006). Multi-proxy studies in palaeolimnology. *Vegetation History and Archaeobotany*, 15(4), 235–251. <https://doi.org/10.1007/s00334-006-0066-6>
- Blaauw, M., & Christen, J. A. (2011). Flexible paleoclimate age-depth models using an autoregressive gamma process. *Bayesian Analysis*, 6(3), 457–474.
- Blaauw, M., & Christen, J. A. (2013). Bacon Manual v2. 2. *Blaauw, M., Wohlfarth, B., Christen, JA, Ampel, L., Veres, D., Hughen, KA, Preusser, F., et Al. (2010),—Were Last Glacial Climate Events Simultaneous between Greenland and France*, 387–394.
- Blarquez, O., Finsinger, W., & Carcaillet, C. (2013). Assessing Paleo-Biodiversity Using Low Proxy Influx. *PLOS ONE*, 8(6), e65852. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0065852>
- Brenner, M., Whitmore, T. J., Curtis, J. H., Hodell, D. A., & Schelske, C. L. (1999). Stable isotope ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) signatures of sedimented organic matter as indicators of historic lake trophic state. *Journal of Paleolimnology*, 22(2), 205–221.
- Broström, A., Nielsen, A. B., Gaillard, M.-J., Hjelle, K., Mazier, F., Binney, H., ... Sugita, S. (2008). Pollen productivity estimates of key European plant taxa for quantitative reconstruction of past vegetation: a review. *Vegetation History and Archaeobotany*, 17(5), 461–478. <https://doi.org/10.1007/s00334-008-0148-8>

- Bryan, R. B. (2000). Soil erodibility and processes of water erosion on hillslope. *Geomorphology*, 32(3), 385–415. [https://doi.org/10.1016/S0169-555X\(99\)00105-1](https://doi.org/10.1016/S0169-555X(99)00105-1)
- Castañeda, I. S., & Schouten, S. (2011). A review of molecular organic proxies for examining modern and ancient lacustrine environments. *Quaternary Science Reviews*, 30(21), 2851–2891. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2011.07.009>
- Chen, J., Blume, H.-P., & Beyer, L. (2000). Weathering of rocks induced by lichen colonization — a review. *CATENA*, 39(2), 121–146. [https://doi.org/10.1016/S0341-8162\(99\)00085-5](https://doi.org/10.1016/S0341-8162(99)00085-5)
- Chmiel, H. E., Kokic, J., Denfeld, B. A., Einarsdóttir, K., Wallin, M. B., Koehler, B., ... Sobek, S. (2016). The role of sediments in the carbon budget of a small boreal lake. *Limnology and Oceanography*, 61(5), 1814–1825.
- Choudhary, P., Routh, J., Chakrapani, G. J., & Kumar, B. (2009). Biogeochemical records of paleoenvironmental changes in Nainital Lake, Kumaun Himalayas, India. *Journal of Paleolimnology*, 42(4), 571–586.
- Cole, J. J., Prairie, Y. T., Caraco, N. F., McDowell, W. H., Tranvik, L. J., Striegl, R. G., ... Middelburg, J. J. (2007). Plumbing the global carbon cycle: integrating inland waters into the terrestrial carbon budget. *Ecosystems*, 10(1), 172–185.
- Dunnette P. V., Higuera P. E., McLauchlan K. K., Derr K. M., Briles C. E., & Keefe M. H. (2014). Biogeochemical impacts of wildfires over four millennia in a Rocky Mountain subalpine watershed. *New Phytologist*, 203(3), 900–912. <https://doi.org/10.1111/nph.12828>
- Ferland, M., Giorgio, P. A., Teodoru, C. R., & Prairie, Y. T. (2012). Long-term C accumulation and total C stocks in boreal lakes in northern Québec. *Global Biogeochemical Cycles*, 26(4).
- Ferland, M., Prairie, Y. T., Teodoru, C., & Giorgio, P. A. (2014). Linking organic carbon sedimentation, burial efficiency, and long-term accumulation in boreal lakes. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 119(5), 836–847.
- Ficken, K. J., Wooller, M. J., Swain, D. L., Street-Perrott, F. A., & Eglinton, G. (2002). Reconstruction of a subalpine grass-dominated ecosystem, Lake Rutundu, Mount Kenya: a novel multi-proxy approach. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 177(1), 137–149. [https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(01\)00356-X](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(01)00356-X)
- Gaillard, M.-J. (2007). Pollen methods and studies: archaeological applications.

- Gauthier, S., Bernier, P., Kuuluvainen, T., Shvidenko, A. Z., & Schepaschenko, D. G. (2015). Boreal forest health and global change. *Science*, 349(6250), 819–822. <https://doi.org/10.1126/science.aaa9092>
- Girard, F., Payette, S., & Gagnon, R. (2008). Rapid expansion of lichen woodlands within the closed-crown boreal forest zone over the last 50 years caused by stand disturbances in eastern Canada. *Journal of Biogeography*, 35(3), 529–537.
- Girard, F., Payette, S., & Gagnon, R. (2009). Origin of the lichen–spruce woodland in the closed-crown forest zone of eastern Canada. *Global Ecology and Biogeography*, 18(3), 291–303.
- Herczeg, A. L., Smith, A. K., & Dighton, J. C. (2001). A 120 year record of changes in nitrogen and carbon cycling in Lake Alexandrina, South Australia: C:N, $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ in sediments. *Applied Geochemistry*, 16(1), 73–84. [https://doi.org/10.1016/S0883-2927\(00\)00016-0](https://doi.org/10.1016/S0883-2927(00)00016-0)
- Hope, D., Billett, M., & Cresser, M. (1994). A review of the export of carbon in river water: fluxes and processes. *Environmental Pollution*, 84(3), 301–324.
- Howard, I., & McLauchlan, K. K. (2015). Spatiotemporal analysis of nitrogen cycling in a mixed coniferous forest of the northern United States. *Biogeosciences*, 12(13), 3941–3952. <https://doi.org/10.5194/bg-12-3941-2015>
- Huvane, J., & Whitehead, D. (1996). The paleolimnology of North Pond: watershed-lake interactions. *Journal of Paleolimnology*, 16(3), 323–354.
- Jasinski, J. P., & Payette, S. (2005). The creation of alternative stable states in the southern boreal forest, Quebec, Canada. *Ecological Monographs*, 75(4), 561–583.
- Johnson, E. A. (1996). *Fire and vegetation dynamics: studies from the North American boreal forest*. Cambridge University Press.
- Lalonde, K., Mucci, A., Ouellet, A., & Gélinas, Y. (2012). Preservation of organic matter in sediments promoted by iron. *Nature*, 483(7388), 198.
- Lamb, H. F. (1984). Modern pollen spectra from Labrador and their use in reconstructing Holocene vegetational history. *The Journal of Ecology*, 72, 37–59.
- Lee, Y. I., Lim, H. S., & Yoon, H. I. (2009). Carbon and nitrogen isotope composition of vegetation on King George Island, maritime Antarctic. *Polar Biology*, 32(11), 1607–1615.
- Lehmann, M. F., Bernasconi, S. M., Barbieri, A., & McKenzie, J. A. (2002). Preservation of organic matter and alteration of its carbon and nitrogen isotope composition during

- simulated and in situ early sedimentary diagenesis. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 66(20), 3573–3584. [https://doi.org/10.1016/S0016-7037\(02\)00968-7](https://doi.org/10.1016/S0016-7037(02)00968-7)
- Li, M., Giorgio, P. A., Parkes, A. H., & Prairie, Y. T. (2015). The relative influence of topography and land cover on inorganic and organic carbon exports from catchments in southern Quebec, Canada. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 120(12), 2562–2578.
- Mayr, C., Lücke, A., Maidana, N. I., Wille, M., Haberzettl, T., Corbella, H., ... Zolitschka, B. (2009). Isotopic fingerprints on lacustrine organic matter from Laguna Potrok Aike (southern Patagonia, Argentina) reflect environmental changes during the last 16,000 years. *Journal of Paleolimnology*, 42(1), 81–102. <https://doi.org/10.1007/s10933-008-9249-8>
- McLauchlan, K. K., Williams, J. J., Craine, J. M., & Jeffers, E. S. (2013). Changes in global nitrogen cycling during the Holocene epoch. *Nature*, 495(7441), 352–355. <https://doi.org/10.1038/nature11916>
- Meyers, P. A. (1994). Preservation of elemental and isotopic source identification of sedimentary organic matter. *Chemical Geology*, 114(3–4), 289–302.
- Meyers, P. A. (1997). Organic geochemical proxies of paleoceanographic, paleolimnologic, and paleoclimatic processes. *Organic Geochemistry*, 27(5–6), 213–250.
- Meyers, P. A. (2003). Applications of organic geochemistry to paleolimnological reconstructions: a summary of examples from the Laurentian Great Lakes. *Organic Geochemistry*, 34(2), 261–289.
- Mourier, B., Poulenard, J., Carcaillet, C., & Williamson, D. (2010). Soil evolution and subalpine ecosystem changes in the French Alps inferred from geochemical analysis of lacustrine sediments. *Journal of Paleolimnology*, 44(2), 571–587. <https://doi.org/10.1007/s10933-010-9438-0>
- Mustaphi, C. J. C., Davis, E. L., Perreault, J. T., & Pisaric, M. F. (2015). Spatial variability of recent macroscopic charcoal deposition in a small montane lake and implications for reconstruction of watershed-scale fire regimes. *Journal of Paleolimnology*, 54(1), 71–86.
- Overpeck, J. T., Webb, R. S., & Webb, T. (1992). Mapping eastern North American vegetation change of the past 18 ka: No-analogs and the future. *Geology*, 20(12), 1071–1074. [https://doi.org/10.1130/0091-7613\(1992\)020<1071:MENAVC>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1130/0091-7613(1992)020<1071:MENAVC>2.3.CO;2)
- Payette, S. (1992). Fire as a controlling process in the North American boreal forest. *A Systems Analysis of the Global Boreal Forest*, 144–169.

- Payette, S., & Delwaide, A. (2018). Tamm review: The North-American lichen woodland. *Forest Ecology and Management*, 417, 167–183.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.02.043>
- R Core Team (2013). R: A language and environment for statistical computing.
- Rapanoela, R., Raulier, F., & Gauthier, S. (2016). Regional Instability in the Abundance of Open Stands in the Boreal Forest of Eastern Canada. *Forests*, 7(5), 103.
<https://doi.org/10.3390/f7050103>
- Reimer, P. J., Bard, E., Bayliss, A., Beck, J. W., Blackwell, P. G., Ramsey, C. B., ... Friedrich, M. (2013). IntCal13 and Marine13 radiocarbon age calibration curves 0–50,000 years cal BP. *Radiocarbon*, 55(4), 1869–1887.
- Remy, C. C., Hély, C., Blarquez, O., Magnan, G., Bergeron, Y., Lavoie, M., & Ali, A. A. (2017). Different regional climatic drivers of Holocene large wildfires in boreal forests of northeastern America. *Environmental Research Letters*, 12(3), 035005.
<https://doi.org/10.1088/1748-9326/aa5aff>
- Richard, P. (1975). Histoire postglaciaire de la végétation dans la partie centrale du Parc des Laurentides, Québec. *Naturaliste Canadien*.
- Richard, P. J., & Grondin, P. (2009). Histoire postglaciaire de la végétation. *Manuel de Foresterie. 2e Éd. Québec: Éditions MultiMondes*, 170–176.
- Richard, Pierre. (1979). Contribution à l'histoire postglaciaire de la végétation au nord-est de la Jamésie, Nouveau-Québec. *Géographie physique et Quaternaire*, 33(1), 93.
<https://doi.org/10.7202/1000324ar>
- Toy, T. J., Foster, G. R., & Renard, K. G. (2002). *Soil Erosion: Processes, Prediction, Measurement, and Control*. John Wiley & Sons.
- Wachenfeldt, E. von, & Tranvik, L. J. (2008). Sedimentation in Boreal Lakes—The Role of Flocculation of Allochthonous Dissolved Organic Matter in the Water Column. *Ecosystems*, 11(5), 803–814. <https://doi.org/10.1007/s10021-008-9162-z>
- Weber, M. G., & Flannigan, M. D. (1997). Canadian boreal forest ecosystem structure and function in a changing climate: impact on fire regimes. *Environmental Reviews*, 5(3–4), 145–166. <https://doi.org/10.1139/a97-008>

Chapitre 4.

INCREASE IN WILDFIRES COULD JEOPARDIZE THE RESILIENCE OF BOREAL FORESTS AS SHOWN BY A 4500-4000-YEAR-OLD ECOSYSTEM DISRUPTION

Carole Bastianelli, Christelle Hély, Yves Bergeron, David Paré, Adam Ali

Soumis à

Proceedings of the National Academy of Sciences

4.1 ABSTRACT

Northwards, the circumboreal closed canopy forest yields to an open-canopy woodland before merging to the tundra. This study connects the dynamics of the northeastern American coniferous boreal forest structure at the northern limit of the current closed canopy-moss forest (MF) domain to the local fire regime during the Holocene. The development and use of geochemical proxies from lacustrine deposits highlighted a major disruption in forest ecosystems 4500-4000 years ago when more fire and biomass burning were recorded. All identified geomarkers (C:N, Carbon accumulation rate, aluminum oxide species and base cation concentrations) indicated that the forests of the studied watersheds were greatly depleted in organic matter at that time. This fire-induced disruption affected ecosystems differently depending on their initial ecological state, location and environmental conditions. The current open canopy-lichen woodland (LW) domain was conceived by an increase in fire frequency 4500-4000 years ago that then remained high for 2000 years. The LW domain persisted as regeneration conditions have not been conducive for a re-densification of the boreal forest. In light of our results, we propose different scenarios of MF and LW dynamics and transformation over time in response to changes in fire regime and forest initial structure. Current climatic change, with the increase in wildfire frequency, could enhance the opening of the boreal forest with significant consequences on the carbon budget.

Key words. Holocene, ecosystem disruption, boreal forest, lacustrine charcoals, fire regime, *Picea mariana*, lake sediment geochemistry, palaeoecology

4.2 RÉSUMÉ

Au nord de la forêt circumboréale, la forêt dense laisse place à une forêt dont la canopée est plus ouverte avant de converger vers la toundra. Cette étude met en relation la dynamique structurelle des forêts conifériennes du nord-est du continent américain, à la limite nord du domaine actuel de la pessière fermée à mousses (MF), avec le régime local des feux au cours de l’Holocène. Le développement et l’utilisation de proxys géochimiques dans des dépôts lacustres a permis de mettre en évidence un bouleversement majeur dans les écosystèmes forestiers vers 4500-4000 ans (calibrés avant présent) lorsque plus de feux et de biomasse brûlée ont été observés. Tous les géomarqueurs identifiés (ratio C:N, taux d’accumulation de carbone, concentration d’oxydes d’aluminium et de cations basiques) indiquent que les forêts des bassins versants étudiés ont été fortement appauvries en matière organique à cette période. La déstabilisation induite par le changement de régime des feux a affecté les écosystèmes différemment selon leur état initial, leur localisation et les conditions environnementales post-perturbation. L’installation du domaine actuel de la pessière à lichens (LW) aurait ainsi été initiée par l’augmentation de la fréquence des feux il y a 4500-4000 ans et la prolongation d’une période de fréquence de feux élevée pendant 2000 ans. Les conditions de régénération n’auraient par la suite pas été favorables à une re-densification des forêts boréales dans cette zone et pourraient expliquer la persistance de la LW comme telle jusqu’à l’actuel. Considérant ces résultats, nous suggérons différents scenarii de dynamiques des MF et LW et de leur transition au cours du temps en réponse aux changements de régime des feux et en fonction des structures forestières initiales. Le changement climatique actuel, avec une augmentation prévue de la fréquence des feux, pourrait stimuler et augmenter l’ouverture de la forêt boréale, et s’accompagner d’importantes conséquences sur le bilan carbone forestier.

Mots clés. Holocène, bouleversement d’écosystème, forêt boréale, charbons lacustres, régime de feux, *Picea mariana*, géochimie de sédiments lacustres, paléoécologie

4.3 SIGNIFICANCE

This article demonstrates that the resilience of forest ecosystems over time is highly dependent on the equilibrium of the climate-fire-vegetation interaction system. Using geochemistry as an innovative palaeoecological approach to study past dynamics, our research explicitly connected a change in the fire regime with a major disruption in the ecosystem structure. We were able to date the beginning of the opening of the black spruce forest in northeastern American boreal ecosystems around at 4500-4000 years before present. The role of wildfires in this historical disruption needs to be considered with regard to current climate changes and impacts on the fire regime, to better comprehend the modern ongoing dynamics of the boreal forest and the repercussions on their carbon sequestration capacity.

4.4 INTRODUCTION

The maintenance of forest ecosystem structure and functions relies on balanced interactions between the soil, the vegetation, physical drivers and external climatic forcing (1–3). Current and future global changes have impacts on disturbance regimes and are likely to threaten the resilience of forest ecosystems (4, 5). The degradation and disruption of boreal forest ecosystems are considered as a major issue by environmental stakeholders as it would jeopardize numerous ecosystem services that forests are providing, beginning with carbon (C) sequestration (6). Boreal forests retain 32% of the world's forest C (7). They are adapted to recurrent fires, which are the major disturbance that forces vegetation dynamics and renewals, but which also may challenge their recovery abilities (8–10). At the northern limit of the managed forest in the northeastern coniferous Canadian boreal forest (Quebec province), a modern southward progression of the open-canopy forest has been observed since 1950 (11), likely due to a superimposition of anthropic and abiotic pressures with a modern change in the fire regime (11–13). Quick successive disturbances and regeneration failures can lead to the establishment and maintenance of low productive open lichen woodlands (LW) at the expense of the dense closed canopy moss-forests (MF), which is a better C holder ecosystem (14–16).

In view of management practices facing the challenge of adapting to potential ecosystem disruptions, we endeavored to learn lessons from similar ecosystem collapses that would have occurred previously during the Holocene. Earlier studies suggested that the current LW at the northern limit of the MF forest seems to be less dense than they were 6000 years ago (17, 18). We thus investigated past forest openings and their potential drivers by reconstructing fire

histories and ecosystem structure variations over time from lake sediment records. Our initial experimental design (19)(Figure 4.1 and Figure S4.1, Table S4.1) included lakes surrounded by sites characteristic of MF and LW ecosystems (2 MF sites in the MF region, 1 LW site in the LW region) and two additional wedged sites whose vegetation histories were relevant to our research question: Lake Adele (*unofficial name*) was an imbedded LW site located within the MF region while lake Arthur (*unofficial name*) was reciprocally a MF site located within the LW region. We previously showed (Figure S4.2) that MF and LW sites can be distinguished by their soil geochemical properties (19) and by the geochemical composition of their watershed lake sediments (20).

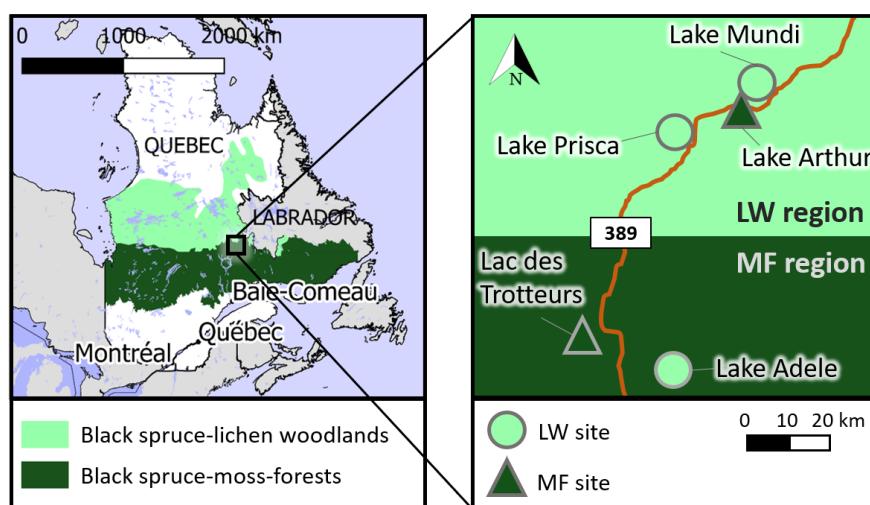


Figure 4.1 Location of the study area and schematic representation of the experimental design. MF = closed moss forests, LW = open lichen woodlands. Lake names are unofficial except for Lac des Trotteurs.

Here we developed an innovative palaeoecological approach using geochemical indicators identified as terrestrial proxies, i.e. C:N ratio, base cations (BC), aluminum oxide species (Al_{oxa}) concentrations and C accumulation rates (C_{acc}), to detect changes in the watershed vegetation structure. We hypothesized that changes in environmental conditions and ecosystem structure should lead to noticeable fluctuations in the sediment geochemical profile notably due to variations in organic matter (OM) inputs to the lakes.

Our objectives were twofold: (i) to identify the relationships between geochemical fluctuations in sediment composition and changes in fire return intervals (FRI) during recent times (the last 2000 years) in order to understand the impacts of the fire regime on matter inputs into lakes; and ii) to extrapolate the use of geochemical processes to investigate multi-millennial ecosystem dynamics in order to test whether lakes have recorded one or several past

disruptions in forest structure during the Holocene and determine their relationship to the fire regime.

4.5 RESULTS AND DISCUSSION

4.5.1 LINKING FIRE REGIME ACTIVITY AND VARIATIONS IN SEDIMENT GEOCHEMISTRY

To test whether the impacts of fire regime change on ecosystems could be recorded in lake sediment geochemistry, we conducted geochemical and charcoal analyses on 5 lake short sediment sequences that cover the last 2000 years. The reconstruction of the fire regime was also supplemented by the most recent fire dates obtained from dendrochronology investigations. We found connections between the variations in fire return interval (FRI) and the variations in several geochemical element concentrations reflecting forest ecosystem functions (Figure 4.2 and Figure S4.3).

A decrease in FRI recurrently coincided with a decrease in Al_{oxa} and BC concentrations, as well as an increase in the C:N and $\delta^{13}\text{C}$ ratios. Reciprocal trends were also observed, i.e. an increase in FRI recurrently coincided with a decrease in Al_{oxa} and BC concentrations and increase in C:N and $\delta^{13}\text{C}$ ratios. C_{acc} displayed reversed trends compared to FRI trends. Other elements (e.g. Fe_{oxa}, P, $\delta^{15}\text{N}$; Figure S4.3) did not show any specific response to FRI variations. The C:N ratio and C_{acc} are classical proxies of terrestrial matter accumulation in sediments (22–24). However, sediment organic matter (OM) is concurrently influenced by the numerous factors that affect terrestrial OM transfer, transformation, flocculation, and sedimentation in the lake, as well as by its combination with OM of autochthonous origin in the lake (23, 25, 26). Fluctuations in OM proxies must therefore be interpreted carefully. Fortunately, Al_{oxa} behave as a complementary and reliable indicator of terrestrial ecosystem changes and matter transfer dynamics because of the high stability of metal oxide coupled with complex organic compounds (27, 28). Furthermore, Al_{oxa} has previously been identified as a geomarker whose concentrations can help distinguish soils and sediments from LW and MF watersheds (Figure S4.2, (19, 20)). Finally, BC ($\text{Ca}^{2+}+\text{Mg}^{2+}+\text{Na}^++\text{K}^+$) may indicate changes in inorganic matter transfers from the watershed to the sediments, in cases such as an increase in erosion or changes in ecosystem productivity loss or gain (29). BC are essential elements for ecosystem productivity (30) and should therefore also give indications on the quantity of OM production and on OM nutrient richness.

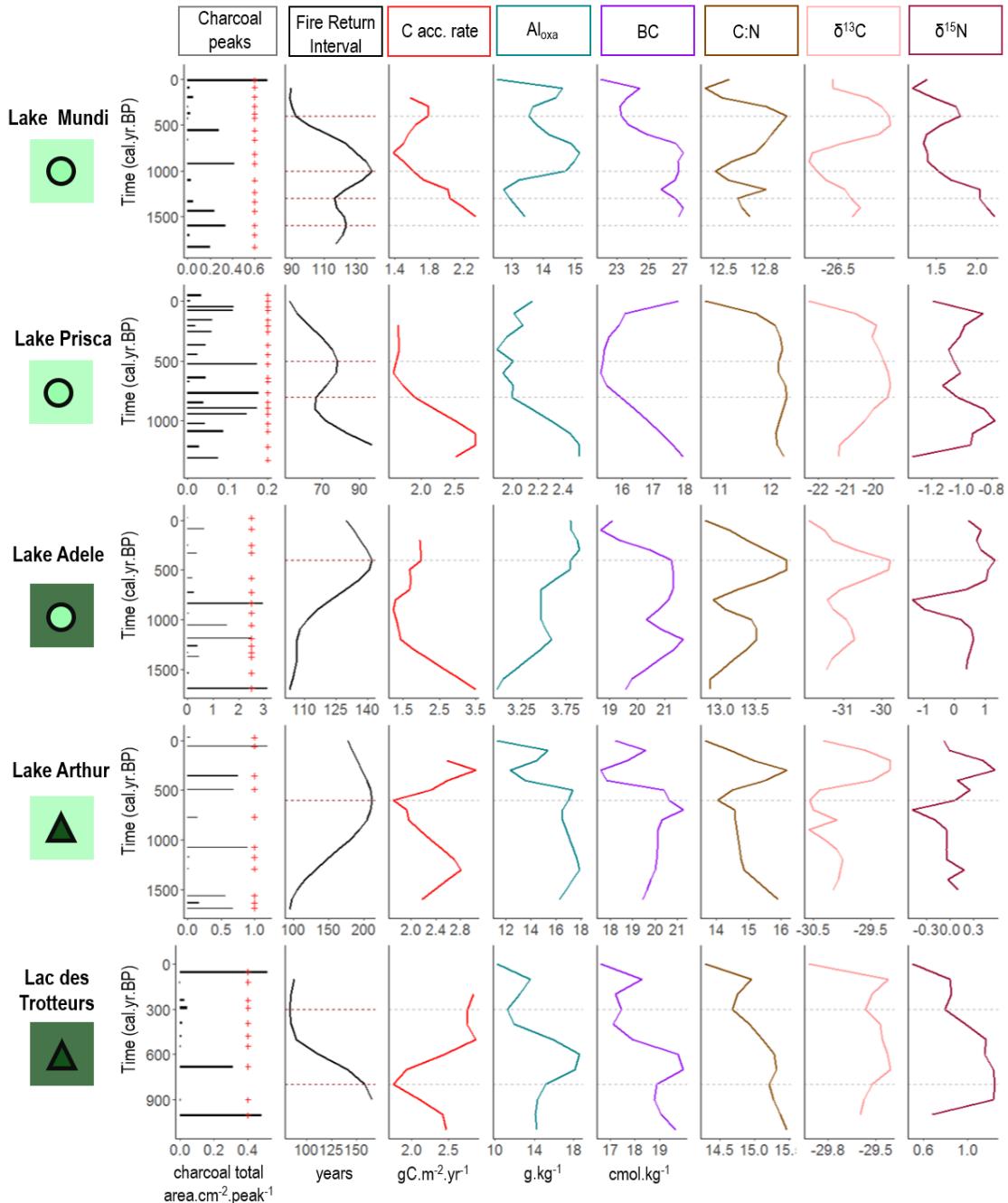


Figure 4.2 Local fire regime and geochemical element variations along the sediment profile of 5 study lakes over the last two millennia. The geochemical and charcoal analyses were carried out on the 50 top centimeters of lake sediments extracted with KB corers (see methods). Column 1: Charcoal peaks. Charcoal analyses were run with particle area data. A “+” symbol indicates a single local fire event and each peak indicates the magnitude of the episode. Column 2: Fire Return Intervals (FRI), interpolated to annual resolution using *CharAnalysis* (21). Column 3: C accumulation rate (C_{acc}), plotted from 200 cal. yr BP when sediment density was stabilized. Column 4-8: Aluminum oxide species (Al_{oxa}) concentration, Base cation (BC) concentrations ($Ca^{2+} + Mg^{2+} + Na^+ + K^+$), C:N ratio, $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ isotopic ratios respectively. The abscissa scale was freed so that variations in concentrations could be perceived, despite the difference of range order between LW and MF watersheds (e.g. in Al_{oxa} concentrations), which result from variations in matter inputs. Symbols under the lake names indicate the type of site (light green circle=local LW, dark green triangle=local MF) and their surrounding environment (light green background=LW region, dark green background=MF region). Dashed lines indicate changepoints, *i.e.* when FRI switched from an increasing trend to a decreasing trend (*i.e.* from a positive derivative to a negative derivative) and *vice-versa*. Dashed lines indicate changepoints, *i.e.* when FRI switched from an increasing trend to a decreasing trend (from a positive derivative to a negative derivative) and vice-versa.

Other studies (29, 31) showed responses of C:N and mineral element concentrations, as well as of $\delta^{15}\text{N}$ at the decadal scale after high severity fire events, using very high temporal resolution (4 years/sample). Here, due to a wider temporal resolution (60-80 years/sample for geochemical analyses), sediments provide information on trend variations of fire regimes which smoothed the direct impacts of single fire events. Our results thus bring a complementary approach that aims to better understand the long term geochemical response to changes in the fire regime.

Here we inferred a causal relationship between the FRI, which inevitably depends on climatic conditions and their impacts on fires, and the dynamics of Al_{oxa} and BC concentrations and C_{acc} and C:N in lake sediments over time (Figure S4.4). When the FRI decreases, the ecosystem is disturbed and may become unstable. The increase in terrestrial OM accumulation in the lakes (indicated by higher C_{acc} and lower C:N) when FRI decreases, is consistent with more matter inputs to the sedimentary basin. Generally, C:N ratios reach high values (close to 20) when OM is mainly of terrestrial origins and low values (between 4 and 10) when OM is mainly of autochthonous (*i.e.* lacustrine) origin (23, 32). Shorter time between fires could thus lead to an increased depletion of terrestrial OM (therefore C_{acc} increases) in the short term and consequently to an increased contribution of allochthonous C in the lake OM (hence sediment C:N increases). Also, with shorter recovery time and consequently increased risk of regeneration failures when FRI decreases, the ecosystem productivity decreases, and the OM is impoverished in nutrients. BC concentrations therefore decrease and the sediment geochemistry tends towards the composition of current surficial sediment of LW watershed with low Al_{oxa} (cf. Figure S4.2). In contrast, when FRI increases, the longer ecosystem recovery time between consecutive fires facilitates greater terrestrial ecosystems OM accumulation, in a watershed environment supporting denser forests with a moister moss cover. Less frequent fires provide less OM inputs to the lakes (C_{acc} and C:N decrease) but inputs and sediments are richer with BC and Al_{oxa} sediment concentrations being higher, as in modern MF sediments from MF environments.

BC, Al_{oxa} , C_{acc} and C:N could be useful proxies to detect changes or even shifts in ecosystem functioning and productivity over time at the watershed scale. Because of the numerous interconnections between geochemical and environmental processes, any substantial disruption observed in the geochemistry of sedimentary deposits would inevitably be synonymous with a great change in the climate-fire-vegetation system.

4.5.2 EVIDENCE FOR A DISRUPTION IN ECOSYSTEM EQUILIBRIUM 4500-4000 YEARS AGO

To track the millennial time scale impacts of wildfires on forest ecosystem dynamics and resulting vegetation responses, we compared the geochemical variations in BC, Al_{oxa}, C_{acc} and C:N obtained from the long core sediments sequences of four lakes to FRI reconstructions. While the geochemical analyses were performed on 4 lakes (Adele, Arthur, Prisca, Mundi) in order to keep track of local matter inputs, fire regimes were only reconstructed from charcoal analyses performed on two lakes (Adele, Arthur). The regional composite FRI reconstruction (Figure 4.3) was assessed using their mean values at 100-year intervals and was in line with previous findings in the study zone (33).

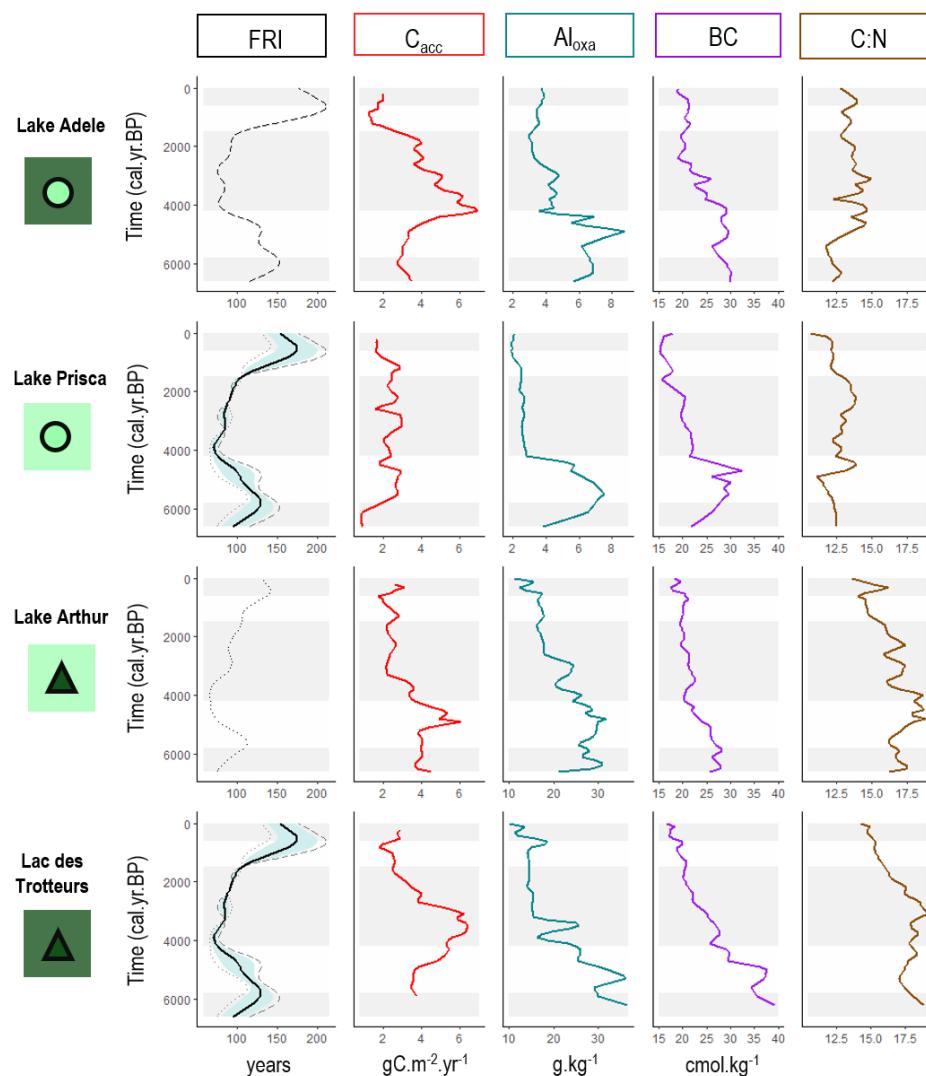


Figure 4.3 Holocene regional FRI and geochemistry variation profiles obtained from 4 lakes. The FRI composite curve (solid black line) represents the average of the FRI reconstructed from charcoal analysis in Lake Adele (long-dashed line) and Lake Arthur (dotted line). Grey panels represent periods identified for their specific FRI variations separating changepoints, i.e. when FRI switched from an increasing trend to a decreasing trend (from a positive derivative to a negative derivative) and vice-versa.

Our results revealed a major disruption in the sediment geochemical compositions of all 4 lakes at around 4500-4000 cal. yr BP. (Figure 4.3). This disruption coincided with the lowest FRI recorded over the last 7000 years, with a mean time between two consecutive fires of about 71 +/- 8 years. After the disruption at *ca.* 4000 cal. yr BP, FRI remained low (<100 years) for at least 2000 years (4000-2000 cal. yr BP). When mean FRI was close to 50 years, some of the intervals must have been very short (<30 years), with consequent regeneration failures to be expected as black spruce requires few decades to reach full maturity (> 75 years old) and produce a substantial seedbank (34). At the same time, high CHAR values (Figure S4. 5) indicate an increase in burnt biomass, which can result from the occurrence of more severe and/or larger fires that could also impact the tree canopy, their cones, and therefore post-fire regeneration processes (35, 36). One regeneration failure is sufficient to trigger an ecosystem change (14, 37). Mean values of Al_{oxa}, BC and C:N, during the 4000-2000 cal. yr BP period were significantly different from the mean values of the 6000-4000 cal. yr BP period indicating substantial changes in the sediment geochemistry between the two time periods (Table S4.2). The change in Al_{oxa} and BC concentrations was more sudden and shows a steeper decrease in current LW ecosystems (Adele/Prisca) than in current MF ecosystems (Arthur/Trotteurs).

Cross-correlation tests performed on composite variables (Table 4.1) revealed that FRI was positively correlated to Al_{oxa} ($R=0.25$, $p=0.034$) and negatively correlated to C_{acc} ($R=-0.24$, $p=0.045$). These geochemical variables were also positively correlated with each other with strong significant correlations being found for Al_{oxa} and BC, Al_{oxa} and C:N, BC and C:N and BC and C_{acc}. We thus suggest that the change in geochemical composition could result from modifications to ecosystem properties and functions triggered by the shift in the fire regime.

Table 4.1 Cross-correlation coefficients at lag 0 for composite variables. To avoid autocorrelations of data, each variable was detrended by the first difference method prior to averaging the values of element concentrations at each lake at 100-year intervals in order to obtain composite variables (FRI composite results from the average of datasets of two different lakes, geochemical composite variables result from the average of datasets of four different lakes). Asterisks indicate a significant difference of the Pearson correlation test at lag 0, with*: p value < 0.05, **: p value < 0.01 and ***: p value < 0.001.

	FRI	Al _{oxa}	BC	C _{acc}
Al _{oxa}	0.25*			
BC	0.22	0.84***		
C _{acc}	-0.24*	0.17	0.28*	
C:N	0.1	0.63***	0.6***	-0.002

The trends of changes of all geochemical properties were consistent with the hypothesis of a disruption in ecosystem functioning at around 4500-4000 cal. yr BP: Al_{oxa} and BC concentrations decreased, while C_{acc} strongly increased before progressively decreasing indicating that close consecutive fires limited OM accumulation in the ecosystems and consequently reduced OM inputs into the lakes. Depending on their local resilience properties and initial state (open *versus* closed stand), this period may have had reversible or irreversible effects on the studied ecosystems. Before 4500-4000 cal. yr BP, higher Al_{oxa} and BC values for all lakes indicated that the terrestrial ecosystems of the watersheds were likely denser and held richer OM than the present (19). After 4500-4000 cal. yr BP, the magnitude of the disruptions in the sediment geochemistry at Lake Adele and Lake Prisca could depict a period of complete ecosystem destabilization. It is probable that conditions for dense regrowth have not been met since that time, as the ecosystem appears to have remained stable as a LW with nutrient poor soils. At Lake Arthur and Lac des Trotteurs, the decrease in Al_{oxa} and BC concentrations, although significant, was more gradual and Al_{oxa} values always remained higher than in current LW watersheds. This suggest that the forest destabilization must have been moderate rather than severe, which may account for them being currently in a MF stable state.

Environmental factors such as climate and local topography could have played a role in the resilience and recovery capacities of the ecosystems. The slow increase in FRI between 4000 and 2000 at Lake Arthur differed from the stable low FRI recorded in Lake Adele during this period. This subtle difference may have caused Lake Adele to experience more regeneration failures, subsequently allowing the establishment of lichen mats in open environments. Lichen mats are known to be poor substrates for seed germination and for seedling growth (16). Their presence may contribute to maintain the LW state (38).

4.5.3 INCEPTION AND PERSISTENCE OF THE CURRENT LW IN NORTHERN QUEBEC

Our reconstructed history of the vegetation at the northern limit of the current MF domain is consistent with observations from Richard & Grondin (18). According to their findings, 6000 years ago, the current LW region in the Côte-Nord region of Quebec (corresponding to our study area) was covered by an open black spruce forest much denser than today's. The understory was likely dominated by shrubs (*Alnus*) rather than lichens. At this time, the closed-crown moss forest region and its northern limit was similar to the present. Our results date the “thinning” of the black spruce forest to 4000 years ago and relate it to a sudden shortening of

FRI and a maintenance of increased wildfire activities during the early Neoglacial period. Our results are also consistent with the decrease in regional biomass inferred by pollen analyses from 4000 cal. yr BP (39). We thus suggest that the fire activity exceeded the threshold of ecosystem resilience to fires and was sufficient to switch the ecosystems to open LW at the regional scale. The persistence of LW until now relied on the establishment of the Neoglacial period (*ca.* 3500–200 cal. yr BP), characterized by decreasing summer radiative insolation and increasing precipitations (40, 41), and on the legacy of the newly established LW which modified the seed bank and soil surface conditions that became harsher for seedling establishment and growth, particularly once the lichen mats were established (16, 38, 42–44).

The vegetation history of the black spruce forest in Northern Quebec highlights the role of fires as landscape drivers in this boreal region and that ecosystem conditions relies deeply on their frequency. While they are a necessary disturbance for ecosystem maintenance and forest succession dynamics, their regime properties must remain in a “reasonable range” for MF ecosystem resilience and sustainability, which is considered a more “desirable” forest state than LW regarding their anthropogenic utilitarian functions (5, 6). Girard et al. (11) estimated that 9% of the MF of the region have already shifted to LW ecosystem over the last 50 years due to the short observed FRI. This current shift is a concern because of the repercussions on boreal forest C stock abilities and climate change mitigation. However, some studies suggest that LW could have a positive feedback to counterbalance global warming as the pale color of the lichen mats provide a greater albedo which generates a cooling effect in the atmosphere (45, 46).

4.5.4 TOWARDS A BETTER INSIGHT OF BOREAL FOREST DYNAMICS AND RESILIENCE LIMITATIONS

Jasinski & Payette (14) proposed that LW and MF could be alternative stable states that coexist under similar environmental conditions. They hypothesized that the superimposition of disturbances could cause an abrupt shift from MF to LW. Scheffer et al. (47) proposed that boreal forests are more stable under certain structures of canopy cover (~75%, 45%, 20%), as they refer to more frequently observed configurations in the present-day boreal biome.

Historically, environments where past conditions were not met for the recovery and regeneration of dense forests after destabilization have remained open as LW ecosystems. More resilient ecosystems in environments where conditions did not lead to regeneration failures have remained as MF now to the present day. Forests in Lake Adele’s watershed might have experienced more (local) fires than the rest of the surrounding environment because it is within

a watershed whose flat topography (Table S4.1) and exposition conditions might have prevented the forest from regenerating properly. This would thus explain the occurrence of this wedge shaped LW site in a predominately MF region. Conversely, Lake Arthur's watershed is located in a local depression, which might have protected the forests from too numerous fires and allowed the development and persistence of a local dense MF within the LW region. A previous study showed that the basal areas of MF and LW ecosystems were indeed correlated to the degree of watershed slopes, indicating the role of the topography in the establishment and maintenance of MF *versus* LW, likely due to enhanced or diminished fire protection (20). Once established, ecosystem types are maintained stable by the balanced interactions and feedbacks between the soil and the vegetation.

On a broadened scope, we propose that specific fire regimes could be responsible for the maintenance of different stable states (here MF and LW respectively) in boreal forests characterized by poor soils (podzols). A superimposition of close consecutive fires could disturb and destabilize ecosystems beyond their resilience threshold (48) and lead to disruption (Figure 4.4) (14, 49). Climatic conditions are prevailing factors for possible changes in the fire regime and are determinant in their long-term impacts on ecosystems (50–52). Changes in fire frequency jeopardizes the equilibrium of an ecosystem, and the disruption and shift from one state to another may then depend on local environmental conditions and climatic parameters. The initial state and ongoing ambient conditions are decisive drivers of ecosystem dynamics in so far as they determine the legacy of post-disturbance recovery (44). Even though a reversion from LW to MF could potentially occur according to the concept of alternative stable states, Girard et al. (11) underlined that no field evidence has yet been found across the current MF forest. We suggest that, if re-densification to a MF state is achievable, conducive conditions have not been met for MF regrowth since the LW inception in our study area 4500 years ago.

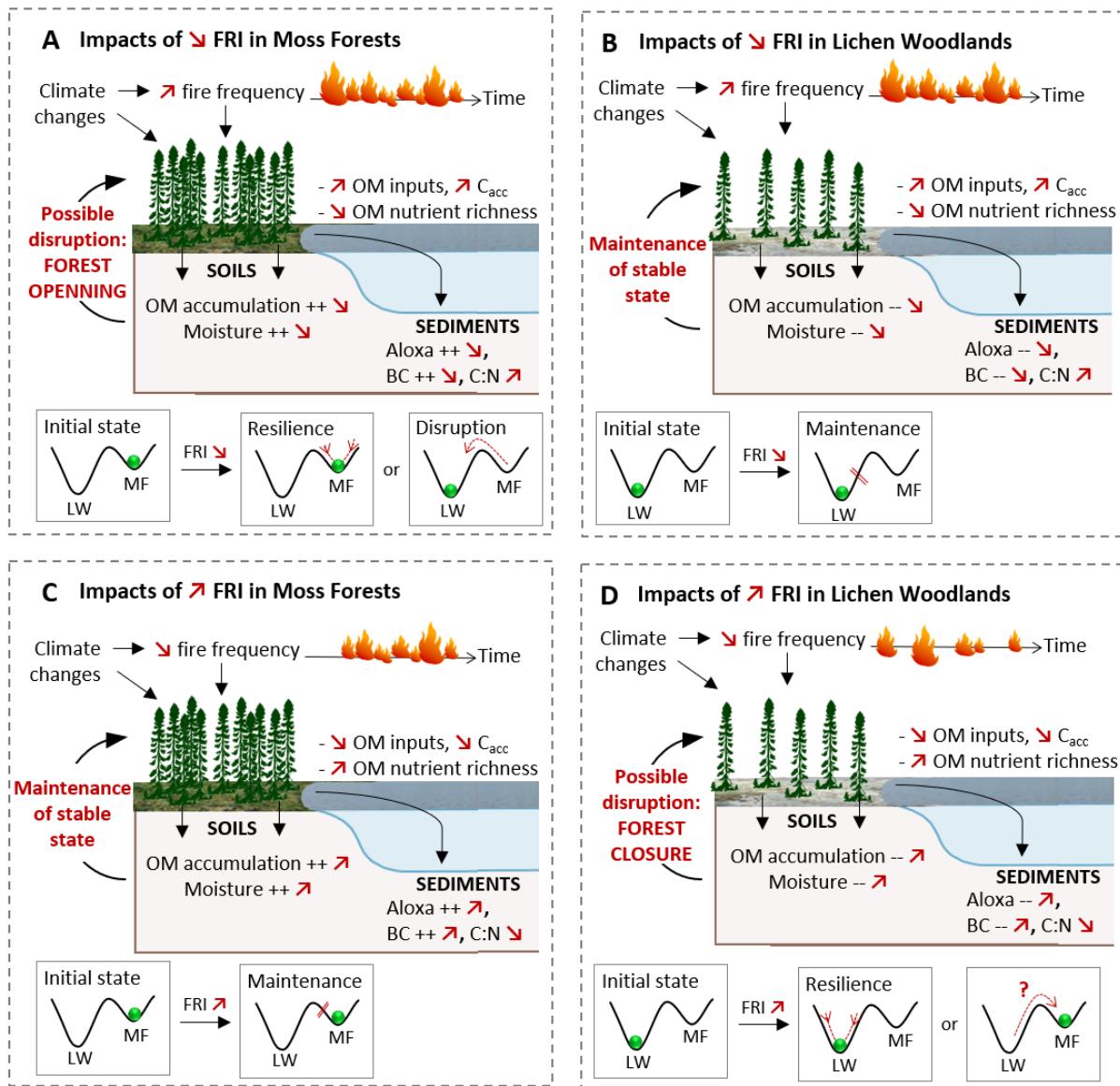


Figure 4.4 Synthetic scheme of fire impacts on ecosystem equilibrium and geochemical properties in MF and LW. The four panels examine situations depending on the initial state (LW or MF) and on the evolution of the fire regime over time (increase or decrease of the FRI). Black notes in soil and sediment compartments depict the initial geochemical situation ("++": high quantity, "--": low quantity). Red arrows indicate the direction of the change due to FRI variations. The frames at the bottom of each panel represent the conceptualization of stable states and shift options depending on the fire regime and initial conditions in bowl-and-cup type diagrams.

4.6 CONCLUSION

This study shows that the geochemistry of lake sediments is an efficient palaeoproxy for assessing past changes in terrestrial ecosystem structure. The major change observed in our study zone unequivocally indicates that there was a disruption in the forest ecosystems around 4000-4500 years cal. BP. At this time, the boreal forest opened up as a result of increases in fire frequency and burnt biomass, which impacted the stability and resilience of the forest

ecosystems. Climatic conditions and watershed characteristics are determinant factors for the recovery of ecosystems that have been subject to destabilization after periods of frequent disturbances. Here, the lichen stratum could also have played a major role in LW stabilization over time. Because global boreal forest ecosystems are generally characterized by coniferous dominance, recurrent fires, and nutrient poor soils, the disruption patterns and trends observed for MF and LW in Quebec illustrates a case of possible future changes in the boreal biome and for a decrease in the resilience of boreal forest. The consideration of all these integrated mechanisms and of the climate-fire-vegetation interaction system paired with scenarios forecasting ongoing climatic and anthropogenic stressors should provide relevant information for future forest management. This is particularly important in regards to the current models that predict a future increase in fire frequency in the Canadian boreal forests, which will consequently have impacts on C sequestration, a key component in climate change mitigation strategies.

4.7 MATERIALS AND METHODS

Study area and sampled sites. The study area is located in the Côte-Nord region of Quebec in the transition zone between the current close crown-moss forest (MF) domain and the open lichen woodland (LW) domain (Figure S4.1 and Figure S4.2). Site characteristics are given in Table S4.1.

Sediment cores and age models. Two parallel replicates of sediment sequences were retrieved from the center of each lake with one being used for geochemical analyses and the other for charcoal analyses. All sediment cores were sliced into 0.5 cm-thick samples for charcoal analysis and pooled to 2 cm samples for geochemical analyses. Age models were obtained from ^{210}Pb and ^{14}C dates using the Bacon approach and Bacon software v2.2 on a R interface (53, 54) (Table S4.3 and Figure S4.6).

Geochemical analyses. Element concentrations were measured continuously in every sample from 0 to 30 cm depth and then every 5 samples (i.e. every 10 cm in depth) from 30 cm until the end of the sediment deposit. Thus finer scale variations of sediment geochemistry were hence obtained in upper sequences, while variations in long sequences were retrieved for trend analyses. Geochemical analyses included CNS analyses (Carbon, Nitrogen, Sulfur), base cations dosage ($\text{BC} = \text{Ca}^{2+} + \text{Na}^+ + \text{Mg}^{2+} + \text{K}^+$), aluminum species extraction by oxalate (Al_{oxa}),

and stable isotopes analyses on OM ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$). Protocols for sediment preparation and geochemical analyses were similar to the ones detailed in Bastianelli et al. (19, 20).

Charcoal analysis and fire regime reconstruction. Charcoal preparation and analysis followed the protocol described in SI appendix. The fire regime reconstruction was assessed using *CharAnalysis* software 1.1 (21) (available at <http://phiguera.github.io/CharAnalysis/>). *CharAnalysis* parameters were consistent with standard requirements defined by Brossier et al. (55) and given in Table S4.4. Dates of fires and cohort establishment were estimated by dendrochronological analyses from tree rings of samples obtained from Lakes Prisca, Mundi, and Trotteurs, as described by Brossier et al. (55).

Statistical analyses. Time series data were linearly interpolated using a 100-year window for statistical analyses. In order to seek relationships between geochemical variables and the fire regime, cross-correlations between FRI, Al_{oxa} , BC, C_{acc} and C:N were performed using Pearson correlation tests in a R environment.

More details are found in SI appendix, Supporting Methods.

4.8 ACKNOWLEDGMENTS

This research was funded by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC), the European FP7-PEOPLE-2013-IRSES-NEWFOREST project, the CNRS-InEE, the École Pratique des Hautes Études and the Université de Montpellier (France), through the International Research Group on Cold Forests (GDRI “Forêts Froides”, France) and the Institut Universitaire de France (IUF). The Ph.D. thesis of Carole Bastianelli was supported by AgroParisTech. The authors are grateful to all collaborators who helped during field work and laboratory analyses including Pierre Grondin, Serge Rousseau, Lise Rancourt, Jean-Francois Hélie, Guillaume Labrecque, David Gervais, Sébastien Dagnault, Benoît Brossier, Raynald Julien, Olivier Blarquez, Evrard Kouadio, Benoît Gaudreau, Samuel Alleaume, and to Paul Jasinski for proofreading the manuscript.

4.9 REFERENCES

1. Johnstone JF, et al. (2010) Fire, climate change, and forest resilience in interior AlaskaThis article is one of a selection of papers from The Dynamics of Change in

- Alaska's Boreal Forests: Resilience and Vulnerability in Response to Climate Warming. *Can J For Res* 40(7):1302–1312.
- 2. Willis KJ, Braun M, Sümegi P, Tóth A (1997) Does soil change cause vegetation change or vice versa? a temporal perspective from hungary. *Ecology* 78(3):740–750.
 - 3. Johnstone JF, et al. (2016) Changing disturbance regimes, ecological memory, and forest resilience. *Front Ecol Environ* 14(7):369–378.
 - 4. Turner Monica G. (2010) Disturbance and landscape dynamics in a changing world1. *Ecology* 91(10):2833–2849.
 - 5. Trumbore S, Brando P, Hartmann H (2015) Forest health and global change. *Science* 349(6250):814–818.
 - 6. Gauthier S, Bernier P, Kuuluvainen T, Shvidenko AZ, Schepaschenko DG (2015) Boreal forest health and global change. *Science* 349(6250):819–822.
 - 7. Pan Y, et al. (2011) A Large and Persistent Carbon Sink in the World's Forests. *Science*:1201609.
 - 8. Johnson EA (1996) *Fire and vegetation dynamics: studies from the North American boreal forest* (Cambridge University Press).
 - 9. Payette S (1992) Fire as a controlling process in the North American boreal forest. *Syst Anal Glob Boreal For*:144–169.
 - 10. Kasischke ES, Stocks BJ (2000) *Fire, Climate Change, and Carbon Cycling in the Boreal Forest* (Springer).
 - 11. Girard F, Payette S, Gagnon R (2008) Rapid expansion of lichen woodlands within the closed-crown boreal forest zone over the last 50 years caused by stand disturbances in eastern Canada. *J Biogeogr* 35(3):529–537.
 - 12. Payette S, Bhiry N, Delwaide A, Simard M (2000) Origin of the lichen woodland at its southern range limit in eastern Canada: the catastrophic impact of insect defoliators and fire on the spruce-moss forest. *Can J For Res* 30(2):288–305.
 - 13. Rapanoela R, Raulier F, Gauthier S (2016) Regional Instability in the Abundance of Open Stands in the Boreal Forest of Eastern Canada. *Forests* 7(5):103.
 - 14. Jasinski JPP, Payette S (2005) The creation of alternative stable states in the southern boreal forest, québec, canada. *Ecol Monogr* 75(4):561–583.
 - 15. Larocque I, Bergeron Y, Campbell I, Bradshaw RHW (2003) Fire-induced decrease in forest cover on a small rock outcrop in the Abitibi region of Québec, Canada. *Écoscience* 10(4):515–524.

16. Pacé M (2017) Rôle de la strate des mousses et lichens dans l'établissement et le maintien de milieux ouverts stables en forêt boréale.
17. Richard P (1995) Le couvert végétal du Québec-Labrador il ya 6000 ans BP: essai. *Géographie Phys Quat* 49(1):117–140.
18. Richard PJ, Grondin P (2009) Histoire postglaciaire de la végétation. *Man For 2e Éd Qué Éditions MultiMondes*:170–6.
19. Bastianelli C, et al. (2017) Boreal coniferous forest density leads to significant variations in soil physical and geochemical properties. *Biogeosciences* 14(14):3445–3459.
20. Bastianelli C, Ali AA, Bergeron Y, Hély C, Paré D Tracking open versus closed-canopy boreal forest in the geochemistry of lake sediment deposits. *Rev.*
21. Higuera P (2009) CharAnalysis 0.9: diagnostic and analytical tools for sedimentcharcoal analysis. *User's Guide Mont State Univ Bozeman MT*.
22. Ferland M, Prairie YT, Teodoru C, Giorgio PA (2014) Linking organic carbon sedimentation, burial efficiency, and long-term accumulation in boreal lakes. *J Geophys Res Biogeosciences* 119(5):836–847.
23. Meyers PA (1997) Organic geochemical proxies of paleoceanographic, paleolimnologic, and paleoclimatic processes. *Org Geochem* 27(5–6):213–250.
24. Castañeda IS, Schouten S (2011) A review of molecular organic proxies for examining modern and ancient lacustrine environments. *Quat Sci Rev* 30(21):2851–2891.
25. Hope D, Billett M, Cresser M (1994) A review of the export of carbon in river water: fluxes and processes. *Environ Pollut* 84(3):301–324.
26. Lehmann MF, Bernasconi SM, Barbieri A, McKenzie JA (2002) Preservation of organic matter and alteration of its carbon and nitrogen isotope composition during simulated and in situ early sedimentary diagenesis. *Geochim Cosmochim Acta* 66(20):3573–3584.
27. Ewing HA, Nater EA (2002) Holocene Soil Development on Till and Outwash Inferred from Lake-Sediment Geochemistry in Michigan and Wisconsin. *Quat Res* 57(2):234–243.
28. Mourier B, Poulenard J, Carcaillet C, Williamson D (2010) Soil evolution and subalpine ecosystem changes in the French Alps inferred from geochemical analysis of lacustrine sediments. *J Paleolimnol* 44(2):571–587.

29. Leys B, Higuera PE, McLauchlan KK, Dunnette PV (2016) Wildfires and geochemical change in a subalpine forest over the past six millennia. *Environ Res Lett* 11(12):125003.
30. Chapin III FS (1980) The mineral nutrition of wild plants. *Annu Rev Ecol Syst* 11(1):233–260.
31. Dunnette Paul V., et al. (2014) Biogeochemical impacts of wildfires over four millennia in a Rocky Mountain subalpine watershed. *New Phytol* 203(3):900–912.
32. Meyers PA (2003) Applications of organic geochemistry to paleolimnological reconstructions: a summary of examples from the Laurentian Great Lakes. *Org Geochem* 34(2):261–289.
33. Remy CC, et al. (2017) Wildfire size alters long-term vegetation trajectories in boreal forests of eastern North America. *J Biogeogr* 44(6):1268–1279.
34. Johnstone JF, Chapin FS (2006) Fire Interval Effects on Successional Trajectory in Boreal Forests of Northwest Canada. *Ecosystems* 9(2):268–277.
35. Johnstone J, et al. (2009) Postfire seed rain of black spruce, a semiserotinous conifer, in forests of interior Alaska. *Can J For Res* 39(8):1575–1588.
36. Keeley JE, Fotheringham C (2000) Role of fire in regeneration from seed. *Seeds Ecol Regen Plant Communities* 2:311–330.
37. Payette S, Delwaide A (2003) Shift of Conifer Boreal Forest to Lichen–Heath Parkland Caused by Successive Stand Disturbances. *Ecosystems* 6(6):540–550.
38. Pacé M, et al. (2018) Lichens Contribute to Open Woodland Stability in the Boreal Forest Through Detrimental Effects on Pine Growth and Root Ectomycorrhizal Development. *Ecosystems*:1–13.
39. Blarquez O, et al. (2015) Regional paleofire regimes affected by non-uniform climate, vegetation and human drivers. *Sci Rep* 5:13356.
40. Ali AA, et al. (2012) Control of the multimillennial wildfire size in boreal North America by spring climatic conditions. *Proc Natl Acad Sci* 109(51):20966–20970.
41. Viau AE, Gajewski K (2009) Reconstructing Millennial-Scale, Regional Paleoclimates of Boreal Canada during the Holocene. *J Clim* 22(2):316–330.
42. Johnstone JF, Hollingsworth TN, Chapin FS, Mack MC (2010) Changes in fire regime break the legacy lock on successional trajectories in Alaskan boreal forest. *Glob Change Biol* 16(4):1281–1295.
43. Thomas PA, Wein RW (1985) Delayed emergence of four conifer species on postfire seedbeds in eastern Canada. *Can J For Res* 15(4):727–729.

44. Mallik A, Kayes I (2018) Lichen mated seedbeds inhibit while moss dominated seedbeds facilitate black spruce (*Picea mariana*) seedling regeneration in post-fire boreal forest. *For Ecol Manag* 427:260–274.
45. Payette S, Delwaide A (2018) Tamm review: The North-American lichen woodland. *For Ecol Manag* 417:167–183.
46. Bernier PY, et al. (2011) Boreal lichen woodlands: A possible negative feedback to climate change in eastern North America. *Agric For Meteorol* 151(4):521–528.
47. Scheffer M, Hirota M, Holmgren M, Nes EHV, Chapin FS (2012) Thresholds for boreal biome transitions. *Proc Natl Acad Sci* 109(52):21384–21389.
48. Scheffer M, Carpenter S, Foley JA, Folke C, Walker B (2001) Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413(6856):591–596.
49. Buma B, Wessman CA (2013) Forest resilience, climate change, and opportunities for adaptation: A specific case of a general problem. *For Ecol Manag* 306:216–225.
50. Dale VH, et al. (2001) Climate Change and Forest Disturbances: Climate change can affect forests by altering the frequency, intensity, duration, and timing of fire, drought, introduced species, insect and pathogen outbreaks, hurricanes, windstorms, ice storms, or landslides. *BioScience* 51(9):723–734.
51. Bowman DMJS, et al. (2009) Fire in the Earth System. *Science* 324(5926):481–484.
52. Remy CC, et al. (2017) Different regional climatic drivers of Holocene large wildfires in boreal forests of northeastern America. *Environ Res Lett* 12(3):035005.
53. Blaauw M, Christen JA (2013) Bacon Manual e v2. 2. *Blaauw M Wohlfarth B Christ JA Ampel Veres Hughen KA Preuss F Al2010—Were Last Glacial Clim Events Simultaneous Greenl Fr*:387–394.
54. Blaauw M, Christen JA (2011) Flexible paleoclimate age-depth models using an autoregressive gamma process. *Bayesian Anal* 6(3):457–474.
55. Brossier B, et al. (2014) Using tree-ring records to calibrate peak detection in fire reconstructions based on sedimentary charcoal records. *The Holocene* 24(6):635–645.

Chapitre 5.

DISCUSSION GÉNÉRALE ET CONCLUSIONS

Les travaux menés au cours de cette thèse fournissent des indices et repères pour préciser la période d'ouverture de la pessière boréale au nord du Québec à 4500-4000 ans cal. BP, et identifient le changement de régime des feux comme un des facteurs principaux responsables. Le développement et l'utilisation de la géochimie comme outil de détection sensible aux caractéristiques actuelles des écosystèmes étudiés (chapitres 2 et 3) et de leur dynamique passée (chapitre 4) étaient des paris ambitieux et risqués. Malgré les verrous constitués par de nombreux processus et transformations de la matière lors des transferts des écosystèmes terrestres aux dépôts lacustres, les indicateurs identifiés ont permis d'obtenir une compréhension plus approfondie des interactions sol-végétation-climat et des dynamiques climat-feu-végétation au cours du temps. Ce projet de thèse a notamment permis d'engager une réflexion sur la stabilité et la résilience des états alternatifs, et cette discussion propose de s'en inspirer pour suggérer des pistes d'aménagement durable dans le contexte des changements globaux actuels, en particulier en relation avec les perspectives de stockage de carbone qui en découlent.

5.1 APPORTS DE LA PALÉOÉCOLOGIE ET DE LA GÉOCHIMIE DANS LA COMPRÉHENSION DE LA DYNAMIQUE DES SYSTÈMES

Si la paléoécologie permet de reconstruire l'histoire des végétations et des perturbations passées, certaines conclusions peuvent néanmoins rester conjecturales dans la mesure où nous ne disposerons probablement jamais de moyens de vérification formelle pour les échelles de temps longs. Il est donc essentiel de réunir le maximum d'informations collectables afin de les recouper : c'est l'intérêt et la force des approches multi-proxys. Dans le cas de notre étude, la géochimie révèle qu'un changement majeur de la structure des écosystèmes boréaux s'est manifestement opéré autour de 4500-4000 ans cal. BP selon les bassins versants étudiés. Les

investigations sur les assemblages polliniques menées parallèlement à ce projet de thèse et dans les mêmes sites d'étude permettront de confirmer ou d'infirmer les déductions proposées ici.

Selon une étude récente de Davies et al. (2018), la paléoécologie est une source importante d'informations sur la résilience des écosystèmes dans la mesure où elle apporte des éléments de réponse aux questions suivantes : « Comment les héritages des écosystèmes passés ont-ils affecté la structure, la dynamique et la résilience des écosystèmes contemporains ? », « Quels sont les facteurs qui rendent les systèmes plus résilients aux changements ? », « Comment les processus lents influencent-ils les transitions d'un état stable à l'autre ? ». Les résultats de cette thèse s'inscrivent complètement dans cette démarche. En effet, les investigations géochimiques ont apporté une dimension mécanistique additionnelle et complémentaire pour la reconstitution des dynamiques écosystémiques. Elles ont permis d'engager un raisonnement sur les processus de flux de matière en fonction des propriétés physiques, et donc structurelles, des écosystèmes. Les liens dégagés entre la densité des peuplements forestiers, les caractéristiques physico-chimiques de leur sol et l'accumulation de matière organique (MO) ont démontré que les pessières à lichens (LW) et les pessières à mousses (MF) ont des cycles nutritifs bien distincts. Cela se traduit bien par des variations en termes de concentrations des nutriments minéraux principaux, comme les cations dits « basiques² », et en particulier Ca^{2+} et Mg^{2+} . Les variations dans la productivité des écosystèmes ont également des implications importantes en termes de stockage de carbone, à la fois pour les considérations en aménagement forestier, pour la régulation du climat et pour l'étude des bassins versants. Les marqueurs de la MO d'origine terrestre dans les sédiments, comme le ratio C:N ou le taux d'accumulation de carbone ont ainsi constitué des outils paléoécologiques pertinents pour notre étude, comme indiqué par leur utilisation commune en paléolimnologie (Meyers, 1997 ; Castañeda & Schouten, 2011 ; Ferland et al., 2014).

Conformément à nos suppositions basées sur la composition géochimique des podzols et sur les propriétés de la cristallinité du fer (Fe) et de l'aluminium (Al) comme indicateurs de développement du sol (Ewing & Nater, 2002, Mourier et al., 2010 ; Li & Richter, 2012), les complexes organométalliques se sont révélés être de puissants outils pour distinguer les LW et les MF. L'étape de comparaison sols-sédiments a permis d'établir des hypothèses fortes sur les processus de transfert dépendant directement de la structure des écosystèmes. Nos résultats sont parfaitement cohérents avec les mécanismes et explications proposées par Ewing & Nater

² De l'anglais *base cations*, i.e. cations « de base » du sol.

(2002). Ces auteurs révèlent en effet que le Fe et l'Al sont des métaux répondant aux processus d'érosion lente, dont la présence dans les sédiments dépend de la perméabilité des écosystèmes et implique un lessivage important et une acidification des sols. La concentration des oxydes de Fe et Al des sols et des sédiments dépend donc logiquement de la structure de l'écosystème forestier. Les différences de comportement entre les oxydes de Fe et d'Al dans les sédiments pourraient être dues au fait que les oxydes de Fe sont plus sensibles aux conditions d'oxydo-réduction (contrairement aux oxydes d'Al) qui peuvent varier en fonction des saisons et des paramètres physico-chimiques des lacs (Ewing & Nasser, 2002). Additionnellement, les meilleurs enregistrements sédimentaires rapportés dans les écosystèmes bien drainés en font des marqueurs intéressants pour l'étude des changements de structure des écosystèmes, mais aussi des variations climatiques qui peuvent *a fortiori* impacter les apports de matière, au cours de l'Holocène. L'étude précurseur de Mourier et al. (2010) avait d'ailleurs déjà identifié des variations de concentration d'espèces oxydées de Fe et Al complexées dans les dépôts sédimentaires comme indicateurs de la podzolisation et de l'érosion progressives des sols pendant les processus de pédogénèse dans des écosystèmes alpins. Ces auteurs ont par ailleurs mis en évidence des changements bruts qu'ils supposent liés à une transformation du couvert végétal ou à des changements de régime de perturbations.

Si au cours de ce projet, il n'a pas été possible d'identifier de « signature » géochimique permettant de discriminer à coup sûr les LW des MF, à la fois dans les sols et les sédiments, c'est le cumul et la complémentarité des différents éléments prospectés qui ont permis d'obtenir suffisamment de clés pour reconstituer une histoire cohérente et plus complète des sites d'étude. Ces travaux de thèse encouragent donc les futures recherches à (i) développer l'utilisation des proxys biogéochimiques pour les études paléoécologiques, et (ii) à concentrer les études paléoécologiques, en multipliant le nombre de proxys utilisés, autour de la période 5000-3000 ans dans la zone de transition entre LW et MF au nord du Québec pour préciser les mécanismes d'ouverture de la pessière boréale, et en particulier les variations climatiques. À terme, l'ensemble des résultats obtenus pourrait être couplé aux approches de modélisation, pour alimenter leurs entrées et obtenir une vision intégrée des patrons de végétation régionaux passés, présents et futurs (Scheffer et al., 2012).

Enfin, la géochimie pourrait constituer une source de nouveaux proxys, alternatifs ou additionnels à l'analyse des charbons sédimentaires pour reconstituer l'histoire des paléo-feux. Il est effectivement attribué et reconnu de nombreux biais et limites à l'analyse des charbons, comme la difficulté à discriminer les paléo-feux locaux et régionaux, la (non-)représentativité

des analyses réalisées sur une seule séquence sédimentaire ou dans un site unique, les différents paramètres choisis lors des reconstitutions ou l'absence d'une méthodologie d'analyse universelle (Oris, 2014 ; Halsall et al., 2018). Des études récentes ont montré que des éléments comme le $\delta^{15}\text{N}$, le levoglucosan, le mannosan, le galactosan ou les molécules d'hydrocarbone polycycliques aromatiques (PAHs - *polycyclic aromatic hydrocarbons*) pouvaient constituer des indicateurs alternatifs de la biomasse brûlée (Conedera et al., 2009 ; Dunnette et al., 2014 ; Kirchgeorg et al., 2014 ; Battistel et al., 2017). Développer l'utilisation de ces proxys nécessite de travailler à une résolution temporelle fine dans les séquences sédimentaires. Dans le cas de notre étude, le rassemblement de plusieurs centimètres de profondeur pour réunir une quantité de matière suffisante à la réalisation des analyses géochimiques a constitué une limite certaine pour cette prospection.

Bien que la géochimie des sédiments dépende de nombreux facteurs et apports, et résulte de la superposition de plusieurs signaux, les connections entre tous les processus permettent de détecter des changements. Une rupture majeure dans la géochimie sédimentaire est nécessairement synonyme d'un changement dans le système climat-feu-végétation, comme nous l'avons observé.

5.2 RÔLE DES INTERACTIONS CLIMAT-FEU-VÉGÉTATION DANS LA RÉSILIENCE DES ÉCOSYSTÈMES FORESTIERS BORÉAUX

Finalement, les résultats de nos travaux permettent de dégager une synthèse éclairée et de compléter la compréhension fondamentale des interactions réciproques dans le système climat-feu-végétation en forêt boréale au cours du temps. La mise en évidence de l'importance des cycles géochimiques dans le maintien des équilibres écosystémiques permet en effet d'y ajouter une dimension mécanistique (Figure 5.1).

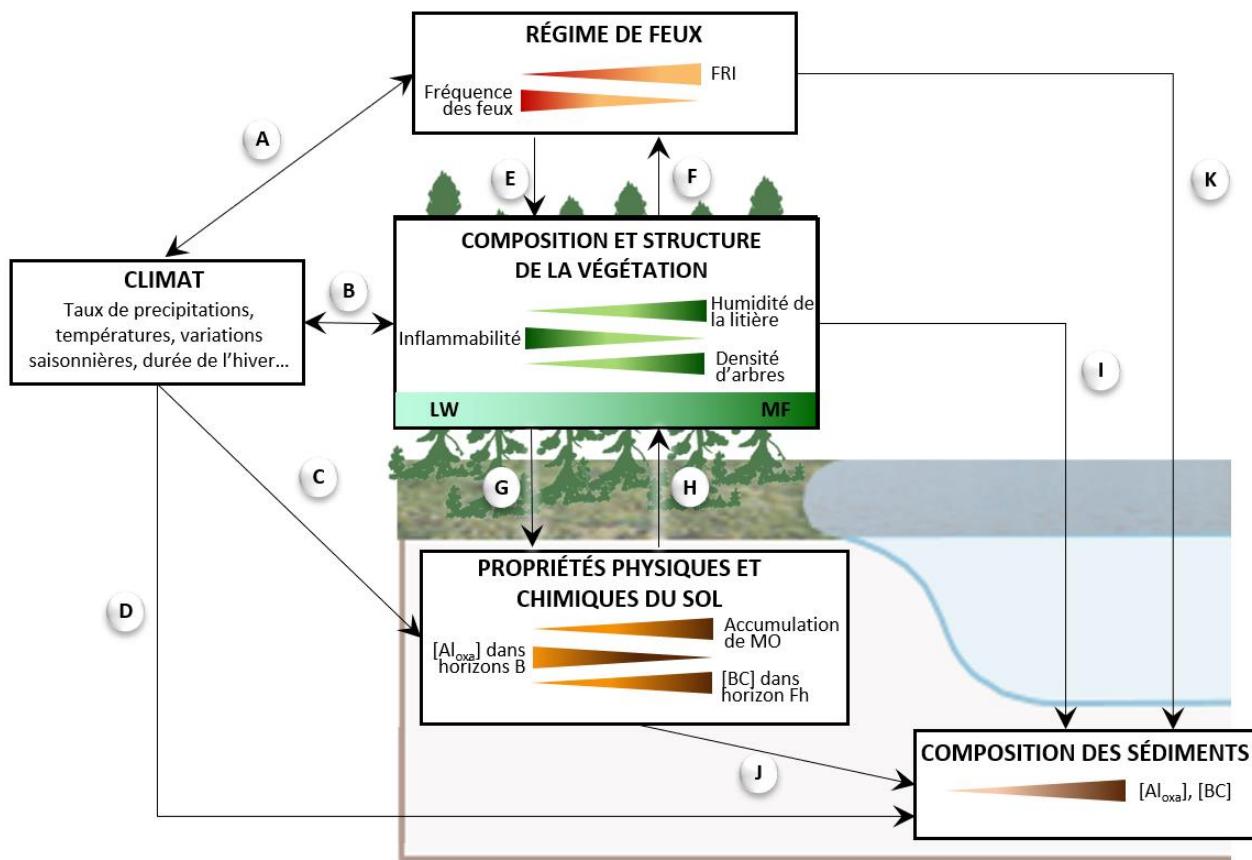


Figure 5.1 Schéma synthétique des interactions réciproques au sein du système climat-feu-végétation et de leurs impacts sur les propriétés physico-chimiques du sol et des sédiments. FRI=Intervalle de retour de feux. MO=matière organique. [Al_{oxa}]=concentration des oxydes d'Aluminium. [BC]=concentration des cations basiques (Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^{+} , K^{+}). Les flèches et lettres correspondent aux différentes interactions, détaillées au paragraphe 5.2.1.

5.2.1 ÉQUILIBRE DU SYSTÈME CLIMAT-FEU-VÉGÉTATION

Le climat, la durée des saisons et les conditions météorologiques influencent les patrons de feux, leur fréquence, leur intensité et leur sévérité (Figure 5.1, flèche A) (Johnson, 1996 ; Dale et al., 2001 ; Ali et al., 2012). En effet les facteurs climatiques ont des conséquences sur les capacités d'initiation et de propagation des feux dans la mesure où ils influencent la composition, la structure et les propriétés d'inflammabilité de la végétation. Les conditions de propagation sont par exemple plus favorables lorsque la biomasse combustible est sèche, accessible et continue (e.g. non couverte de neige), en présence de vent ; sous condition d'initiation par un événement déclencheur (e.g. la foudre) (Jonhson, 1996 ; Weber & Flannigan, 1997). En retour, les activités de feux peuvent aussi avoir des conséquences sur le

climat *via* les émissions de gaz à effets de serre (GES) et la réduction de la biomasse séquestratrice que la combustion engendre (flèche A) (Kurz et al. 1995 ; Randerson et al., 2006 ; Flannigan et al., 2006). À court terme, la fumée est également promotrice de nouveaux départs de feux par la foudre, et réduit les précipitations (Lyons et al. 1998 ; Rosenfeld, 1999 ; Flannigan et al., 2006). Enfin, le rôle de la végétation dans la régulation du climat, tant en termes de flux d'eau et de carbone que de rugosité et d'albédo, est un service écosystémique bien connu (flèche B) (Costanza et al., 1997 ; Bonan, 2008).

Les conditions climatiques ont également des impacts directs sur les écosystèmes (flèche B) *via* la productivité ou les conditions de régénération des espèces (Churkina & Running, 1998 ; Boisvenue & Running, 2006). Et enfin, elles alimentent et régulent les flux du système hydrologique, ce qui impacte les transferts horizontaux et verticaux de matière dans le bassin versant (Hope et al., 1994). Par relation de cause à effet, les conditions climatiques ont des conséquences sur le développement, la composition géochimique et les propriétés physiques des sols (flèche C) et des sédiments (flèche D), justement observées dans les chapitres 2 et 3 de cette thèse.

Le régime des feux a un rôle crucial dans la régénération des écosystèmes et la dynamique des successions (flèche E) (Ryan, 2002 ; Archibald et al., 2018), en particulier en forêt boréale (Johnson, 1996). En retour, le type d'écosystème, l'inflammabilité, l'adaptabilité ou la résistance aux perturbations des espèces constitutantes, la densité de végétation et les conditions environnementales induites (e.g. d'humidité), influencent le régime des feux et ses caractéristiques (flèche F) (Lynch et al., 2004). Des processus d'adaptation d'espèces à des régimes de feux spécifiques qu'elles entretiennent en retour ont ainsi été mis en évidence à plusieurs reprises (Archibald et al. 2018). Par exemple, dans le cas des LW, la faible densité d'arbres est propice à la pénétration de la lumière et à la circulation de l'air. Sans compétition pour la lumière, les branches basses des arbres peuvent se développer, et l'absence d'humidité en fait du matériel facilement inflammable (Scheffer et al., 2012). Ces écosystèmes sont donc en équilibre avec des cycles de feux courts. Au contraire, dans les MF, l'humidité ambiante et la densité des arbres peut constituer un obstacle à la propagation du feu, elles sont en équilibre avec des cycles de feux plus longs. Girardin et al. (2013a) ont également démontré que les interactions entre feux et végétation en forêt boréale seraient fortement modifiées si les forêts conifériennes du sud (MF) étaient remplacées par des forêts feuillues ou mixtes comme celles actuellement localisées encore plus au sud.

Enfin, nos travaux et d'autres études soulignent l'importance des interactions réciproques entre les propriétés physico-chimiques du sol et la structure et la composition des écosystèmes (flèches G et H) (Bastianelli et al., 2017 ; Willis et al. 1997 ; Kardol, et al., 2006 ; Van der Putten et al., 2013). Les transferts de matière du sol aux sédiments par le réseau hydrologique de surface (flèche I) et par les réseaux souterrains (flèche J) permettent un enregistrement géochimique des conditions terrestres dans les dépôts lacustres (Mourier et al., 2010). Les impacts des feux sur les écosystèmes sont aussi enregistrés dans les sédiments au moyen de dépôt de cendres, charbons et par effets indirects sur la géochimie. Pendant les épisodes de feux, les éléments les plus légers sont préférentiellement volatilisés, ce qui peut résulter en un enrichissement des dépôts sédimentaires en éléments lourds (Certini, 2005 ; Dunnette et al., 2014). L'érosion accrue pendant les épisodes sévères constitue aussi des apports supplémentaires de matériel minéral (Leys et al., 2016).

5.2.2 SYSTÈME CLIMAT-FEU-VÉGÉTATION À L'ÉCHELLE DU PAYSAGE

A plus large échelle, il existe aussi des relations et un entretien des écosystèmes au niveau des paysages. Que cela soit pour la propagation des feux ou les capacités de régénération (e.g. approvisionnement en graines), la continuité des écosystèmes et les types de peuplements voisins sont importants. Les mêmes mécanismes d'interactions entre climat, feu et végétation mis en évidence à l'échelle d'un bassin versant s'appliquent aux paysages et expliquent l'existence, dans une zone homogène, de grands domaines bioclimatiques, plutôt qu'un éparpillement de petits patchs de différents écosystèmes. La mosaïque des peuplements au sein des domaines bioclimatiques est en réalité le fruit de discontinuités topographiques, induisant des conditions environnementales localement différentes. En effet, Johnstone et al. (2010a) concluent que les changements dans le régime de feux n'affectent pas les peuplements de la même façon au sein des paysages en fonction des conditions abiotiques et de la position des sites, dont certains peuvent être relativement protégés des effets d'une augmentation de la fréquence ou de la sévérité des feux (Kane et al., 2007). Ils suggèrent que les pessières sont plus susceptibles de changer de trajectoire de successions là où elles sont plus vulnérables. Ceci s'inscrit en parfait accord avec nos observations concernant les histoires de végétation des sites autour des lacs Adele (LW au sein d'une matrice MF) et Arthur (MF au sein d'une matrice LW) en fonction de leur exposition, plus ou moins protégée des feux.

A l'échelle des paysages, comme à l'échelle de l'écosystème, un changement dans le cycle d'interactions climat-feu-végétation est donc susceptible d'entraîner une rupture d'équilibre.

Ces considérations peuvent aider à estimer les changements de paysages dans les conditions futures.

5.3 CAS APPLIQUÉ DE L'OUVERTURE DE LA PESSIONÈRE BORÉALE

5.3.1 RÔLE DES FEUX ET DÉFAUT D'HÉRITAGE

Si nous avons démontré qu'un changement de la fréquence des feux coïncidait parfaitement avec un changement de structure des écosystèmes forestiers autour de 4500-4000 ans cal. BP, le précepte « *Cum hoc ergo propter hoc* »³ (i.e. la corrélation n'implique pas la causalité) nécessite de rester prudent sur les conclusions des mécanismes directs causes-conséquences (Vigen, 2015). En effet, les processus d'interactions entre climat, feu et végétation impliquent que les causes de l'ouverture de la pessière boréale résident, en sus de l'augmentation de la fréquence des feux, en une combinaison de facteurs tous concordants, ayant mené à des accidents de régénération et à une stabilisation des pessières ouvertes au début de l'époque du Néoglaciaire (*ca.* 4000-3500 ans cal. BP). Une explication intégrée suggérerait que les conditions climatiques du Néoglaciaire (Viau & Gajewski, 2009) auraient été défavorables au rétablissement et à la croissance de peuplements denses, assoyant ainsi la stabilité de peuplements de faible capacité régénérative. Ceci est encore cohérent avec l'étude de Johnstone et al. (2010a), qui montre que le recrutement et la germination post-incendie des semis d'épinettes noires en forêt boréale (Alaska) sont fortement liés aux conditions environnementales des sites, e.g. favorisés dans les sites humides dont la densité d'arbres pré-feux est élevée. Dans le cas de la transition MF/LW, cela est particulièrement renforcé par la mise en place de la strate de lichens et par tous les processus de relations réciproques entre sol et végétation qui ont pérennisé l'établissement des LW (Pacé et al., 2018b ; Mallik & Kayes, 2018).

Aussi, la mémoire écologique des écosystèmes dépend de deux types d'héritage : informatif et matériel (Johnstone et al., 2016). Les traits adaptatifs des espèces sont un héritage adaptatif tandis que la structure de l'écosystème, avec ses paramètres biotiques et abiotiques (e.g. graines, nutriments, conditions microclimatiques induites), est un héritage matériel après perturbation. Si le maintien des héritages au cours du temps est une condition inhérente à la résilience des écosystèmes, les propriétés héritées peuvent être diminuées ou perdues,

³ « avec ceci, donc à cause de ceci », en latin

entraînant ainsi une « dette de résilience ». Dans le cas de l’ouverture de la forêt boréale, c’est une perte d’héritage matériel qui est à l’origine de la transition de MF à LW et un entretien des héritages matériels et adaptatifs propres aux LW qui permet leur maintien.

Nos résultats suggèrent ainsi que la transition de MF à LW se fait de façon non graduelle à l’échelle locale (e.g. site ou bassin versant). Au contraire, comme tout est inter-corrélaté, le basculement de MF à LW se fait rapidement. En revanche, la transition peut paraître plus progressive à l’échelle du paysage (e.g. région ou domaine bioclimatique), dans la mesure où tous les écosystèmes doivent, localement, subir des accidents de régénération. Si comme Scheffer et al. (2012) l'estiment, les conditions en LW sont plus favorables à la propagation des feux (par leur ouverture propice à la circulation de l'air et les propriétés plus sèches du combustible), l'augmentation de la proportion de LW dans une région pourrait entraîner une plus grande continuité des peuplements de LW et donc une progression exponentielle de l'ouverture au cours du temps à l'échelle du paysage (Figure 5.2). Cette propagation du feu facilitée dans les peuplements ouverts est pourtant remise en question par les observations de Héon et al. (2014) qui montrent que la diminution de la quantité d'arbres et donc de combustible pourrait diminuer la fréquence, ou à minima la sévérité, des feux. Quoiqu'il en soit, l'augmentation de la fréquence des feux entraîne une augmentation de la proportion de peuplements jeunes, alors probablement plus sujets aux accidents de régénération (Héon et al., 2014), ce qui pourrait aussi contribuer à l'ouverture du paysage de manière exponentielle. D'ailleurs, les observations de Girard et al. (2008) montrent que l'ouverture actuelle (1950-2002) du paysage se fait effectivement selon une relation exponentielle en fonction de la latitude (i.e. de la proportion de LW -matérialisant l'ouverture- initiale du milieu). Cette propension à l'ouverture du milieu amène à se poser la question du caractère réellement alternatifs des états stables MF et LW.

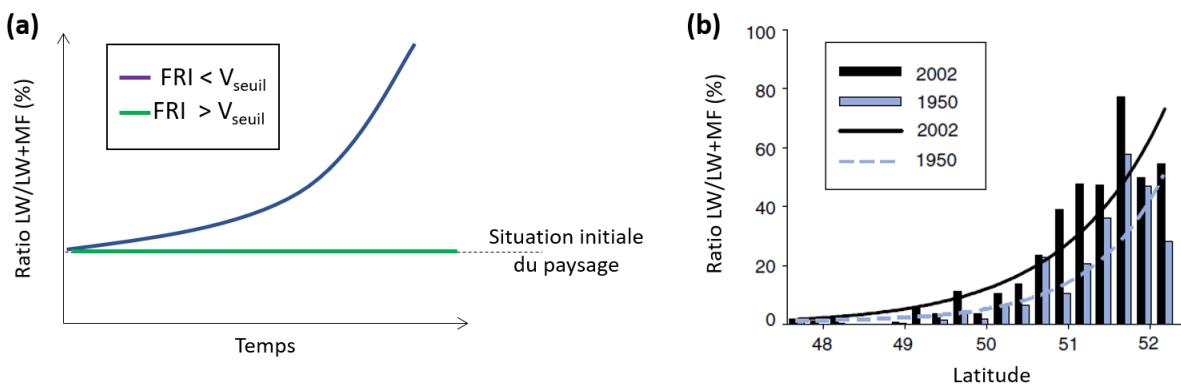


Figure 5.2 Ouverture de la pessière boréale à l'échelle du paysage. (a) Interprétation de la dynamique de l'ouverture de la pessière boréale (ratio LW/LW+MF) au cours du temps en fonction du régime de feux. V_{seuil} = valeur seuil de l'intervalle de retour de feux (FRI) en dessous de laquelle des accidents de régénération entraînent un passage de la MF à la LW (<30 ans ?). (b) Figure issue de Girard et al. (2008) présentant l'ouverture de la forêt boréale à l'est du Canada entre 1950 et 2002 en fonction de la latitude.

5.3.2 LES MF ET LES LW : DES ÉTATS ALTERNATIFS STABLES ?

Selon Scheffer et al. (2001), trois aspects doivent être vérifiés pour définir des configurations écosystémiques comme étant des états alternatifs stables (EAS) : (i) l'existence de différences dans la structure et la composition des écosystèmes, (ii) l'identification de shifts, souvent déclenchés par des événements stochastiques, (iii) la nature des mécanismes et interactions qui permettent le maintien des états stables : ils doivent être d'ordre biologiques, physiques et chimiques. Nos travaux permettent sans équivoque de confirmer les conditions (i) et (iii) et vérifient la condition (ii) dans le sens de la transition MF vers LW. Il semblerait néanmoins que la transition soit difficilement réversible. Elle n'a encore jamais été observée (Payette et al., 2000, Côté et al., 2013), et nos études au lac Adele montrent qu'alors que ce site est niché dans une matrice de MF (avec des peuplements voisins pouvant fournir des semis importants), sa transition en LW n'a pas été inversée depuis 4000 ans, et cela même durant des périodes de diminution de l'activité de feu.

Une re-densification locale de la forêt boréale nécessiterait la reconstitution d'un pool de graines conséquent, dont la germination et la croissance devraient être très efficaces malgré un milieu ouvert, des conditions nutritives pauvres, une inhibition par la strate lichénique, dans un contexte de régime de feux peu fréquents et de conditions climatiques favorables. Des expériences interventionnistes de plantations locales en LW pourraient éventuellement permettre d'observer si les écosystèmes ainsi redensifiés sont effectivement capables de se

maintenir dans le temps (Mansuy et al., 2013 ; Tremblay et al., 2013 ; Hébert et al., 2014). Néanmoins, ces opérations nécessitent du temps, en particulier si l'on espère en observer la pérennisation, et ne garantissent pas le caractère réellement *alternatif* des deux états tant que cette régénération n'est pas observée naturellement. Selon Beisner et al. (2003), l'arrêt des perturbations ayant mené à la transition d'un EAS vers l'autre ne s'accompagne généralement pas du retour au précédent EAS dans les conditions initiales, en raison de l'hystéresis des EAS. Pour ces auteurs, la démonstration de la coexistence d'au moins deux états stables dans des conditions similaires est suffisante à la caractérisation d'EAS. Les LW et MF sont des cas exemplaires semblant montrer le caractère hystérique des EAS, qui implique des chemins, énergies, facteurs et conditions différents pour le passage de l'un à l'autre. La transition est ici clairement plus probable dans un sens. Finalement, selon la définition que l'on considère, les LW et les MF sont des états en équilibre, dont peut-être seule la forme LW serait une alternative naturelle à la MF dans des conditions environnementales similaires.

Il existe effectivement des états stables dont le passage de l'un à l'autre est difficilement réversible, voir irréversible (Folke et al. 2004). Cela peut être le cas si une ou plusieurs espèces, indispensables au maintien d'un état, disparaissent en raison de stress ou de perturbations. Par exemple, Zimov et al. (1995) montrent que l'abandon d'une région boréale en Sibérie par la mégafaune (mammouths, bisons, chevaux, caribous) à la transition Pléistocène/Holocène a entraîné un changement entre les deux EAS que sont la steppe-prairie et la toundra arbustive. La capacité de retour est largement compromise par le défaut d'héritage matériel fourni par l'écosystème en place. C'est dans une moindre mesure une des interprétations qui peut être faite du cas des LW dont le défaut de régénération fournit un héritage insuffisant à une éventuelle re-densification des peuplements. A moins d'apports exogènes, soit régionaux, soit par des actions anthropiques de restauration, le caractère alternatif des états stables MF et LW pourrait être unidirectionnel. Il serait également intéressant de vérifier si l'absence de la strate lichénique (par extinction ou élimination) peut compromettre la stabilité des LW et faciliter la transition dans le sens LW-MF.

Enfin, Scheffer et al. (2012) notent que les forêts boréales sont plus fréquemment observées sous trois configurations de densités de couvert (~20%, ~45% et ~75%), et proposent que les autres configurations soient instables (~10%, ~30% et ~60%). Il pourrait alors exister un troisième EAS non observé dans notre zone d'étude. Par relation de proportionnalité à partir des surfaces terrières de nos sites, les MF correspondraient à un couvert de 75% (~15-25 m²/ha) et les LW actuelles à un couvert de 30-50% (~8-10 m²/ha). S'il existe un état stable à 20% de

couvert, il est légitime de se demander si un basculement vers des pessières encore plus ouvertes que les LW est à craindre avec les changements de régime des feux actuels. La Figure 5.3 propose une synthèse concernant l'existence de différents EAS dans les pessières boréales au nord du Québec.

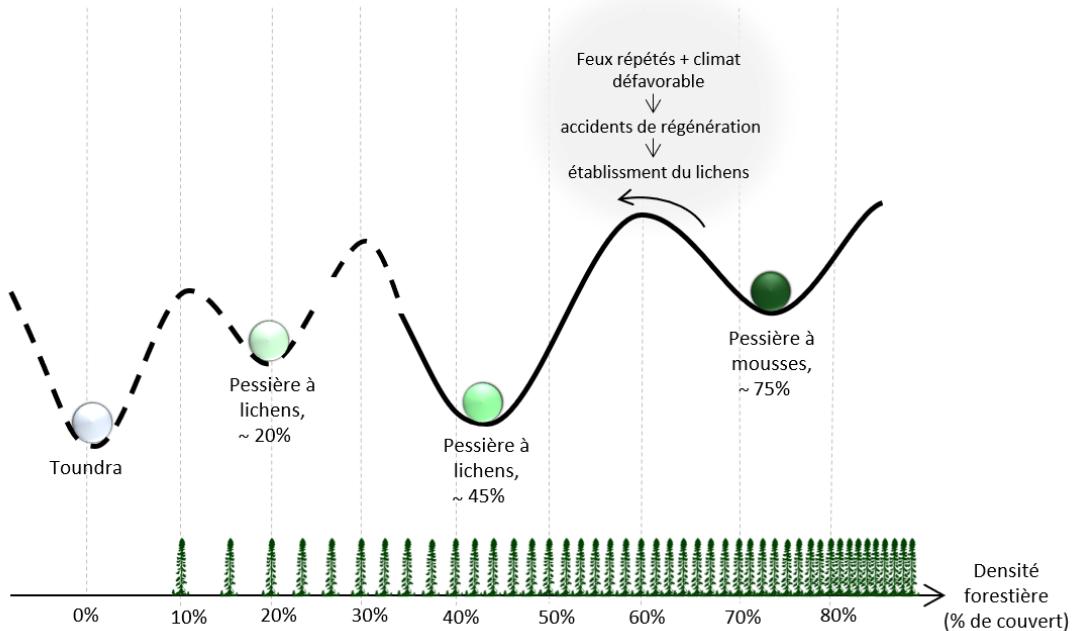


Figure 5.3 Représentation schématique des états stables et instables de la forêt boréale au nord du Québec. Diagramme basé sur l'interprétation des résultats de cette thèse et les configurations identifiées par Scheffer et al. (2012).

Ainsi, la compréhension des mécanismes de transition des EAS, de leur caractère hystérétique, et des héritages qui garantissent la résilience des écosystèmes (ou leurs défauts qui induisent des dettes de résilience) est fondamentale pour la gestion des EAS (Beisner et al., 2003 ; Johnstone et al., 2016). Les scientifiques et gestionnaires doivent travailler en synergie pour anticiper les effets des perturbations qui pourraient provoquer des changements brutaux dans les écosystèmes forestiers en équilibre et compromettre leur résilience.

5.3.3 PROJECTIONS FUTURES

La région boréale se réchauffe deux fois plus vite que la moyenne mondiale (IPCC, 2007, 2014). Aussi, le dernier rapport du GIEC⁴ (2014) témoigne d'une augmentation récente des

⁴ Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (IPPC en anglais)

températures annuelles moyennes de +1.5°C en forêt boréale, qui pourrait s'amplifier de +4 à +11°C sous un scénario de réchauffement planétaire moyen de 4°C (World Bank, 2014). Dans ce contexte, la forêt boréale pourrait alors gagner du terrain aux hautes latitudes au détriment de la toundra (Gauthier et al., 2015).

De plus, la distribution géographique des domaines climatiques change plus vite que la vitesse de migration des espèces (McKenney et al., 2007). Sous une augmentation des températures et de la longueur de la saison de croissance, et sous un climat plus sec, un dépérissement plus étendu des peuplements forestiers boréaux est à prévoir (Gauthier et al., 2015). La transformation des forêts fermées en forêts ouvertes moins productives en est une conséquence directe. Ainsi, les projections selon différents scenarii climatiques indiquent que les futures forêts boréales devraient stocker moins de carbone, voir passer d'un statut de puits à celui de source (Kurz et al., 2013 ; Bradshaw & Warkentin, 2015). Wu et al. (2017) montrent que si aujourd'hui la composition de la végétation des forêts boréales est principalement influencée par le climat, l'augmentation future des températures dans un scenario de +1.5°C (par rapport aux température moyennes préindustrielles), devrait renforcer l'importance du régime des feux sur cette composition, en faisant le facteur d'influence dominant. Plusieurs études prévoient en effet qu'en réponse aux changements de climat, les feux en forêt boréale canadienne seront plus fréquents (Girardin & Mudelsee, 2008 ; Wotton et al., 2010 ; Bergeron et al., 2011) et que la surface brûlée augmentera (Flannigan et al., 2009).

Outre les risques de feux, les changements climatiques sont susceptibles d'apporter d'autres modifications majeures, perturbations et sources de stress aux écosystèmes boréaux :

- Le réchauffement climatique est favorable à l'expansion de certains insectes ravageurs et à la propagation de maladies dans des zones fragiles et pour lesquels les futures espèces hôtes n'ont pas développé de résistance. Les interactions ou successions de perturbations pourraient aussi s'accumuler et compromettre la résilience des forêts (Volney & Flemming, 2000, Dale et al., 2001).
- En parallèle, l'augmentation de la population mondiale augmentera les besoins en produits forestiers ligneux et non ligneux. Aussi, le renforcement de la production et de l'exploitation de biens forestiers devra se faire en garantissant la persistance des services forestiers.

5.4 IMPLICATIONS POUR L’AMÉNAGEMENT ET PERSPECTIVES

5.4.1 DÉFINIR LA SANTÉ DES ÉCOSYSTÈMES

Lorsque l’on réfléchit à l’aménagement futur des forêts face aux changements actuels, il est nécessaire de définir les objectifs de gestion pour orienter la gouvernance environnementale. Une première considération repose sur la définition apportée à la santé des écosystèmes (Trumbore et al., 2015 ; Gauthier et al., 2015). En effet, les mesures et décisions ne sont pas les mêmes selon l’angle et la perception que l’on adopte : qu’est-ce qu’un écosystème en « bonne santé », que souhaite-t-on maintenir, pourquoi et pour qui ? Dans le cas de la pessière boréale cela revient à se demander si un état est plus « désirable » que l’autre, pourquoi et pour qui ? Considérer que l’ouverture de la forêt boréale est une problématique écologique et économique en termes de production de bois et de stockage carbone est anthropocentré, tandis qu’il est possible qu’elle ait des avantages pour d’autres organismes et développe d’autres services. La LW constitue par exemple un habitat et une source de nourriture pour les caribous (Payette & Delwaide, 2018), et l’augmentation de l’albedo, due à son expansion, pourrait avoir des effets de contrebalancement sur le réchauffement climatique (Bala et al., 2007 ; Bernier et al., 2011).

Il existe ainsi différentes approches lorsque l’on considère la santé des écosystèmes, dites anthropocentrique (autour de l’homme), écocentrique (avec l’homme) et biocentrique (sans l’homme). Une approche anthropocentrique définit nécessairement la santé des écosystèmes de façon utilitaire pour les populations humaines. Elle prône une gestion interventionniste centrée sur la pérennisation des écosystèmes et des services rendus reconnus comme étant les plus « utiles », pour la durabilité des ressources naturelles, dans le but d’assurer leur renouvellement et de garantir des conditions et une qualité de vie aux générations futures similaires à celles dont nous avons hérité. S’il est en effet nécessaire de trouver des compromis de gestion pour concilier le développement des sociétés humaines et la résilience des écosystèmes (Steffen et al., 2015), une vision écocentrique de la conservation se place plutôt dans le cadre où l’on souhaite que la résilience des forêts boréales soit garantie, à la fois pour l’homme (maintenance des fonctions et des services écosystémiques fournis) et avec le moins de modifications possibles par rapport à la dynamique naturelle. Enfin la vision biocentrique considérerait que l’ouverture de la forêt boréale pourrait être un non-problème, si les LW sont reconnues comme des états stables et résilients, donc en « bonne » santé naturellement.

Ces pragmatismes s'associent donc à différentes stratégies d'intervention et de gestion comme les différences entre préservation et conservation de la nature, et de définition d'indicateurs de santé des écosystèmes alors soit écosystémiques, soit utilitaires (Trumbore et al., 2015). Nous argumentons ici que les mesures prises doivent l'être dans le cadre d'une approche écocentré sur le maintien de la résilience et des fonctions des écosystèmes forestiers et des paysages (Scheffer et al., 2001). Alors que les approches se référant à la stabilité reposent sur des interventions entraînant le moins de fluctuations possibles par rapport à l'état d'équilibre, les approches par la résilience considèrent les interventions comme des perturbations suffisamment raisonnées pour que l'écosystème puisse persister (Holling, 1986). L'objectif de ces dernières vise à ce que les ressources puissent se renouveler sans risque d'extinction ou de basculement vers un autre état d'équilibre, sur des échelles de temps plus longues, et des échelles spatiales plus larges (régionales plutôt que locales). Evidemment les gestionnaires doivent intégrer dans leurs plans d'aménagement les événements stochastiques et les potentielles perturbations externes auxquelles les interventions se superposent pour garantir que ces superpositions ne soient pas responsables d'un effondrement (Bergeron et al., 2006 ; Drever et al., 2006 ; Girardin et al., 2013b).

5.4.2 VERS UN AMÉNAGEMENT ÉCOSYSTÉMIQUE ET ÉCOCENTRÉ DES FORÊTS BORÉALES

La gestion écocentrale des ressources dans les forêts boréales fait face à une ambition dichotomique dans la mesure où elle cherche à garantir une production soutenue de produits forestiers commerciaux et la conservation de la biodiversité, des fonctions et des dynamiques naturelles. Au Canada, l'aménagement forestier écosystémique (AFE) prétend répondre à cette ambition en promouvant une approche qui s'inspire des perturbations naturelles (Gauthier & Vaillancourt, 2008). Il repose sur le précepte selon lequel les approches de gestion qui favorisent l'établissement, la maintenance et la dynamique de paysages dont la composition et la structure sont similaires à ceux des écosystèmes en dynamique naturelle, leur permettent vraisemblablement d'assurer les mêmes fonctions écologiques (Attiwil, 1994 ; Gauthier et al., 1996 ; Bergeron et al., 2004). Il s'agit ainsi d'une vision multifonctionnelle de la forêt, reconnaissant le rôle écologique et intrinsèque des perturbations. Les traitements sylvicoles traditionnels (e.g. activités de régénération, récoltes, coupes partielles) sont ainsi réagencés de façon à reproduire et maintenir les processus naturels (Drever et al., 2006). L'aménagement préconisé pour les MF inclut des actions de coupes partielles permettant de conserver une continuité des habitats et d'assurer une provision de bois mort indispensable à la biodiversité,

limitant les coupes de récupération post-feu, et veillant au maintien des îlots forestiers résiduels au sein du paysage pour faciliter la régénération (Gauthier & Vaillancourt, 2008). Il est également recommandé de privilégier des peuplements d'âges et de composition irréguliers pour maximiser la diversité écologique et biologique des écosystèmes et garantir leur résilience et leur adaptativité face aux changements climatiques (Bergeron et al., 2017). Les coupes partielles sont à ce titre plus judicieuses que les coupes totales qui ont des effets homogénéisant sur la structure des forêts et se superposent aux effets négatifs des feux (Bergeron et al., 2017). L'évaluation de l'efficacité de l'AFE dans les MF peut se faire notamment grâce à des espèces indicatrices, comme le caribou forestier, la martre d'Amérique, l'avifaune, ou la faune saproxylque (Gauthier & Vaillancourt, 2008). Les LW ne font actuellement pas l'objet d'opération de gestion forestière.

Dans un contexte de forte fréquence de feux, les activités de récolte forestière rentrent en compétition avec les feux naturels sur l'utilisation de la ressource boisée. Leur maintien peut alors nécessiter un investissement fort dans des stratégies de suppression et de prévention des feux, si le choix est fait d'une favorisation d'une perturbation (récolte anthropique) par rapport à l'autre (feux naturels).

5.4.3 STRATÉGIES DE LUTTE CONTRE L'OUVERTURE DE LA PESSIÈRE BORÉALE

La gestion des écosystèmes face aux perturbations stochastiques et à larges échelles peut se faire à différentes étapes, en agissant sur le système avant perturbation, sur la perturbation elle-même, sur le système après perturbation et/ou sur le processus de récupération de l'écosystème (Dale et al., 1998).

5.4.3.1 *Agir face au risque d'augmentation des feux*

Au Canada, les politiques et mesures de gestion des feux font face au double enjeu de protection des populations et des ressources forestières face aux incendies, et de préservation des feux naturels dans la dynamique des paysages vastes de l'arrière-pays (Stocks & Flannigan, 2013). Les politiques de suppression de feux directes mises en place à cette fin coûtent ~500 millions \$CAD/an (Flannigan et al., 2009). L'augmentation de l'activité des feux amènera inévitablement ces coûts à augmenter (Hope et al., 2016), et pourrait surpasser les capacités de gestion actuelle (Podur & Wotton, 2010). En réalité, la suppression des feux à large échelle dans les régions isolées est pragmatiquement utopique pour des considérations économiques et

physiques, et est écologiquement non appropriées (Flannigan et al., 2009 ; Stocks & Flannigan, 2013). Les priorités des institutions en charge de la gestion des feux doivent donc se concentrer sur la protection des sociétés, des propriétés et des services industriels, et des services récréatifs des espaces naturels. Compte tenu des surfaces, distances, moyens matériels et humains nécessaires, l'innovation et le développement des technologies actuels pourraient apporter des espoirs pour une régulation plus efficace des feux (e.g. par des drones ou avions autopilotés), avec une meilleure connaissance des lois de propagation (Twidwell et al., 2016). Les gestionnaires et scientifiques travaillent conjointement pour prévoir l'occurrence, les impacts et le comportement des feux.

La prévention des perturbations reste néanmoins un exercice délicat. La principale difficulté dans la gestion des écosystèmes face aux perturbations émane de la nature stochastique de ces événements. La mise en garde doit ainsi être régionale et majoritairement préventive, compte tenu des risques et conséquences maintenant connus. Les outils de modélisation peuvent permettre de prioriser les zones d'intervention mais reposent toujours sur des prédictions et non des certitudes (Boulanger et al., 2014 ; Parisien et al., 2014). Un suivi accru de la dynamique actuelle des feux est donc nécessaire et doit être couplée aux efforts de modélisation et de prédictions des régimes de feux futurs, pour planifier les interventions humaines.

5.4.3.2 *Vers une gestion adaptative des états alternatifs stables*

Le cas de la gestion des états alternatifs stables est particulier : les changements climatiques et interventions anthropiques peuvent avoir des effets peu ou non perceptibles sur les écosystèmes dans la mesure où les propriétés de stabilité des écosystèmes leur permettent de rester dans un bassin d'attraction. Mais ces changements peuvent attirer les écosystèmes dans des situations plus précaires et les rapprocher des bords du bassin, ce qui fragilise leur résilience (Scheffer et al., 2001). Si une gestion par « indicateurs » paraît compliquée à l'échelle locale dans ce contexte, Scheffer et al. (2009) proposent néanmoins l'existence de signaux d'avertissement précoce (*early-warning signals*) qui pourraient permettre de déceler un risque de transition critique lorsque différents états coexistent. Mais ils soulignent la difficulté à percevoir ces « symptômes » dans les écosystèmes naturels. Selon eux, un temps de récupération de plus en plus longs d'un système suite à des perturbations, un changement dans le régime de fluctuations de certains paramètres, ou des patrons de répartition spatiale particuliers pourraient constituer des avertissements. Gérer les EAS nécessite ainsi de prendre

en compte les différents paramètres qui décrivent leur résilience en termes de latitude, réactivité, résistance, et précarité (Holling et al., 1998 ; Folke et al 2004). Une grande flexibilité et adaptabilité des mesures de gestion sont alors nécessaires pour intégrer les réponses aux événements stochastiques, c'est ce qui définit la *gestion adaptative*.

Dans le cas des pessières boréales, les changements climatiques et dans le régime de feux pourraient diminuer la résilience des écosystèmes : Scheffer et al. (2012) concluent en effet que la forêt boréale actuelle devient plus fragile, dans le sens où un shift vers un état moins dense pourrait être plus facile qu'auparavant. Cela pourrait se confirmer avec notre hypothèse sur l'ouverture exponentielle de la pessière à l'échelle du paysage (Figure 5.2). L'existence de signaux précoces interprétés à partir de la répartition spatiale et de l'influence des systèmes voisins proposés par Scheffer et al., (2009) est aussi cohérente avec cette hypothèse.

Concernant les activités forestières à intégrer dans ce contexte, la question se pose aussi de la précarité, non apparente, qui peut être induite par des actions de prélèvements ou de récolte. Si les configurations forestières dont la densité se situe entre 75 et 45% de couvert sont effectivement en équilibre instable (Figure 5.3), les coupes partielles dans des peuplements de MF peuvent être à risque, et créer des préconditions d'effondrement. Afin d'éviter les pertes de résilience, il faut donc limiter la superposition de pressions climatiques, abiotiques et anthropiques surtout dans les zones identifiées comme étant le plus vulnérables (Ministère des Ressources naturelles du Québec, 2013 ; Boucher et al., 2018). Cela signifie adapter la charge de récolte forestière, anticiper les impacts dus aux feux et atténuer les conséquences des changements climatiques. Le gouvernement du Québec a justement adopté un nouveau tracé de la limite nordique des forêts attribuables à cette fin (arrêté ministériel AM 2016-008 du 19 octobre 2016). Ce tracé, entré en vigueur en avril 2018, intègre les recommandations d'un rapport du comité scientifique d'experts (Ministère des Ressources naturelles du Québec, 2013) qui identifie des zones à exclure (Jobidon et al., 2015), notamment au niveau de la zone de transition entre les domaines de la MF et de la LW.

5.4.3.3 Perspectives pour la gestion durable des forêts boréales : vers une synergie des stratégies d'adaptation et d'atténuation des changements climatiques

Il est important de replacer les changements de végétation et de régime de feux en forêt boréale dans le contexte mondial, à la fois pour en comprendre les causes et en traiter les conséquences par et sur les changements de climat. L'ouverture de la forêt boréale pourrait s'inscrire dans un cercle vicieux, où leur ouverture entraînerait un stockage moindre de

carbone, l'augmentation des feux entraînerait des émissions supplémentaires, ce qui alimenterait le réchauffement climatique⁵, qui en retour intensifierait l'ouverture de la forêt boréale, etc. Pour contenir le système et qu'il ne s'emballe pas, il est nécessaire d'intervenir à un ou plusieurs endroits clés du cercle.

Concrètement, les stratégies à adopter pour lutter contre l'ouverture de la forêt boréale peuvent être inspirées de deux méthodes :

- Une stratégie sans intervention physique directe sur les écosystèmes impactés, reposant sur le rétablissement et le retour des processus naturels dans un rang compatible avec la résilience des forêts boréales.

Pour ce faire, il est nécessaire d'attaquer les facteurs des changements à leur base, en prenant des actions d'atténuation des changements climatiques actuels, à différentes échelles et dans différents domaines. La source problématique étant un phénomène mondial, elle doit être traitée universellement. Le principal objectif réside dans la réduction des émissions de GES, couplées à des stratégies de stockage de carbone. Des stratégies générales et communes d'atténuation du changement climatique sont ainsi proposées par les rapports du GIEC (IPCC, 2007, 2014) et par de nombreux groupements d'institutions (e.g. CCNUCC⁶) qui s'efforcent d'imposer des cadres contraignants et encouragent les engagements multinationaux : e.g. protocole de Kyoto (COP3⁷, 1997) ; accords de Paris (COP21, 2015) (UNFCCC, 1998 ; 2015). Dans le domaine forestier les stratégies d'atténuation du changement climatique concernent essentiellement le stockage de carbone, via des incitations à l'afforestation, la reforestation, ou la réduction des émissions dues à la déforestation et à la dégradation des forêts (e.g. mécanisme et projets REDD+).

Concernant le Canada, la « stratégie canadienne de développement à faible émission de gaz à effet de serre à long terme pour le milieu du siècle » présentée à la COP22 (Marrakech, 2016) vise à présenter un plan pour mettre en œuvre les objectifs internationaux prévus par l'accord de Paris (UNFCCC, 2015), notamment la limitation de la hausse des températures à 1.5°C d'ici 2100 (Art. 2) et la cible « zéro émission net » d'ici la deuxième moitié du siècle (neutralité carbone, Art. 4). Cette stratégie prévoit notamment un volet sur les forêts et souligne le

⁵ Ceci dépend des différents effets des pessières boréales ouvertes sur le climat, selon si elles sont puits ou source de carbone, et des compensations entre émission/séquestration de carbone et importance des effets d'albédo. Par exemple, Randerson et al. (2006) proposent que l'augmentation de l'albédo en raison de l'ouverture des paysages en forêt boréale compenserait les émissions, et ne serait donc pas à l'origine d'une intensification du réchauffement mondial.

⁶ Convention-cadre des Nations Unies sur les changements climatiques (UNFCCC en anglais)

⁷ COP = Conférence des Parties (de l'anglais *Conference of the parties*)

potentiel d'atténuation non négligeable du territoire forestier canadien. Elle prévoit l'amélioration de la séquestration de carbone et une diminution des émissions de GES par un changement dans la gestion des forêts, à déterminer par les provinces et les territoires. Elle propose une meilleure valorisation des bois résiduels et récoltés, une réduction de la combustion des résidus de récolte et une augmentation des plantations post-perturbation afin de stimuler la croissance. Cependant, cette stratégie ne mentionne pas les émissions liées aux feux et ne propose aucune mesure concrète, pour le moment, concernant la gestion des incendies de forêt.

Au Québec, le plan d'action 2013-2020 sur les changements climatiques du gouvernement du Québec et sa stratégie d'adaptation (2012) prévoient le suivi et la documentation des effets du changement climatique sur les forêts et leur adaptation, une démarche de gestion des risques (notamment liés aux perturbations naturelles), mais ne proposent aucune mesure pro-active d'atténuation dans le secteur forestier. Le même constat est à tirer du document de consultation « cible de réduction d'émissions de gaz à effet de serre du Québec pour 2030 » (MDDELCC, 2015).

Comme le démontre le rapport « Vegetation Fires and Global Change » de Goldammer (2015) à l'attention des institutions onusiennes, les changements et impacts des feux sur la végétation future dépendent des contextes variables dans les grandes régions mondiales. Il est difficile de généraliser nos conclusions aux autres biomes boréaux, car les méthodes de gestion, infrastructures, équipements et enjeux socio-économiques ne sont pas les mêmes en Scandinavie, en Russie, en Chine ou au Canada. Cependant un constat reste manifeste et appelle à une extrapolation globale des mesures forestières de lutte contre l'expansion des incendies et les changements climatiques : l'environnement n'a pas de frontière physique. Les émissions et dommages locaux et régionaux ont des conséquences sur les processus et leur régulation à l'échelle planétaire. Ainsi il est bien nécessaire que les pays travaillent de façon concertée pour adopter des mesures complémentaires, synergiques et concordantes pour adresser les problèmes environnementaux mondiaux.

- Une stratégie interventionniste, pour l'adaptation des écosystèmes actuels aux régimes de perturbations futurs, et pour le maintien de leur résilience, diminuant les conséquences négatives des changements climatiques.

Face à l'augmentation future de l'activité de feux, une première idée pourrait être d'agir sur l'inflammabilité des écosystèmes. La limitation de la propagation des incendies pourrait se

faire : (i) en intégrant des espèces plus résistantes aux feux qui ne facilitent donc pas sa progression, comme des espèces feuillues plutôt que conifériennes (Terrier et al., 2013) et/ou (ii) en instaurant des barrières physiques (e.g. ouvertures localisées, stratégies d'ingénierie environnementale). Cependant, l'implication de surfaces très larges en forêt boréale et leur difficulté d'accès rend la mise en pratique de telles propositions difficilement concevables. De plus, dans le cas (i), bien que les résultats de Terrier et al. (2013) proposent qu'une implantation d'espèces feuillues limiterait l'occurrence future des feux, cette mesure entraînerait une modification des écosystèmes par rapport à leur composition d'origine. Aussi, la plantation et l'introduction de nouvelles espèces nécessitent des moyens importants sans garantie de succès, prennent du temps (croissance des arbres) et pourraient avoir des effets indésirables (e.g. cas d'invasion, faible adaptation au milieu, aux perturbations et aux maladies). Dans le cas (ii), certaines méthodes d'aménagement sont effectivement connues comme moyen de défense contre les incendies, dans des pays où les surfaces sont plus petites (e.g. route forestière, discontinuité physique). Leur extrapolation sur de grandes surfaces et dans des espaces difficilement accessibles constituent une mesure physiquement non réaliste.

Il est également possible d'imaginer des stratégies pour limiter les accidents de régénération, basées sur la prévention des risques, la rétention d'îlots de semenciers résiduels, et permettre de garantir une productivité des forêts nécessaire à leur exploitation (Splawinski et al., *in review*). Ces approches demandent une gestion intensive à l'échelle du peuplement et pourraient prévoir des actions de plantations, à planifier dans des zones étant les moins à risque de brûler (pour ne pas provoquer de perte sur investissement), employant des espèces autochtones à croissance rapide. La croissance peut également être stimulée par des actions de coupes pré-commerciales (Gauthier et al., 2014) dans ces plantations ou dans des peuplements naturels sujets à exploitation, afin d'accélérer leur arrivée à maturité pour la récolte avant qu'un feu ne survienne (Splawinski et al., *in review*).

Des interventions post-perturbation d'aide à la régénération des peuplements lors de feux trop rapprochés pourraient aussi être envisagées. La plantation de semis ou une dispersion additionnelle de graines post-feux pourraient prévenir la colonisation du milieu par des lichens et encourager l'établissement de peuplements denses malgré des héritages naturellement insuffisants. Certaines études envisagent à ce titre une afforestation des LW pour compenser les émissions de GES, augmenter les capacités de stockage de carbone en forêt boréale et renforcer la résilience des écosystèmes boréaux (Mansuy et al., 2013 ; Tremblay et al., 2013 ; Hébert et al., 2014). Il est évidemment nécessaire de veiller à ce que ces interventions

d'afforestation ne soient pas annihilées par le feu en protégeant les zones concernées. Il est également nécessaire d'évaluer dans quelle mesure le stockage de carbone en forêts denses serait plus (ou moins) efficace que les propriétés d'albédo des LW pour l'atténuation du changement climatique (Randerson et al., 2006).

On ne peut que recommander, dans la mesure du possible, de mener des stratégies d'atténuation et d'adaptation du changement climatique en forêt boréale en synergie. Ces actions nécessiteraient le développement de mécanismes et d'incitations financières aujourd'hui limités (Lemprière et al., 2013 ; Moen et al., 2014), que l'on pourrait imaginer indexés sur les marchés du carbone. Des compensations financières ou des programmes de mécénat environnemental pour les stratégies de stimulation de stockage du carbone forestier pourraient être envisagés pour le biome boréal, à l'image du mécanisme REDD+ dans les pays forestiers tropicaux.

5.5 PERSPECTIVES

En conclusion, cette thèse démontre que les changements de régimes de feux actuels et passés compromettent la résilience des forêts boréales. Mais si les enseignements apportés par les expériences passées fournissent des informations importantes sur la dynamique, la stabilité et la résilience des écosystèmes forestiers, ils ne suffisent pas à appréhender le futur. Les contextes changent. Les disciplines se complétant, les collaborations scientifiques entre paléoécologues, écologues et modélisateurs sont primordiales pour adresser des recommandations d'aménagement aux acteurs forestiers et permettre l'implémentation d'une gestion adaptive et multifonctionnelle en forêt boréale. Elle doit viser l'optimisation de la résilience des écosystèmes, à l'échelle locale et à l'échelle du paysage, en maximisant leur résistance et leur capacité de récupération face à des événements à anticiper (Foley et al., 2005).

L'étude et la caractérisation d'une zone restreinte au nord du Canada, bien qu'elle apporte des éléments de compréhension sur le fonctionnement des forêts boréales, ne peut être représentative de l'ensemble du biome tant il est vaste. Les contextes régionaux sont différents et il serait très intéressant de mettre cette étude en perspective avec les dynamiques de végétation et de régimes des feux d'autres zones boréales, comme la Scandinavie ou la Russie⁸.

⁸ C'est l'un des objectifs du projet international PREReAL (Improving PREdictability of circumboREAL forest fire activity and its ecological and socio-economic impacts through multi-proxy data comparisons) (EU Horizon 2020 project), incluant plusieurs travaux en cours, dont les projets de thèse de mes collègues Gwenaël Magne (Scandinnavie) et Cheïma Bahroumi (Russie).

En effet, les influences climatiques sur le continent Eurasien sont différentes des courants auxquels est soumis le continent Nord-américain (e.g. influence des oscillations de l'Atlantique Nord – *NAO* –, ou des températures de surfaces marines – *SSTs* –) ce qui résulte en des types de feux et de végétation variables (Kneeshaw et al., 2011 ; Drobyshev et al., 2016).

Enfin, cette thèse apporte également des perspectives encourageantes pour l'utilisation de la géochimie en paléoécologie. Cette source de proxys pourrait effectivement révéler un potentiel considérable compte tenu de ses avantages techniques et méthodologiques. Les analyses géochimiques sont en effet beaucoup moins chronophages que les analyses de grains de pollen ou de charbons, et pourraient donc permettre d'obtenir des résultats plus rapidement, et de traiter un plus grand nombre d'échantillons (e.g. soit plus de carottes sédimentaires par lac, soit échantillonner plus de lacs). De plus, elles ne nécessitent pas d'expertise naturaliste dans la reconnaissance d'espèces comme pour les grains de pollens, macrorestes ou chironomides. En revanche, elles demandent d'avoir une compréhension des mécanismes physico-chimiques et biogéochimiques des écosystèmes. Elles sont également polyvalentes, puisqu'un traitement unique permet d'avoir accès à plusieurs indicateurs (e.g. la spectrométrie d'émission atomique à plasma à couplage inductif, ICP-AES, permet de doser tous les ions échangeables d'un échantillon). Il est à espérer que la généralisation de ces méthodes dans plusieurs domaines scientifiques entraîne prochainement de nouveaux progrès technologiques et permette de diminuer le coût de ces analyses (e.g. actuellement 10-15\$/échantillon pour les études de rapports isotopiques). Il faut néanmoins reconnaître l'inconvénient de la quantité importante de matière sèche nécessaire pour certaines analyses (e.g. 1g/échantillon pour les traitements au Melich III avant l'étape d'ICP-AES). Des technologies non destructrices ou moins consommatrices de matière, sont alors à privilégier, comme l'analyse par spectrométrie de fluorescence des rayons X (XRF) dont l'usage se développe de plus en plus en paléolimnologie (Tierney et al., 2005).

La force des études et la solidité des conclusions dépend finalement de l'assemblage de plusieurs preuves concordantes, tant à l'échelle méthodologique qu'à l'échelle géographique.

APPENDICE A.

SUPPLEMENTARY DATA

Chapitre 2. Boreal coniferous forest density leads to significant variations in soil physical and geochemical properties

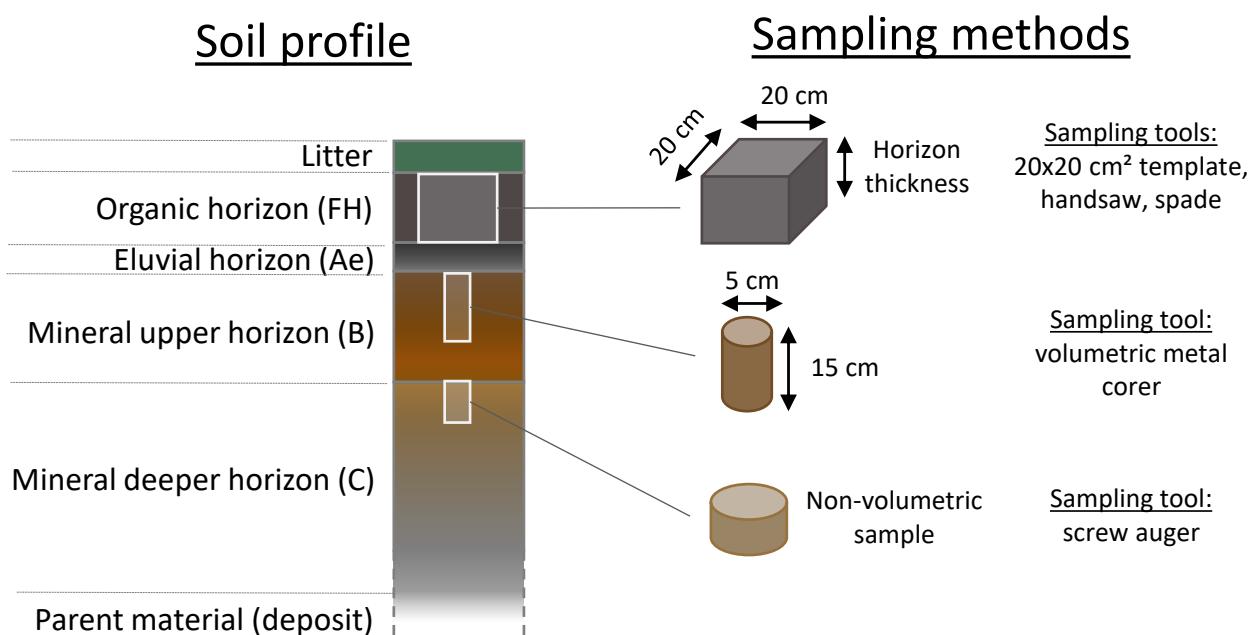


Figure S2.1 Methods for sampling individual soil horizons

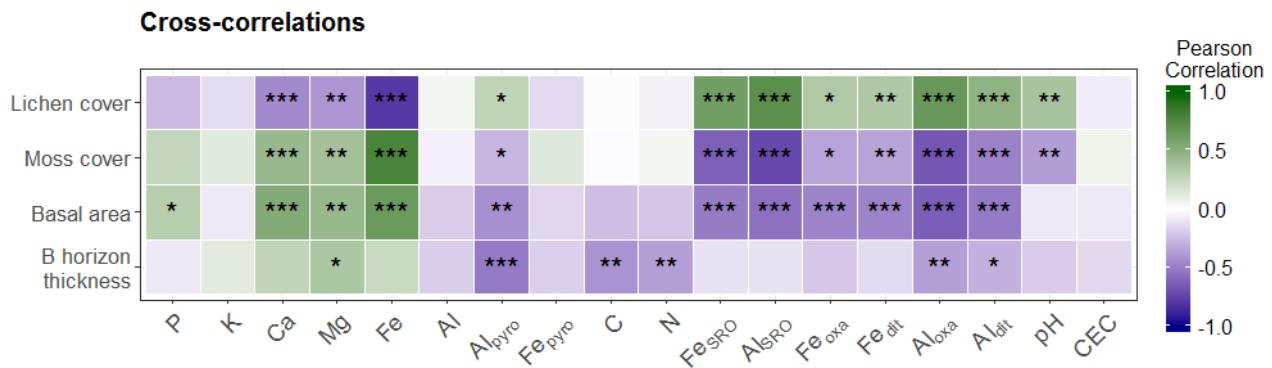


Figure S2.2 Cross-correlations heatmap between environment characteristics and chemical elements in B horizons. Correlations were computed on fully standardized variables using Pearson's coefficient method and tested by associated t-tests. Asterisks indicate statistical significance with *: p-value<0.05, **: p-value<0.01, ***: p-value<0.001.

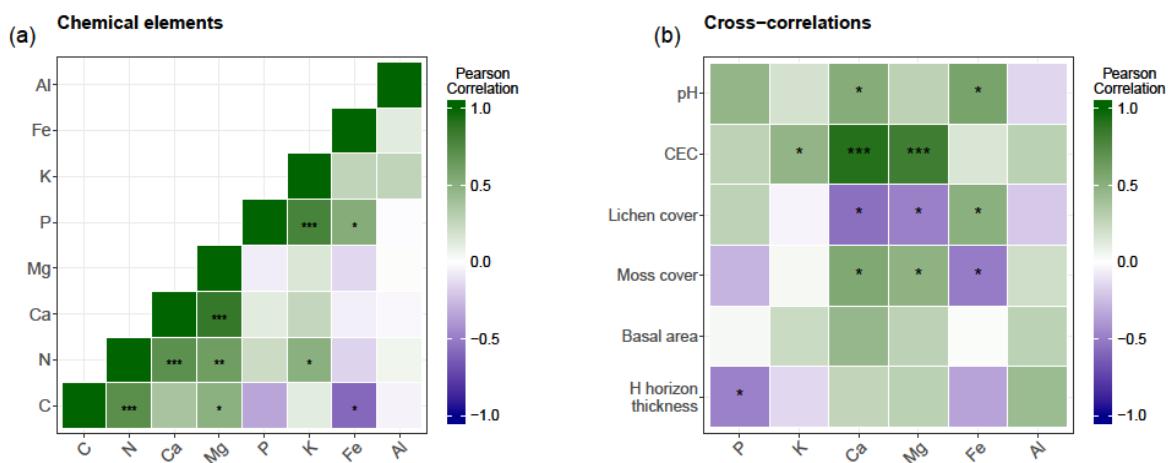


Figure S2.3 Correlation heatmap of (a) chemical elements in the FH organic horizons and (b) cross-correlation matrix with environment characteristics. Correlations were computed on fully standardized variables using Pearson's coefficient method and tested by associated t-tests. Asterisks indicate statistical significance with *: p-value<0.05, **: p-value<0.01, ***: p-value<0.001.

Table S2.1 Characteristics of C horizons in mf and lw plots. lw plots = plots covered by lichen woodlands, mf plots = plots covered by moss forests. Values are given as means \pm standard deviations. Asterisks indicate statistical significance of mean comparison tests with *: p-value <0.05 , **: p-value <0.01 , ***: p-value <0.001 .

	Horizon C			Metal species	Horizon C		
	lw	mf	p-values		lw	mf	p-values
%C	0.16 \pm 0.13	0.35 \pm 0.16	0.001***	Al _{pyro} (cmol.kg ⁻¹)	1.31 \pm 0.57	1.52 \pm 0.69	0.262
%N	0.01 \pm 0	0.01 \pm 0	0.083	Al _{oxa} (cmol.kg ⁻¹)	2.53 \pm 1.57	2.23 \pm 1.09	0.430
C:N	22.69 \pm 8.63	43.46 \pm 16.09	0.004**	Al _{dit} (cmol.kg ⁻¹)	1.93 \pm 1.26	2.04 \pm 1	0.921
CEC (cmol.kg ⁻¹)	4.17 \pm 3.63	8.64 \pm 6.91	0.032*	Al _{SRO} (cmol.kg ⁻¹)	1.23 \pm 1.02	0.71 \pm 0.71	0.077
Base saturation	0.11 \pm 0.06	0.1 \pm 0.08	0.926	Fe _{pyro} (cmol.kg ⁻¹)	0.38 \pm 0.36	0.77 \pm 0.47	0.104
P (cmol.kg ⁻¹)	53.34 \pm 33.69	21.75 \pm 12.14	0.000***	Fe _{oxa} (cmol.kg ⁻¹)	2.61 \pm 0.96	2.4 \pm 0.95	0.751
pH	5.61 \pm 0.15	5.41 \pm 0.12	0.000***	Fe _{edit} (cmol.kg ⁻¹)	2.53 \pm 1.36	3.34 \pm 1.68	0.323
				Fes _{RO} (cmol.kg ⁻¹)	2.22 \pm 1.05	1.63 \pm 0.9	0.464
				Fe _{CRI} (cmol.kg ⁻¹)	-0.05 \pm 1.34	0.94 \pm 1.13	0.123

Table S2.2 Crystallinity index of mineral soil horizons in MF and LW sites. CI (Fe) accounts for iron crystallinity index of iron (Fedit:Feoxa). CI (Al) accounts for aluminium index (Al_{dit}:Al_{oxa}). Site mean comparisons were achieved by Mann-Whitney tests. Values are given as means \pm standard deviations.

Site	type	CI (Fe)	
		B horizon	C horizon
Lake Adele	LW	1.29 \pm 0.16	1.48 \pm 0.30
Lake Prisca	LW	1.09 \pm 0.11	0.65 \pm 0.21
Lake Mundi	LW	1.13 \pm 0.17	1.09 \pm 0.32
Lac des	MF	1.09 \pm 0.11	1.05 \pm 0.26
Lake Arthur	MF	1.12 \pm 0.12	1.47 \pm 0.33
Lake Freeze	MF	1.16 \pm 0.24	1.88 \pm 0.63

Table S2.3 Results of the permutation test for homogeneity of multivariate dispersions of individual plot values around the centroids (MF vs. LW).

Response: Distances	df	MS	F	p-value	Number of perm.
Groups	1	0.398	0.0203	0.895	999
Residuals	52	19.606			

Table S2.4 Stocks of Fe and Al species contained in the B horizon. Values are given as means \pm standard deviations.

Metal species	Total stock at the site scale (t.ha ⁻¹)	
	LW sites	MF sites
Fe _{pyro} (g.kg ⁻¹)	14.06 \pm 5.02	18.74 \pm 4.57
Fe _{oxa} (g.kg ⁻¹)	33.13 \pm 6.08	29.09 \pm 13.25
Fe _{dit} (g.kg ⁻¹)	39.12 \pm 9.79	31.83 \pm 13.60
Fe _{SRO} (g.kg ⁻¹)	19.07 \pm 4.87	10.36 \pm 8.75
Al _{pyro} (g.kg ⁻¹)	27.51 \pm 3.86	22.60 \pm 5.46
Al _{oxa} (g.kg ⁻¹)	57.93 \pm 14.51	28.18 \pm 8.45
Al _{dit} (g.kg ⁻¹)	41.95 \pm 11.55	29.63 \pm 8.32
Al _{SRO} (g.kg ⁻¹)	30.42 \pm 16.46	5.57 \pm 4.96

APPENDICE B.

SUPPLEMENTARY DATA

Chapitre 3. Tracking open versus closed-canopy boreal forest in the geochemistry of lake sediment deposits

Text S3.1 Methods for isotope analysis

For stable isotopes analysis, XX ± 0.1 mg of dry and crushed sample were weighted in tin cups and analyzed, using a continuous flow isotope ratio mass spectrometer (Micromass Isoprime™ Isoprime 100, Cheadle, UK) coupled to an elementary analyzer (Vario MicroCube, Elementar, Hanu, Germany). Carbon and nitrogen isotopes were analyzed on the same sample by peak jumping. Isotope ratios are expressed in delta notation (δ), in per mil (‰), relative to an international reference material (i.e., VPDB for $\delta^{13}\text{C}$ and atmospheric AIR for $\delta^{15}\text{N}$) and according to the equation:

$$\delta \left(\frac{i}{j}E \right) \text{ (in } \text{\textperthousand)} = \left[\frac{N(i)_p / N(j)_p}{N(i)_{std} / N(j)_{std}} \right] - 1$$

Where $N_p(i)E$ and $N_p(j)E$ are the numbers of the two isotopes iE and jE of chemical element E in specimen P, and equivalent parameters follow for the international measurement standard, ‘std’ (Coplen, 2011). As described in Brand et al. (2014), we have simplified the notation to δ^iE .

For each analytical sequence, two internal reference materials (i.e., urea and dogfish muscle DORM-2; normalized using the NBS19-LSVEC and IAEA-N1, N2 and N3 scales, respectively) were used to normalize the sample data ($\delta^{13}\text{C} = -41.48\text{\textperthousand}$ and $-17.04\text{\textperthousand}$; $\delta^{15}\text{N} = -0.1\text{\textperthousand}$ and $+14.95\text{\textperthousand}$). To guarantee the accuracy of calibration, a third internal reference material (i.e., leucine) was used ($\delta^{13}\text{C} = -28.73\text{\textperthousand}$; $\delta^{15}\text{N} = -0.1\text{\textperthousand}$).

References

- Coplen, T. B. (2011). Guidelines and recommended terms for expression of stable isotope-ratio and gas-ratio measurement results. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 25, 2538-2560.
- Brand, W. A., Coplen, T. B., Vogl, J., Rosner, M., & Prohaska, T. (2014). Assessment of international reference materials for isotope-ratio analysis (IUPAC Technical Report). *Pure and Applied Chemistry*, 86, 425-467.

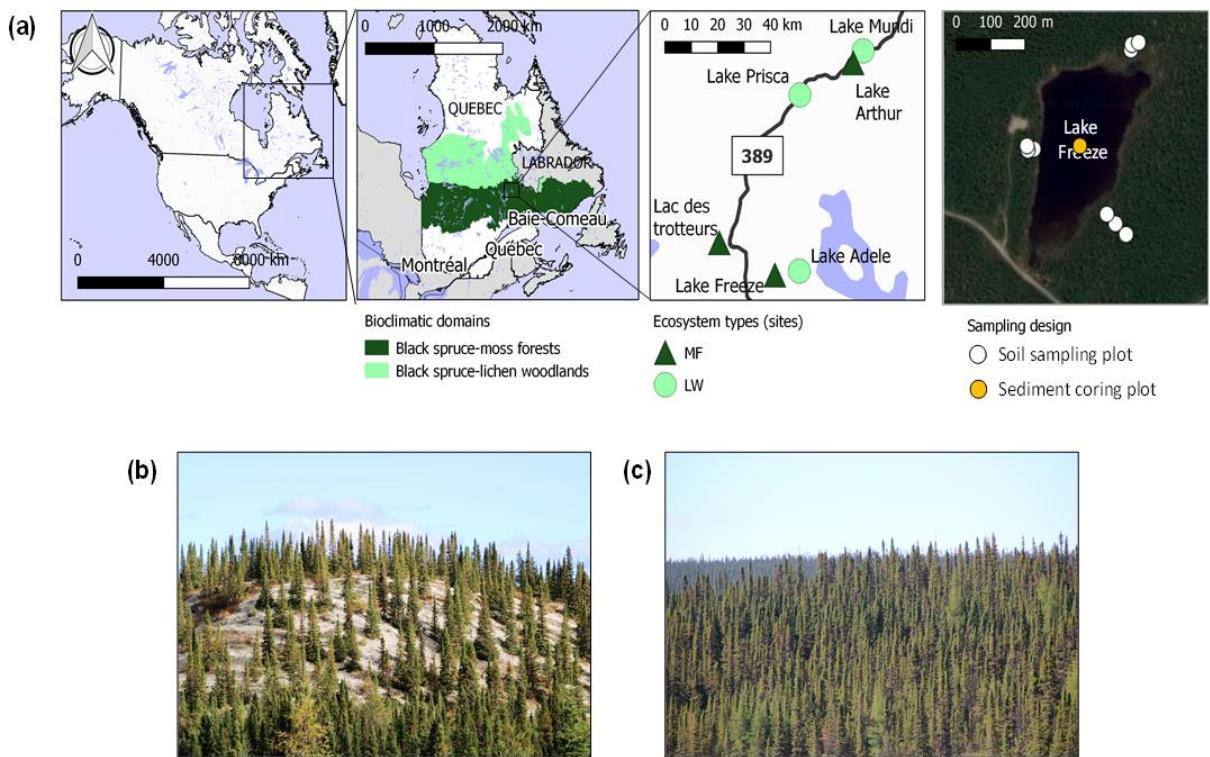


Figure S3.1 Overview of the study area and sites. (a) Geographical localisation of the study area and distribution of the study sites (experimental units). The study area is located in Quebec, Canada, at a latitude of 52° N and a longitude of 67–68°W. The right panel presents the sampling design as undertaken in each EU around the watershed lake with three transects and three sampled distances (plots) by transect using a base map from google maps open layers. (b) Open black spruce–lichen woodland. (c) Closed black spruce–moss forest. This figure is similar to the one previously published in Biogeosciences (Bastianelli et al., 2017).

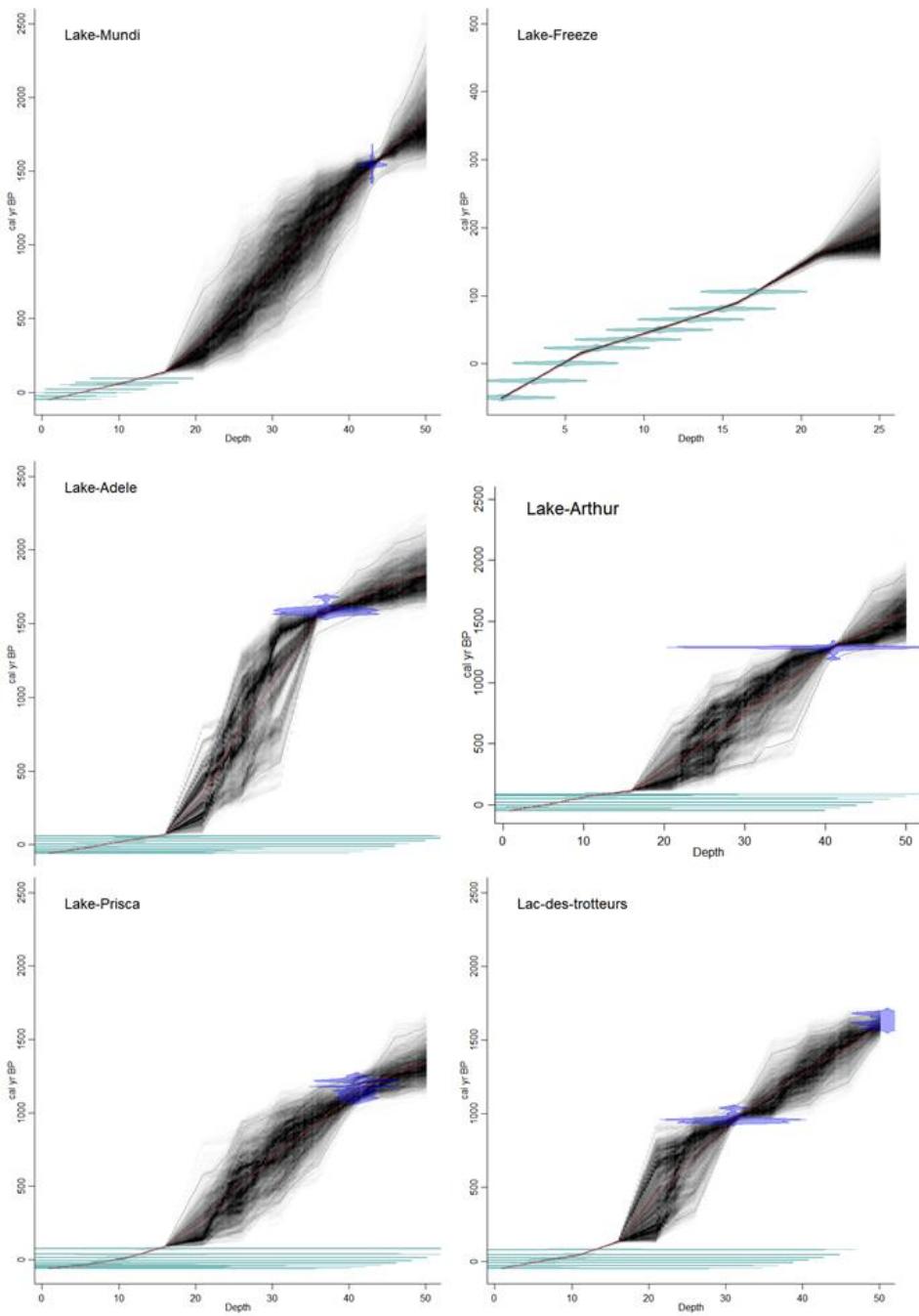


Figure S3.2 Age-depth models. Age-depth models were plotted using Bacon software v2.2 in R environment (Blaauw and Christen [2013]). The red stippled line represents the weighted mean age-depth model. Calibrated ^{14}C dates are shown in transparent dark blue and ^{210}Pb dates in transparent light blue. The confidence ranges of age-model are indicated by the dark grey stippled curves.

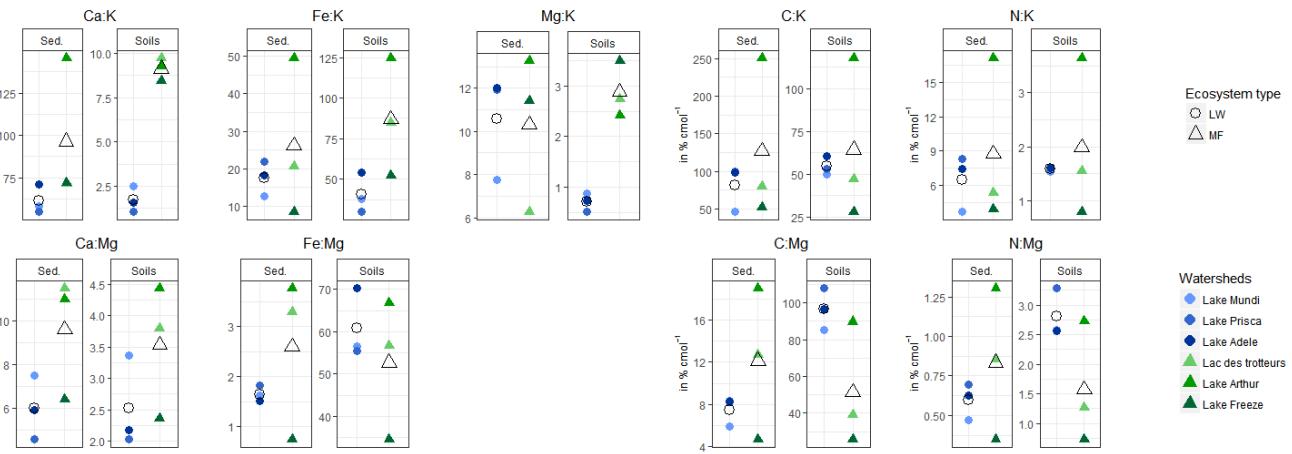


Figure S3.3 Element:K and element:Mg ratios. Same legend applies than for Figure 3.2.

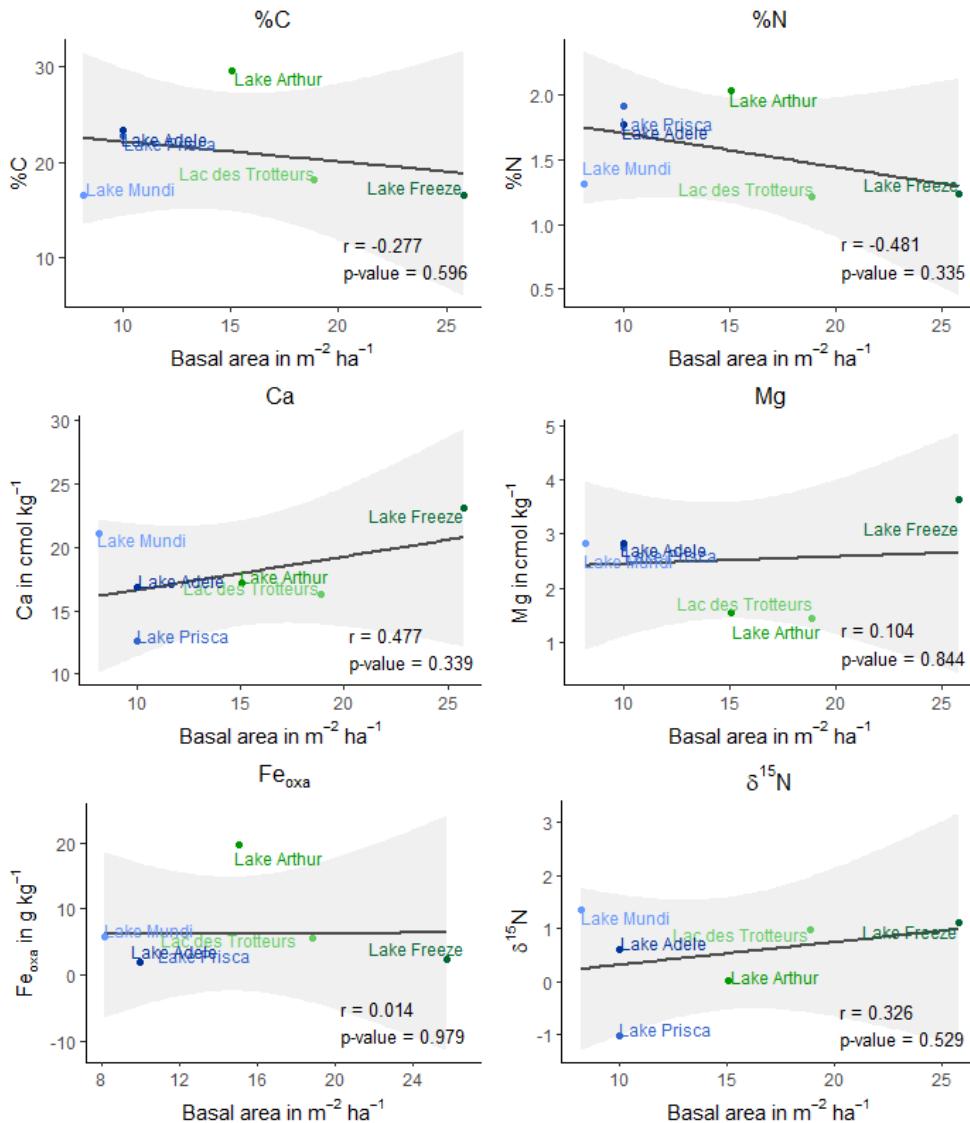


Figure S3.4 Relationships between the average value of %C, %N, Ca, Mg, Fe_{oxa} and $\delta^{15}\text{N}$ and the average basal area of lake catchment.

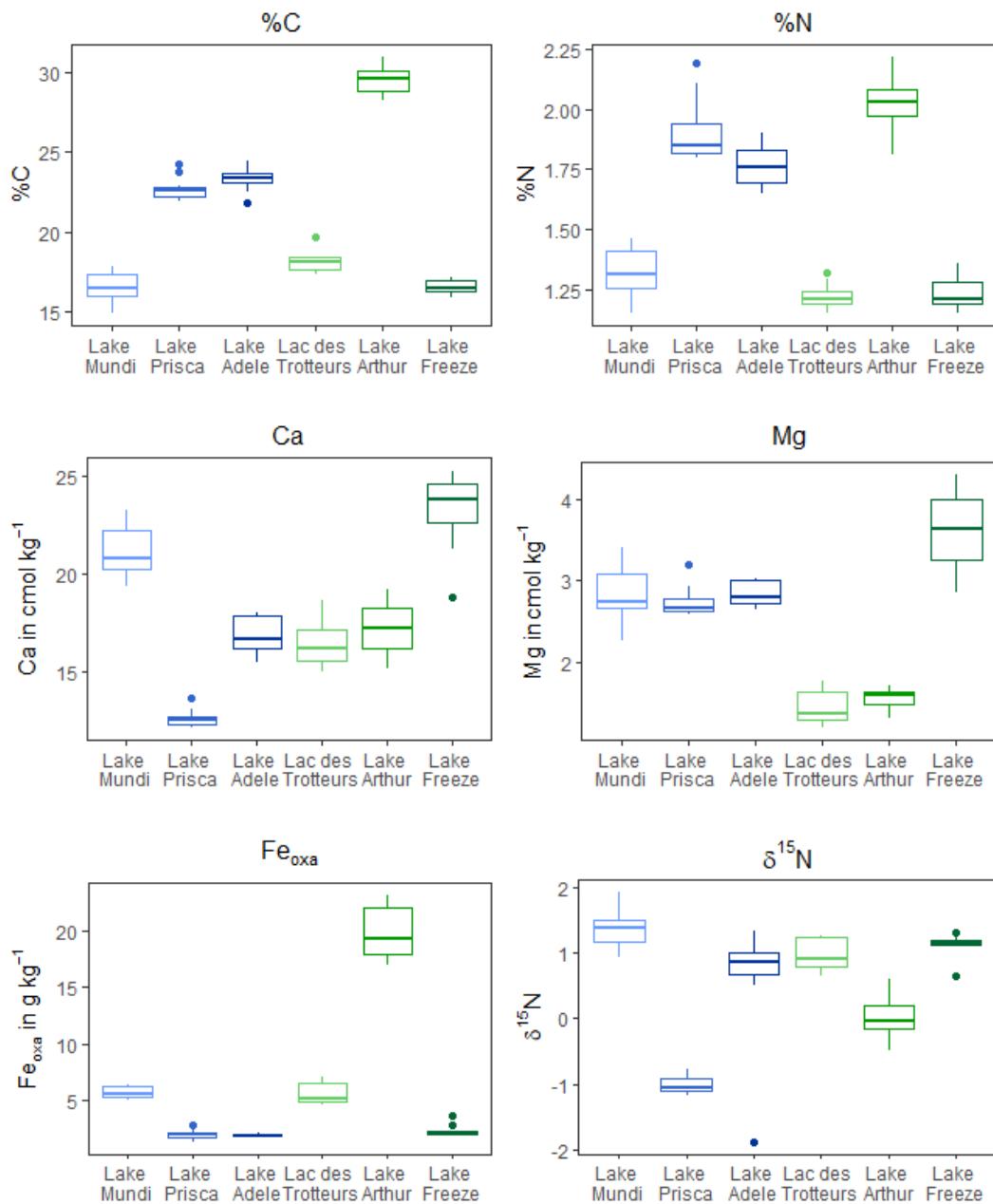


Figure S3.5 Boxplot of variability of the average value of %C, %N, Ca, Mg, Feoxa and $\delta^{15}\text{N}$ in lake catchments.

Table S3.1 Main characteristics of the study lakes.

Lake	Coordinates	Elevation (m)	Water column depth (m)	Lake surface (ha)	Lake perimeter (m)	Ecosystem type surrounding the watershed	Average basal area in the surrounding ecosystem (m ² .ha ⁻¹)
Lake Mundi	N: 52°15'06.3'' W: 067°42'44.7''	573	6	9.90	1390	LW with patches of MF	8.2 +/- 3.4
Lake Prisca	N: 52°10'08.5'' W: 067°55'38.6''	563	2.50	2.09	800	LW	10.0 +/- 4.1
Lake Adele	N: 51°50'10.7'' W: 067°55'46.0''	457	6.25	2.23	789	LW	10.0 +/- 4.3
Lake Freeze	N: 51°49'44.5'' W: 068°00'45.5''	580	1.30	3.67	878	MF	25.8 +/- 4.9
Lake Arthur	N: 52°13'46.0'' W: 067°44'47.0''	661	5.25	2.45	615	MF in the closest lake surroundings, wedged in a broader LW environment	15.1 +/- 4.6
Lac des Trotteurs	N: 52°53'25'' W: 068°12'7''	555	4.95	4.02	871	MF	18.9 +/- 6.9

Table S3.2 Watershed characteristics and sedimentation parameters. Watershed area and average slope were calculated through arcGIS® SpatialAnalyst module based on ALOS Digital Surface Model “ALOS World 3D-30m” (AW3D30) dataset (©JAXA). Mean sediment accumulation rates of each individual core were derived from their respective age-depth models based on ²¹⁰Pb datings (current time to 150 cal. yr BP).

Lake within the watershed	Watershed area (ha)	Average slope (%)	Mean deposition time (year.cm ⁻¹)	Mean sediment accumulation rate (cm.year ⁻¹)
Lake Mundi	37.5	3.4 +/- 2.7	11.6 +/- 1.4	0.087 +/- 0.012
Lake Prisca	17.9	7.5 +/- 7	11.1 +/- 8.0	0.135 +/- 0.079
Lake Adele	5.5	5.6 +/- 3	10.9 +/- 8.9	0.125 +/- 0.056
Lake Freeze	52.1	16.2 +/- 8	9.8 +/- 2.6	0.098 +/- 0.024
Lake Arthur	9.5	7.2 +/- 3	10.8 +/- 2.1	0.097 +/- 0.021
Lac des Trotteurs	53.2	10.2 +/- 6.5	11.1 +/- 3.7	0.109 +/- 0.027

Table S3.3 Geochemical elements mean values in soil and sediments and sediments:soils ratios in MF and LW

Elements	Sediments		Soils		Ratios sediment:soil	
	LW	MF	LW	MF	LW	MF
%C	20.9+-3.7	21.4+-7.1	2+-0.5	2+-0.9	10.4	10.6
%N	1.7+-0.3	1.5+-0.5	0.1+-0	0.1+-0	27.4	23.7
C:N	12.6+-0.6	14.3+-0.8	34.2+-2	32.9+-3.6	0.4	0.4
$\delta^{13}\text{C}$	-25.8+-5.5	-29+-1.3	-25.3+-0.2	-25.7+-0.1	1.0	1.1
$\delta^{15}\text{N}$	0.3+-1.2	0.7+-0.6	6+-1.2	6.9+-0.8	0.1	0.1
Fe _{oxa} (g.kg ⁻¹)	3.3+-2.2	9.2+-9.1	8.2+-0.6	5.8+-1.8	0.4	1.6
Al _{oxa} (g.kg ⁻¹)	6.7+-6.6	16.1+-3.2	14.4+-1.8	6.2+-2.9	0.5	2.6
Ca (cmol.kg ⁻¹)	16.8+-4.3	18.8+-3.7	0.1+-0.1	0.4+-0.2	231.7	52.4
Mg (cmol.kg ⁻¹)	2.8+-0.1	2.2+-1.2	0+-0	0.1+-0.1	92.4	17.8

Table S3.4 Average concentrations of geochemical elements in the study lakes. Values are given as the mean +/- standard deviation of the concentrations of each geochemical element over the 0-max(1000) cal. yr. BP. P-values were obtained through Student t-tests comparing LW and MF catchments.

	LW catchments			MF catchments			<i>p</i> -value
	Lake Mundi	Lake Prisca	Lake Adele	Lac des Trotteurs	Lake Arthur	Lake Freeze	
%C	16.55+-0.94	22.72+-0.72	23.3+-0.74	18.16+-0.61	29.54+-0.87	16.6+-0.46	0.908
%N	1.32+-0.1	1.91+-0.13	1.77+-0.09	1.22+-0.05	2.03+-0.1	1.23+-0.07	0.626
C:N	12.6+-0.24	11.95+-0.44	13.2+-0.5	14.93+-0.31	14.61+-0.77	13.5+-0.45	0.037
Al _{oxa}	14.27+-0.73	1.97+-0.07	3.75+-0.17	13.44+-2.69	15.22+-1.53	19.65+-1.06	0.117
Fe _{oxa}	5.76+-0.51	2.05+-0.44	1.96+-0.17	5.62+-0.86	19.62+-2.26	2.41+-0.54	0.377
Ca	21.08+-1.22	12.56+-0.45	16.82+-0.94	16.3+-1.11	17.15+-1.25	23.09+-2.06	0.569
Mg	2.83+-0.33	2.75+-0.18	2.84+-0.16	1.44+-0.19	1.56+-0.12	3.64+-0.54	0.496
Fe	4.51+-0.1	4.97+-0.19	4.29+-0.13	4.7+-0.18	5.85+-0.12	2.69+-0.33	0.867
P	20.87+-14.29	31.52+-24.68	155.3+-17.88	77.07+-16.91	3.24+-0.56	5.69+-5.77	0.470
Base saturation	0.61+-0.17	0.58+-0.03	0.73+-0.01	0.59+-0.18	0.33+-0.11	0.55+-0.16	0.189
$\delta^{13}\text{C}$	-26.26+-0.85	-20.12+-0.75	-31.04+-0.69	-29.53+-0.11	-29.92+-0.52	-27.56+-0.36	0.420
$\delta^{15}\text{N}$	1.36+-0.27	-1.01+-0.12	0.61+-0.9	0.97+-0.22	0.02+-0.33	1.12+-0.19	0.659

Table S3.5 Correlations of C accumulation and sedimentation rates to lake morphometry parameters. Correlations were computed using Pearson's coefficient method and tested by associated t-tests. Asterisks indicate statistical significance with *: p-value<0.05, **: p-value<0.01. RT= recent times as defined and calculated in Table S3.2, ST= short term (0-200 cal. yr BP), LT = long term (200-1000 cal. yr BP).

	Watershed area	Slope	Water depth	Lake surface	Basal area	Deposition time ST	Sedimentation rate ST	C accumulation rate ST	C accumulation rate LT
Watershed area	1.00								
Slope	0.59	1.00							
Water depth	-0.39	-0.80	1.00						
Lake surface	0.43	-0.36	0.32	1.00					
Basal area	0.64	0.96**	-0.62	-0.25	1.00				
Deposition time RT	-0.23	-0.89**	0.69	0.48	-0.84*	1.00			
Sedimentation rate RT	-0.45	-0.07	-0.17	-0.68	-0.29	0.06	1.00		
C accumulation rate ST	0.33	0.65	-0.10	-0.36	0.75	-0.67	-0.11	1.00	
C accumulation rate LT	0.33	0.78	0.05	-0.32	0.98**	-0.48	-0.25	0.63	1.00

APPENDICE C.

SUPPLEMENTARY DATA

Chapitre 4. Increase in wildfires could jeopardize the resilience of boreal forests as shown by a 4000-4500-year-old ecosystem disruption

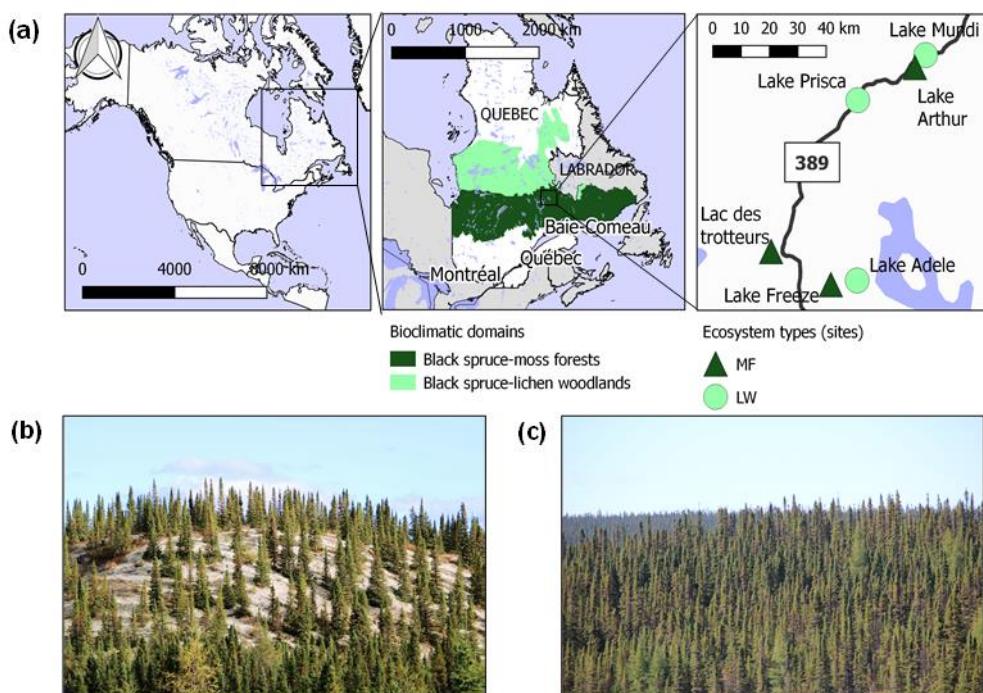


Figure S4.1 Study area. (a) Geographical location of the study area and distribution of the study sites. The study area is located in Quebec, Canada, at a latitude of 52°N and a longitude of 67–68°W. (b) Open black spruce–lichen woodland. (c) Closed black spruce–moss forest. This figure is similar to the one previously published in Biogeosciences (Bastianelli et al., 2017).

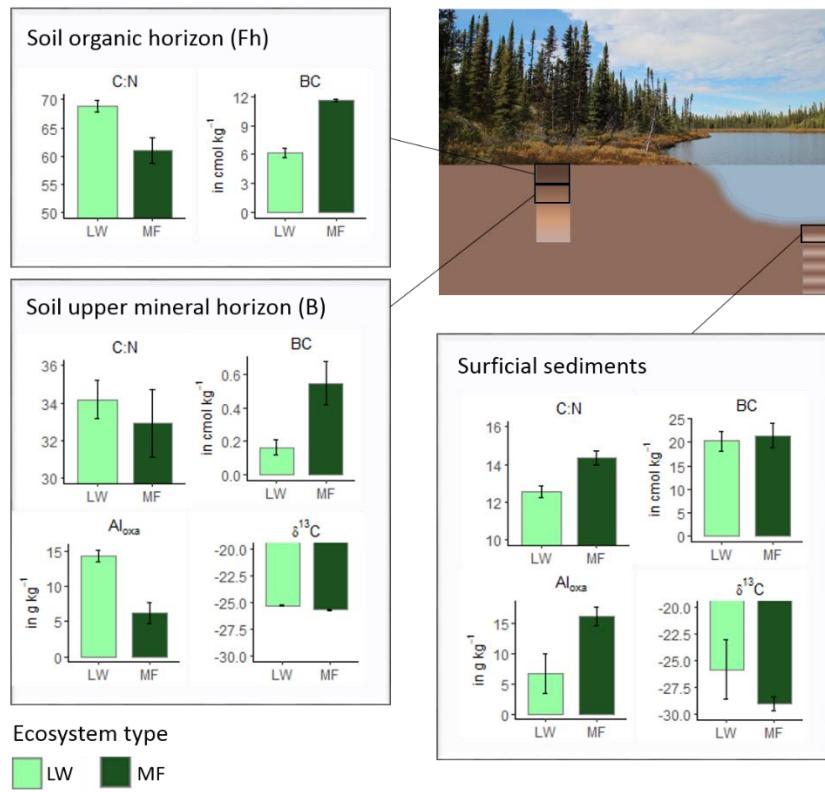


Figure S4.2 Geochemical composition of the soil organic horizon (Fh), soil upper mineral horizon (B), and surficial sediments in LW and MF ecosystems. This diagram assembles and depicts the main results of Bastianelli et al. (2017) and Bastianelli et al. (in review) showing that geochemical compositions could distinguish between LW and MF soils and sediments.

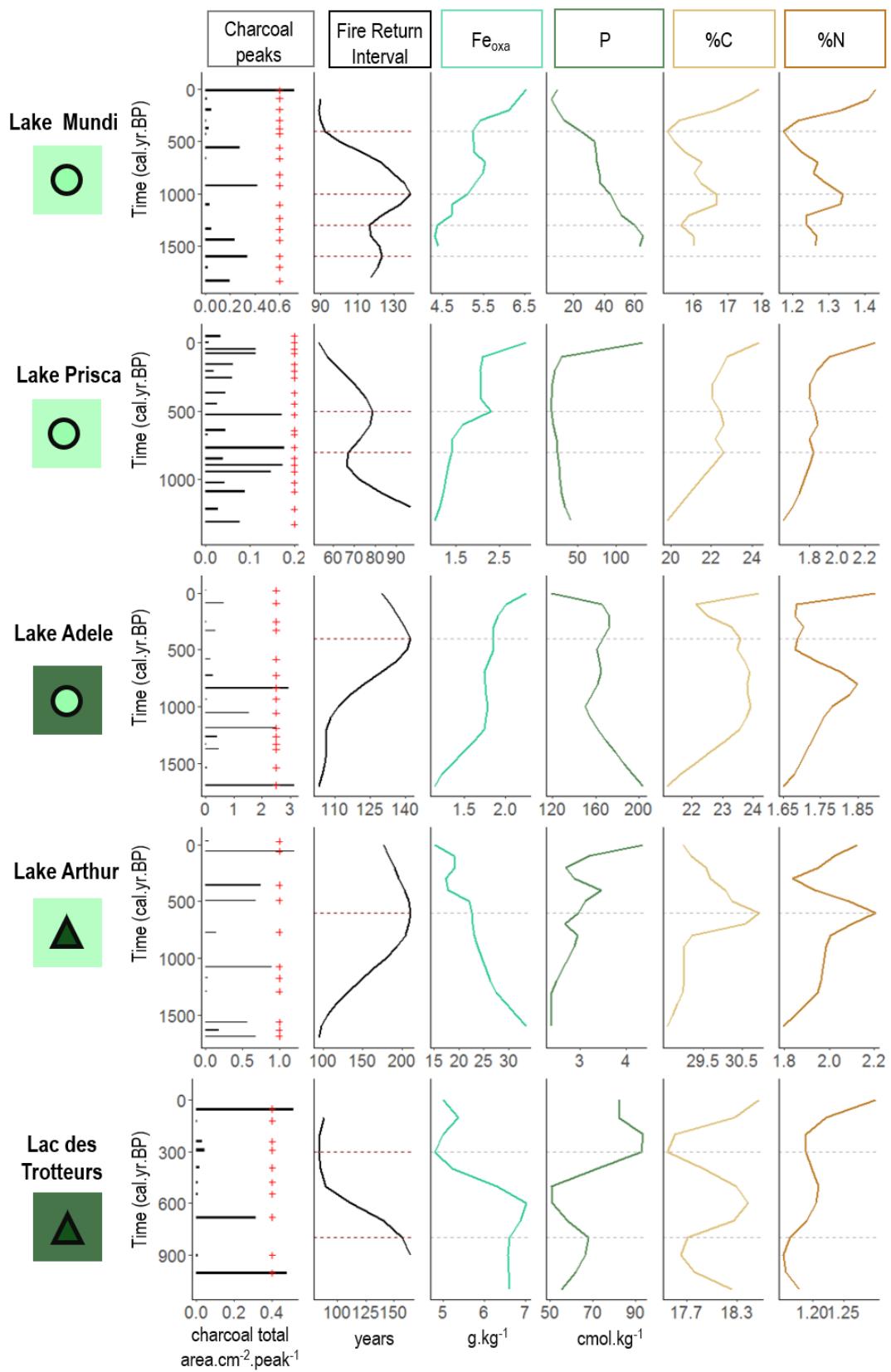


Figure S4.3 Local fire regime and variations in Fe_{oxa}, P, and %C, %N along the sediment profile of 5 study lakes over the last two millennia. The same legend as Figure 4.1 applies.

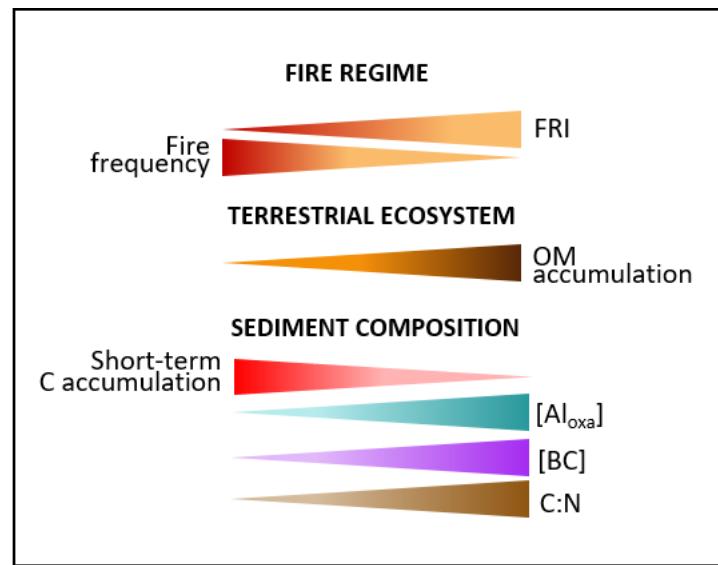


Figure S4.4 Schematic representation of variation trends between fire regime parameters, matter inputs, and geochemical properties of lacustrine deposits in a boreal forest watershed.

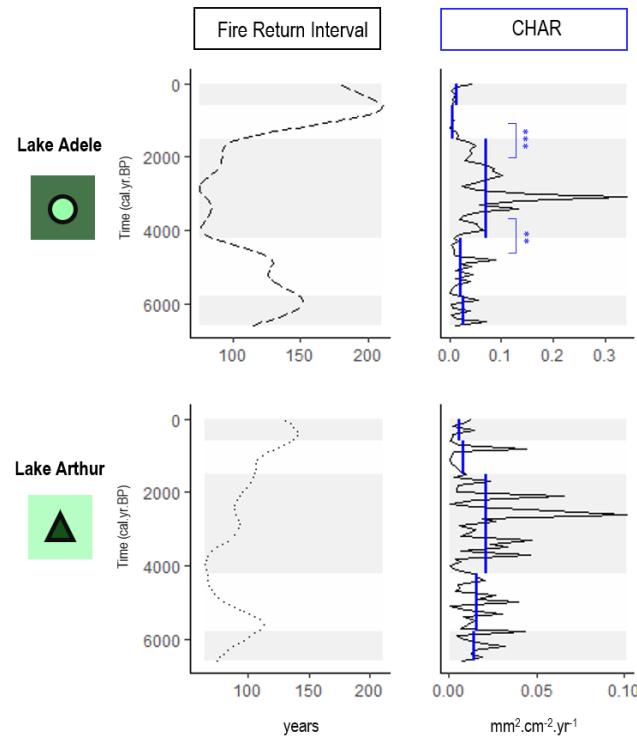


Figure S4.5 Total lacustrine charcoal influxes (CHAR) in Lake Adele and Lake Arthur long sediment sequences. CHAR data are commonly used to assess past biomass combustion at the regional to continental scale (Ali et al., 2012). Blue lines represent the CHAR mean for identified periods. Asterisks indicate significance of Student t-test performed on CHAR means between consecutive time periods with **: p value < 0.01 and ***: p value < 0.001.

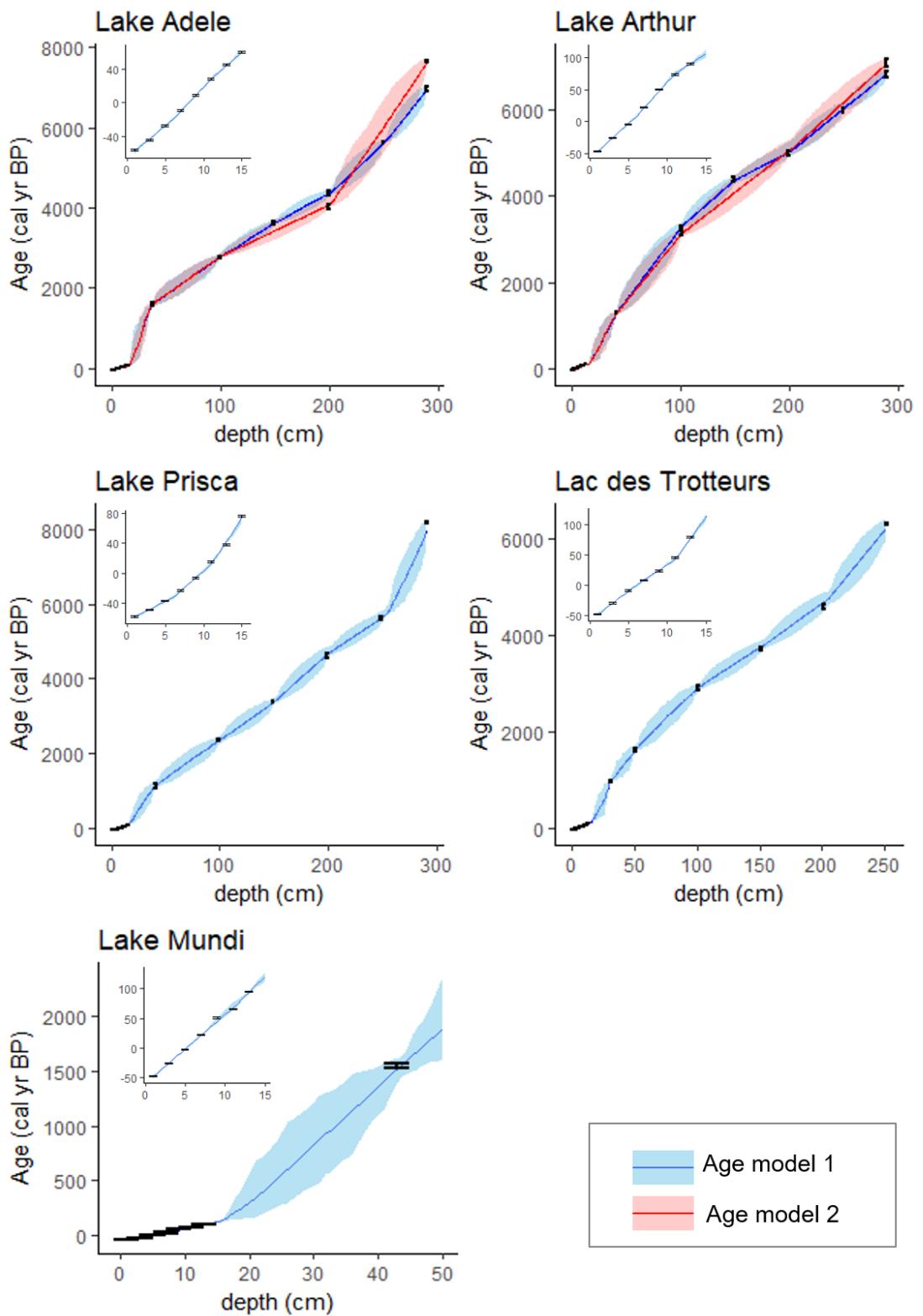


Figure S4.6 Age-depth models. Parallel ^{14}C dating was performed in sequences respectively dedicated to charcoal (Age model 1) and geochemistry analyses (Age model 2). See Table S4.1 for respective dates used for calibrations. Ribbons around the mean curves are delimited by the min and max values of the calibrated age-depth models.

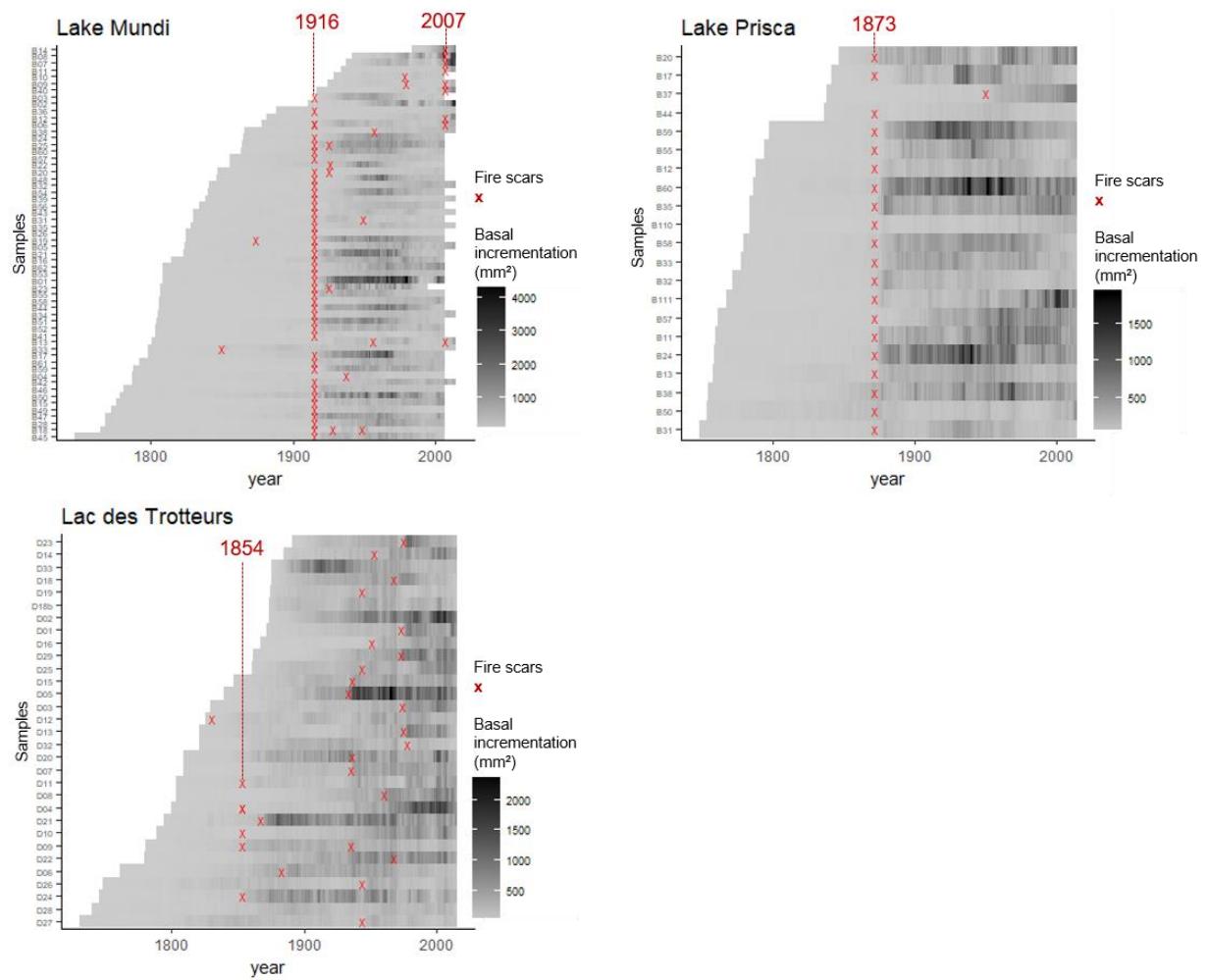


Figure S4.7 Annual basal incrementation and fire scars of individual tree cross sections around Lake Mundi, Lake Prisca, and Lac des Trotteurs.

Table S4.1 Main characteristics of the study lakes and watersheds.

Lake	Coordinates	Elevation (m)	Water column depth (m)	Lake surface area (ha)	Site ecosystem type	Average basal area in the surrounding ecosystem ($m^2.ha^{-1}$)	Average slope (%)
Lake Mundi	N: 52°15'06.3'' W: 067°42'44.7''	573	6	9.90	LW	8.2 +/- 3.4	3.4 +/- 2.7
Lake Prisca	N: 52°10'08.5'' W: 067°55'38.6''	563	2.50	2.09	LW	10.0 +/- 4.1	7.5 +/- 7
Lake Adele	N: 51°50'10.7'' W: 067°55'46.0''	457	6.25	2.23	LW	10.0 +/- 4.3	5.6 +/- 3
Lake Arthur	N: 52°13'46.0'' W: 067°44'47.0''	661	5.25	2.45	MF	15.1 +/- 4.6	7.2 +/- 3
Lac des Trotteurs	N: 52°53'25'' W: 068°12'7''	555	4.95	4.02	MF	18.9 +/- 6.9	10.2 +/- 6.5

Table S4.2 Sediment geochemistry during the 4000-2000 and 6000-4000 cal. yr BP. Values in the first two columns are presented as mean +/- standard deviation. P-values from t-tests are reported in the third column.

Lake Adele (LW)			
	4000-2000	6000-4000	p-value
Al _{oxa} (g.kg ⁻¹)	4.0 +/- 0.6	6.3 +/- 1.3	> 0.001
BC (cmol.kg ⁻¹)	22.6 +/- 2.3	28.2 +/- 1.0	> 0.001
C:N	13.9 +/- 0.5	13.2 +/- 1.1	0.023
C _{acc} (gC.m ⁻² .yr ⁻¹)	4.6 +/- 0.9	4.0 +/- 1.4	0.111
Lake Prisca (LW)			
	4000-2000	6000-4000	p-value
Al _{oxa} (g.kg ⁻¹)	2.6 +/- 0.1	5.9 +/- 1.6	> 0.001
BC (cmol.kg ⁻¹)	20.6 +/- 0.9	27.4 +/- 3.0	> 0.001
C:N	13.1 +/- 0.5	12.4 +/- 0.8	0.002
C _{acc} (gC.m ⁻² .yr ⁻¹)	2.4 +/- 0.4	2.4 +/- 0.4	0.731
Lake Arthur (MF)			
	4000-2000	6000-4000	p-value
Al _{oxa} (g.kg ⁻¹)	20.8 +/- 2.7	28.0 +/- 1.9	> 0.001
BC (cmol.kg ⁻¹)	21.1 +/- 0.9	24.2 +/- 2.6	> 0.001
C:N	16.8 +/- 0.6	17.6 +/- 0.9	0.003
C _{acc} (gC.m ⁻² .yr ⁻¹)	2.6 +/- 0.5	4.3 +/- 0.7	> 0.001
Lac des Trotteurs (MF)			
	4000-2000	6000-4000	p-value
Al _{oxa} (g.kg ⁻¹)	17.1 +/- 3.6	28.8 +/- 4.4	> 0.001
BC (cmol.kg ⁻¹)	24.1 +/- 2.5	32.8 +/- 4.0	> 0.001
C:N	18.1 +/- 0.6	17.6 +/- 0.4	0.009
C _{acc} (gC.m ⁻² .yr ⁻¹)	5.0 +/- 1.2	4.3 +/- 0.8	0.036

Table S4.3 Dates obtained from ^{210}Pb and ^{14}C dating in sediment gyttja. Dates obtained from sediments of one sequence extracted with a KB corer were used to reconstruct the age models of both sequences dedicated to geochemical and charcoal analyses. For long sequences (LS), parallel ^{14}C dating was performed in sequences dedicated respectively to charcoal (Date 1) and geochemistry analyses (Date 2). ^{210}Pb dating was calculated from raw isotope dating using the CRS method (Appleby & Oldfield, 1978).

Sample depth (cm)	Sediment core	Dating method	Date 1 (cal. yr BP)	Date 2 (cal. yr BP)
Lake Adele				
0-2	KB	^{210}Pb	-56	
2-4	KB	^{210}Pb	-44	
4-6	KB	^{210}Pb	-27	
6-8	KB	^{210}Pb	-9	
8-10	KB	^{210}Pb	9	
10-12	KB	^{210}Pb	28	
12-14	KB	^{210}Pb	45	
14-16	KB	^{210}Pb	60	
36-38	KB	^{14}C	1685 +/- 15	
98-100	LS	^{14}C	2645 +/- 15	2650 +/- 15
148-150	LS	^{14}C	3360 +/- 15	
198-200	LS	^{14}C	3890 +/- 15	3680 +/- 20
248-250	LS	^{14}C	4880 +/- 15	
288-290	LS	^{14}C	6095 +/- 15	6810 +/- 20
Lake Arthur				
0-2	KB	^{210}Pb	-46	
2-4	KB	^{210}Pb	-25	
4-6	KB	^{210}Pb	-4	
6-8	KB	^{210}Pb	22	
8-10	KB	^{210}Pb	50	
10-12	KB	^{210}Pb	73	
12-14	KB	^{210}Pb	90	
40-42	KB	^{14}C	1350 +/- 15	
100-102	LS	^{14}C	3090 +/- 15	2975 +/- 15
148-150	LS	^{14}C	3930 +/- 15	
198-200	LS	^{14}C	4405 +/- 15	4425 +/- 20
248-250	LS	^{14}C	5255 +/- 15	
288-290	LS	^{14}C	5990 +/- 20	6160 +/- 20
Lake Mundi				
0-2	KB	^{210}Pb	-47	
2-4	KB	^{210}Pb	-26	
4-6	KB	^{210}Pb	-2	
6-8	KB	^{210}Pb	22	
8-10	KB	^{210}Pb	51	
10-12	KB	^{210}Pb	66	
12-14	KB	^{210}Pb	95	
42-44	KB	^{14}C	1640 +/- 15	
Lake Prisca				
0-2	KB	^{210}Pb	-58	
2-4	KB	^{210}Pb	-49	
4-6	KB	^{210}Pb	-37	
6-8	KB	^{210}Pb	-23	
8-10	KB	^{210}Pb	-6	
10-12	KB	^{210}Pb	15	
12-14	KB	^{210}Pb	38	
14-16	KB	^{210}Pb	76	
40-42	KB	^{14}C	1230 +/- 15	
98-100	LS	^{14}C	2325 +/- 15	
148-150	LS	^{14}C	3145 +/- 15	
198-200	LS	^{14}C	4125 +/- 15	
248-250	LS	^{14}C	4895 +/- 20	
290-292	LS	^{14}C	7365 +/- 20	

Lac des Trotteurs			
0-2	KB	^{210}Pb	-47
2-4	KB	^{210}Pb	-29
4-6	KB	^{210}Pb	-8
6-8	KB	^{210}Pb	9
8-10	KB	^{210}Pb	24
10-12	KB	^{210}Pb	46
12-14	KB	^{210}Pb	80
30-32	KB	^{14}C	1060 +/- 15
50-52	LS	^{14}C	1720 +/- 15
100-102	LS	^{14}C	2795 +/- 15
150-152	LS	^{14}C	3455 +/- 20
200-202	LS	^{14}C	4090 +/- 15
250-252	LS	^{14}C	5480 +/- 20

Table S4.4 Parameters used in CharAnalysis for each lake. No transformation was applied to the CHAR series. Low frequency CHAR ($C_{\text{background}}$) was estimated with lowess smoothing function (locally weighted scatterplot smoothing), robust to outliers. High frequency CHAR (C_{peak}) was calculated as residuals ($C_{\text{interpolated}} - C_{\text{background}}$). Peak analysis was performed using a 95th percentile cute-off of noise distribution. Cut-off probability for minimum count analysis was set to 1.00 (turned off) as we worked with charcoal area rather than count numbers. The signal-to-noise index (SNI) was higher than 3 in all our analysis, as recommended by Brossier et al. (2014). Window width to model $C_{\text{background}}$ was chosen so that the peak distribution best matches the detection of recent fires dated from local fire scars by dendrochronology.

	Beginning of the record (cal. year BP)	End of the record (cal. year BP)	Window width to model $C_{\text{background}}$ (years)	Window width to smooth fire frequency and fire returns intervals (years)	Temporal resolution (years)	SNI>3
Lake Adele	-65	7620	300	1000	9	Yes
Lake Arthur	-65	7080	300	1000	11	Yes
Lake Mundi	-65	1885	150	500	26	Yes
Lake Prisca	-65	1337	100	500	16	Yes
Lac des Trotteurs	-65	1147	200	500	17	Yes

APPENDICE D.

SUPPORTING INFORMATION FOR MATERIAL AND METHODS

Chapitre 4. Increase in wildfires could jeopardize the resilience of boreal forests as shown by a 4000-4500-year-old ecosystem disruption

Study area and sampled sites. The study area is located in the Côte-Nord region of Quebec, Canada, 100-200 kilometers north of the Manicouagan reservoir, in the transition zone between the current close crown-moss forest (MF) domain and the open lichen woodland (LW) domain (Figure S4.1 and Figure S4.2). While black spruce (*Picea mariana*) is the main dominant species in both LW and MF ecosystems, they differ in tree cover density and groundcover vegetation. Site characteristics are given in Table S4.1 and have previously been described in Bastianelli et al. (1, 2). LW and MF soils are typical podzols. MF soils are thicker than LW soils (1). Two lakes were located in the MF domain (Lake Adele and Lac des Trotteurs), one of which is peculiarly locally surrounded by a LW ecosystem (Adele). Further north, three lakes are located in the LW domain (Lake Mundi, Lake Arthur and Lake Prisca), one of which being peculiarly locally surrounded by a MF ecosystem (Arthur).

Sediment cores and age models. Two parallel replicates of sediment sequences were retrieved from the center of each lake with one being used for geochemical analyses and the other for charcoal analyses. Short sediment cores were extracted using a Kajak-Brinkhurst corer (KB) for the first 50 cms of the sediment deposits, and long sediment cores were extracted using a Linvingstone corer in deeper sediments (from 50 cm depth until the clay layers, up to 300 cm in depth depending on lakes). All sediment cores were sliced into 0.5 cm-thick samples for charcoal analysis and pooled to 2 cm samples for geochemical analyses.

Age models were obtained from ^{210}Pb and ^{14}C dates using the Bacon approach and Bacon software v2.2 on a R interface (3, 4), as described in Bastianelli et al. (2). Dates and ages of the sediments of long sequences (Table S4.3 and Figure S4.6) were estimated using parallel ^{14}C

dates in cores used for geochemical analyses and for charcoal analyses so that the age models applied to our fire reconstructions and to make our geochemical variations as specific as possible.

Geochemical analyses. Geochemical analyses of sediments were performed on 2 cm-pooled samples in order to gather enough material for all analyses. Element concentrations were measured continuously in every sample from 0 to 30 cm depth and then every 5 samples (i.e. every 10 cm depth) from 30 cm-depth until the end of the sediment deposit. Finer scale variations of sediment geochemistry were thus obtained in upper sequences, while variations in long sequences were retrieved for trend analyses. Geochemical analyses included CNS analyses (Carbon, Nitrogen, Sulfur), base cations dosage ($BC=Ca^{2+}+Na^{+}+Mg^{2+}+K^{+}$), aluminum species extraction by oxalate (Al_{oxa}), and stable isotopes analyses on OM ($\delta^{13}C$, $\delta^{15}N$). Protocols for sediment preparation and geochemical analyses were similar to the ones detailed in Bastianelli et al. (1, 2). Carbon accumulation rates were performed on sediments from 200 cal yr. BP (~18 cm depth) according to the formula: $(\%C * dw)/(age_s * S)$ where %C=carbon content; dw=sample dry weight in g; age_s=median calibrated age of the lower sample – median calibrated age of the sample; S=Surface of the corer used to retrieve the sample in m⁻². One outlying concentration of Al_{oxa} at 210 cm depth was discarded from the Lake Prisca data set based on evidence of it being an inconsistent value.

Dendrochronology. Fire scars were observed on trees and sampled within the 100m-buffer surrounding lakeshores of lakes Prisca, Mundi and Trotteurs, whereas no fire scars were detected within the lakeshores of Lakes Adele and Arthur. Trunk cross sections were sampled at the root collar of cicatricial individuals in June and September 2015 (58, 21 and 31 trees from lakes Mundi, Prisca, and Trotteurs, respectively). Dates of fires and cohort establishment were estimated by the dendrochronological analyses of tree rings as described by Brossier et al. (5). We identified four nondestructive fires (in 1916 and 2007 in lake Mundi's watershed, in 1873 in Lake Prisca's watershed and in 1854 in Lake Trotteurs' watershed (Figure S4.7).

Charcoal analysis and fire regime reconstruction. 1 cm³ of sediment was treated per sample for OM dislocation and dissolution in 25 cL of a bleach solution (NaClO, 2.4%), (NaPo3)₆ (5%), and KOH (2%), and shaken overnight at 100 t.min⁻¹. Wet samples were then passed through a 0.160 µm sieve and residuals were analyzed through a Leica MZ6 stereomicroscope (Meyer Instruments) at a magnification of 0.63. Charcoal particles were photographed and their size, area and numbers were calculated by image processing using

WinSEEDLE™ software (Regent Instruments Inc., 2016 version). Particles >0.0160 mm² were left out of further analyses. Fire regime reconstruction was assessed using CharAnalysis software 1.1 ((6) ; available at <http://phiguera.github.io/CharAnalysis/>), using the total measured area, and parameters given in Table S4.4. Outputs were checked for reliability with known recent fires, whose dates of occurrence were determined by dendrochronology analyses. CharAnalysis parameters were consistent with standard requirements defined by Brossier et al. (5). Charanalysis is a program implementing a decomposition method for peak analysis of “local” fires in 5 steps : (i) an interpolation of the components of raw charcoal series to equal intervals, (ii) the identification of the low-frequency background noise, (iii) the creation of a series containing only high-frequency variations, (iv) the definition of a threshold value to separate fire-related samples from non-fire related samples and (v) the identification of peaks that fill all selection criteria (6, 7). Based on CharAnalysis outputs, we mainly worked with the FRI (Fire Return Interval), which is a variable assessing the time separating two consecutive fires occurring at the same location.

Statistical analyses. After applying the depth-age models, all data (geochemical element concentrations and FRI) were linearly interpolated using a 100-year window for statistical analyses purpose and consistency amongst lake sediments. Linear interpolations were performed in the R environment using the approx function. Composite data for long sequences were calculated by averaging the interpolated data of two lakes for FRI (Adele and Arthur) and of four lakes for geochemical elements (Adele, Arthur, Prisca, Trotteurs) to perform correlation tests between studied variables. Values from composite data were detrended by the first order difference method to avoid autocorrelation. Time series are often autocorrelated as consecutive samples are not independent: e.g. there is a causal relationship between the values of geochemical variables of two consecutive samples. Detrending methods provides a way to consider fluctuations of variables (increase or decrease and magnitude), rather than absolute values (8). To seek relationships between geochemical variables and the fire regime, cross-correlations between FRI, Al_{oxa}, BC, C_{acc}, and C:N were performed using Pearson correlation tests in the R environment. The highest correlations were obtained at lag 0, indicating that there was no lag greater than 100 years between potential cause and response variables.

References

1. Bastianelli C, et al. (2017) Boreal coniferous forest density leads to significant variations in soil physical and geochemical properties. Biogeosciences 14(14):3445–3459.

2. Bastianelli C, Ali AA, Bergeron Y, Hély C, Paré D Tracking open versus closed-canopy boreal forest in the geochemistry of lake sediment deposits. Rev.
3. Blaauw M, Christen JA (2013) Bacon Manual v2.2. Blaauw M Wohlfarth B Christ JA Ampel Veres Hughen KA Preuss F Al2010—Were Last Glacial Clim Events Simultaneous Greenl Fr:387–394.
4. Blaauw M, Christen JA (2011) Flexible paleoclimate age-depth models using an autoregressive gamma process. Bayesian Anal 6(3):457–474.
5. Brossier B, et al. (2014) Using tree-ring records to calibrate peak detection in fire reconstructions based on sedimentary charcoal records. The Holocene 24(6):635–645.
6. Higuera P (2009) CharAnalysis 0.9: diagnostic and analytical tools for sedimentcharcoal analysis. User's Guide Mont State Univ Bozeman MT.
7. Higuera PE, et al. (2008) Frequent fires in ancient shrub tundra: implications of paleorecords for arctic environmental change. PLoS One 3(3):e0001744.
8. Yaffee RA, McGee M (2000) An introduction to time series analysis and forecasting; with applications of SAS® and SPSS® (Elsevier).

RÉFÉRENCES

- Ali, A. A., Blarquez, O., Girardin, M. P., Hély, C., Tinquaut, F., Guellab, A. E., ... Bergeron, Y. (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. <https://doi.org/10.1073/pnas.1203467109>
- Ali, A. A., Carcaillet, C., & Bergeron, Y. (2009). Long-term fire frequency variability in the eastern Canadian boreal forest: the influences of climate vs. local factors. *Global Change Biology*, 15(5), 1230–1241. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.01842.x>
- Angelstam, P., & Kuuluvainen, T. (2004). Boreal forest disturbance regimes, successional dynamics and landscape structures: a European perspective. *Ecological Bulletins*, 117–136.
- Appleby, P., & Oldfield, F. (1978). The calculation of lead-210 dates assuming a constant rate of supply of unsupported ^{210}Pb to the sediment. *Catena*, 5(1), 1–8.
- Archibald, S., Lehmann, C. E., Belcher, C., Bond, W. J., Bradstock, R. A., Daniau, A., ... He, T. (2018). Biological and geophysical feedbacks with fire in the Earth system. *Environmental Research Letters*, 13(3), 033003.
- Attiwill, P. M. (1994). The disturbance of forest ecosystems: the ecological basis for conservative management. *Forest Ecology and Management*, 63(2–3), 247–300. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(94\)90114-7](https://doi.org/10.1016/0378-1127(94)90114-7)
- Bala, G., Caldeira, K., Wickett, M., Phillips, T. J., Lobell, D. B., Delire, C., & Mirin, A. (2007). Combined climate and carbon-cycle effects of large-scale deforestation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(16), 6550–6555. <https://doi.org/10.1073/pnas.0608998104>
- Bastianelli, C., Ali, A. A., Beguin, J., Bergeron, Y., Grondin, P., Hély, C., & Paré, D. (2017). Boreal coniferous forest density leads to significant variations in soil physical and geochemical properties. *Biogeosciences*, 14(14), 3445–3459. <https://doi.org/10.5194/bg-14-3445-2017>

- Battistel, D., Argiriadis, E., Kehrwald, N., Spigariol, M., Russell, J. M., & Barbante, C. (2017). Fire and human record at Lake Victoria, East Africa, during the Early Iron Age: Did humans or climate cause massive ecosystem changes? *The Holocene*, 27(7), 997–1007.
- Beisner, B. E., Haydon, D. T., & Cuddington, K. (2003). Alternative stable states in ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 1(7), 376–382.
- Bennett, K. (1994). Confidence intervals for age estimates and deposition times in late-Quaternary sediment sequences. *The Holocene*, 4(4), 337–348.
- Bergeron, Y., Cyr, D., Drever, C. R., Flannigan, M., Gauthier, S., Kneeshaw, D., ... Logan, K. (2006). Past, current, and future fire frequencies in Quebec's commercial forests: implications for the cumulative effects of harvesting and fire on age-class structure and natural disturbance-based management. *Canadian Journal of Forest Research*, 36(11), 2737–2744. <https://doi.org/10.1139/x06-177>
- Bergeron, Y., Cyr, D., Girardin, M. P., & Carcaillet, C. (2011). Will climate change drive 21st century burn rates in Canadian boreal forest outside of its natural variability: collating global climate model experiments with sedimentary charcoal data. *International Journal of Wildland Fire*, 19(8), 1127–1139.
- Bergeron, Y., Flannigan, M., Gauthier, S., Leduc, A., & Lefort, P. (2004). Past, Current and Future Fire Frequency in the Canadian Boreal Forest: Implications for Sustainable Forest Management. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 33(6), 356–360. <https://doi.org/10.1579/0044-7447-33.6.356>
- Bergeron, Y., Irulappa Pillai Vijayakumar, D. B., Ouzennou, H., Raulier, F., Leduc, A., & Gauthier, S. (2017). Projections of future forest age class structure under the influence of fire and harvesting: implications for forest management in the boreal forest of eastern Canada. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 90(4), 485–495.
- Bernier, P. Y., Desjardins, R. L., Karimi-Zindashty, Y., Worth, D., Beaudoin, A., Luo, Y., & Wang, S. (2011). Boreal lichen woodlands: A possible negative feedback to climate change in eastern North America. *Agricultural and Forest Meteorology*, 151(4), 521–528. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2010.12.013>

- Birks, H. H., & Birks, H. J. B. (2006). Multi-proxy studies in palaeolimnology. *Vegetation History and Archaeobotany*, 15(4), 235–251. <https://doi.org/10.1007/s00334-006-0066-6>
- Birks, H. J. B., & Birks, H. H. (1980). Quaternary palaeoecology.
- Blaauw, M. (2010). Methods and code for ‘classical’ age-modelling of radiocarbon sequences. *Quaternary Geochronology*, 5(5), 512–518.
- Blarquez, O., Girardin, M. P., Leys, B., Ali, A. A., Aleman, J. C., Bergeron, Y., & Carcaillet, C. (2013). Paleofire reconstruction based on an ensemble-member strategy applied to sedimentary charcoal. *Geophysical Research Letters*, 40(11), 2667–2672.
- Boisvenue, C., & Running, S. W. (n.d.). Impacts of climate change on natural forest productivity – evidence since the middle of the 20th century. *Global Change Biology*, 12(5), 862–882. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01134.x>
- Bonan, G. B. (1990). Carbon and nitrogen cycling in North American boreal forests. II. Biogeographic patterns. *Canadian Journal of Forest Research*, 20(7), 1077–1088. <https://doi.org/10.1139/x90-143>
- Bonan, G. B. (2008). Forests and Climate Change: Forcings, Feedbacks, and the Climate Benefits of Forests. *Science*, 320(5882), 1444–1449. <https://doi.org/10.1126/science.1155121>
- Bonan, G. B., & Shugart, H. H. (1989). Environmental factors and ecological processes in boreal forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1–28.
- Bond, W. J., & Keeley, J. E. (2005). Fire as a global ‘herbivore’: the ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(7), 387–394. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.04.025>
- Boucher, D., Boulanger, Y., Aubin, I., Bernier, P. Y., Beaudoin, A., Guindon, L., & Gauthier, S. (2018). Current and projected cumulative impacts of fire, drought, and insects on timber volumes across Canada. *Ecological Applications*.
- Boulanger, Y., Gauthier, S., & Burton, P. J. (2014). A refinement of models projecting future Canadian fire regimes using homogeneous fire regime zones. *Canadian Journal of Forest Research*, 44(4), 365–376. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2013-0372>

- Bradshaw, C. J., & Warkentin, I. G. (2015). Global estimates of boreal forest carbon stocks and flux. *Global and Planetary Change*, 128, 24–30.
- Brandt, J., Flannigan, M., Maynard, D., Thompson, I., & Volney, W. (2013). An introduction to Canada's boreal zone: ecosystem processes, health, sustainability, and environmental issues. *Environmental Reviews*, 21(4), 207–226.
- Brenchley, P. J., Brenchley, P., & Harper, D. (1998). *Palaeoecology: Ecosystems, environments and evolution*. CRC Press.
- Brossier, B., Oris, F., Finsinger, W., Asselin, H., Bergeron, Y., & Ali, A. A. (2014). Using tree-ring records to calibrate peak detection in fire reconstructions based on sedimentary charcoal records. *The Holocene*, 24(6), 635–645.
- Brubaker, L., Anderson, P., Murray, B., & Koon, D. (1998). A palynological investigation of true-moss (Bryidae) spores: Morphology and occurrence in modern and late Quaternary lake sediments of Alaska. *Canadian Journal of Botany*, 76(12), 2145–2157.
- Burton, P. J., Messier, C., Adamowicz, W. L., & Kuuluvainen, T. (2006). Sustainable management of Canada's boreal forests: progress and prospects. *Ecoscience*, 13(2), 234–248.
- Buurman, P., & Jongmans, A. G. (2005). Podzolisation and soil organic matter dynamics. *Geoderma*, 125(1–2), 71–83. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2004.07.006>
- Castañeda, I. S., & Schouten, S. (2011). A review of molecular organic proxies for examining modern and ancient lacustrine environments. *Quaternary Science Reviews*, 30(21), 2851–2891. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2011.07.009>
- Certini, G. (2005). Effects of fire on properties of forest soils: a review. *Oecologia*, 143(1), 1–10. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1788-8>
- Chen, J., Blume, H.-P., & Beyer, L. (2000). Weathering of rocks induced by lichen colonization — a review. *CATENA*, 39(2), 121–146. [https://doi.org/10.1016/S0341-8162\(99\)00085-5](https://doi.org/10.1016/S0341-8162(99)00085-5)
- Churkina, G., & Running, S. W. (1998). Contrasting climatic controls on the estimated productivity of global terrestrial biomes. *Ecosystems*, 1(2), 206–215.

Clark, J. S., & Patterson, W. A. (1997). Background and Local Charcoal in Sediments: Scales of Fire Evidence in the Paleorecord. In *Sediment Records of Biomass Burning and Global Change* (pp. 23–48). Springer, Berlin, Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-59171-6_3

Conedera, M., Tinner, W., Neff, C., Meurer, M., Dickens, A. F., & Krebs, P. (2009). Reconstructing past fire regimes: methods, applications, and relevance to fire management and conservation. *Quaternary Science Reviews*, 28(5–6), 555–576.

Costanza, R., d'Arge, R., Groot, R. de, Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., ... Belt, M. van den. (1997). The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387(6630), 253–260. <https://doi.org/10.1038/387253a0>

Côté, D., Girard, F., Hébert, F., Bouchard, S., Gagnon, R., & Lord, D. (2013). Is the closed-crown boreal forest resilient after successive stand disturbances? A quantitative demonstration from a case study. *Journal of Vegetation Science*, 24(4), 664–674.

Dale, V. H., Joyce, L. A., McNulty, S., Neilson, R. P., Ayres, M. P., Flannigan, M. D., ... Wotton, B. M. (2001). Climate Change and Forest Disturbances: Climate change can affect forests by altering the frequency, intensity, duration, and timing of fire, drought, introduced species, insect and pathogen outbreaks, hurricanes, windstorms, ice storms, or landslides. *BioScience*, 51(9), 723–734. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0723:CCAFD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0723:CCAFD]2.0.CO;2)

Dale, V. H., Lugo, A. E., MacMahon, J. A., & Pickett, S. T. A. (1998). Ecosystem Management in the Context of Large, Infrequent Disturbances. *Ecosystems*, 1(6), 546–557. <https://doi.org/10.1007/s100219900050>

Davidson, T. A., Reid, M., Sayer, C., & Chilcott, S. (2013). Palaeolimnological records of shallow lake biodiversity change: exploring the merits of single versus multi-proxy approaches. *Journal of Paleolimnology*, 49(3), 431–446.

Davies, A. L., Streeter, R., Lawson, I. T., Roucoux, K. H., & Hiles, W. (2018). The application of resilience concepts in palaeoecology. *The Holocene*, 0959683618777077.

de Groot, W. J., Flannigan, M. D., & Cantin, A. S. (2013). Climate change impacts on future boreal fire regimes. *Forest Ecology and Management*, 294, 35–44. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.09.027>

- Drever, C. R., Peterson, G., Messier, C., Bergeron, Y., & Flannigan, M. (2006). Can forest management based on natural disturbances maintain ecological resilience? *Canadian Journal of Forest Research*, 36(9), 2285–2299. <https://doi.org/10.1139/x06-132>
- Drobyshev, I., Bergeron, Y., De Vernal, A., Moberg, A., Ali, A. A., & Niklasson, M. (2016). Atlantic SSTs control regime shifts in forest fire activity of Northern Scandinavia. *Scientific Reports*, 6, 22532.
- Dufour, B., Boucher, J.-F., Tremblay, P., Mailly, D., & Lord, D. (2016). Black-spruce-lichen woodlands growth and carbon drawdown potentials as revealed by mature stands.
- Dunnette P.V., Higuera P.E., McLauchlan K.K., Derr K.M., Briles C.E., & Keefe M.H. (2014). Biogeochemical impacts of wildfires over four millennia in a Rocky Mountain subalpine watershed. *New Phytologist*, 203(3), 900–912. <https://doi.org/10.1111/nph.12828>.
- Dyke, A. S. (2004). An outline of North American deglaciation with emphasis on central and northern Canada. In *Developments in Quaternary Sciences* (Vol. 2, pp. 373–424). Elsevier.
- Egler, F. E. (1954). Vegetation science concepts I. Initial floristic composition, a factor in old-field vegetation development with 2 figs. *Vegetatio*, 4(6), 412–417. <https://doi.org/10.1007/BF00275587>
- Elmqvist, T., Folke, C., Nyström, M., Peterson, G., Bengtsson, J., Walker, B., & Norberg, J. (2003). Response diversity, ecosystem change, and resilience. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 1(9), 488–494.
- Environment Canada: Canadian Climate Normals 1981-2010 Station Data – Climate – Environment Canada, available at: <http://climate.weather.gc.ca/> (last access: 10 August 2016), 2013.
- Environnement et changement climatique Canada (2016). Stratégie canadienne de développement à faible émission de gaz à effet de serre à long terme pour le milieu du siècle. Environnement et Changement climatique Canada, Gatineau, Québec, 104 pp.
- Ewing, H. A., & Nater, E. A. (2002). Holocene Soil Development on Till and Outwash Inferred from Lake-Sediment Geochemistry in Michigan and Wisconsin. *Quaternary Research*, 57(2), 234–243. <https://doi.org/10.1006/qres.2001.2303>

- Ferland, M., Prairie, Y. T., Teodoru, C., & Giorgio, P. A. (2014). Linking organic carbon sedimentation, burial efficiency, and long-term accumulation in boreal lakes. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 119(5), 836–847.
- Flannigan, M. D., Amiro, B. D., Logan, K. A., Stocks, B. J., & Wotton, B. M. (2006). Forest fires and climate change in the 21 st century. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*, 11(4), 847–859.
- Flannigan, M. D., Logan, K. A., Amiro, B. D., Skinner, W. R., & Stocks, B. J. (2005). Future Area Burned in Canada. *Climatic Change*, 72(1–2), 1–16. <https://doi.org/10.1007/s10584-005-5935-y>
- Flannigan, M. D., Stocks, B., Turetsky, M., & Wotton, M. (2009). Impacts of climate change on fire activity and fire management in the circumboreal forest. *Global Change Biology*, 15(3), 549–560.
- Foley, J. A., DeFries, R., Asner, G. P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S. R., ... Gibbs, H. K. (2005). Global consequences of land use. *Science*, 309(5734), 570–574.
- Folke, C., Carpenter, S., Walker, B., Scheffer, M., Elmqvist, T., Gunderson, L., & Holling, C. S. (2004). Regime Shifts, Resilience, and Biodiversity in Ecosystem Management. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35(1), 557–581. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.35.021103.105711>
- Foster, D. R., Knight, D. H., & Franklin, J. F. (1998). Landscape patterns and legacies resulting from large, infrequent forest disturbances. *Ecosystems*, 1(6), 497–510.
- Gaboury, S., Boucher, J.-F., Villeneuve, C., Lord, D., & Gagnon, R. (2009). Estimating the net carbon balance of boreal open woodland afforestation: a case-study in Quebec's closed-crown boreal forest. *Forest Ecology and Management*, 257(2), 483–494.
- Gajewski, K., Payette, S., & Ritchie, J. (1993). Holocene vegetation history at the boreal-forest-shrub-tundra transition in North-Western Quebec. *Journal of Ecology*, 433–443.
- Gauthier, S., Bernier, P., Burton, P. J., Edwards, J., Isaac, K., Isabel, N., ... Nelson, E. A. (2014). Climate change vulnerability and adaptation in the managed Canadian boreal forest. *Environmental Reviews*, 22(3), 256–285.

- Gauthier, S., Bernier, P., Kuuluvainen, T., Shvidenko, A. Z., & Schepaschenko, D. G. (2015). Boreal forest health and global change. *Science*, 349(6250), 819–822. <https://doi.org/10.1126/science.aaa9092>
- Gauthier, S., Leduc, A., & Bergeron, Y. (1996). Forest dynamics modelling under natural fire cycles: a tool to define natural mosaic diversity for forest management. In *Global to Local: Ecological Land Classification* (pp. 417–434). Springer.
- Gauthier, S., & Vaillancourt, M.-A. (2008). *Aménagement écosystémique en forêt boréale*. Puq.
- Gillett, N. P., Weaver, A. J., Zwiers, F. W., & Flannigan, M. D. (2004). Detecting the effect of climate change on Canadian forest fires. *Geophysical Research Letters*, 31(18), L18211. <https://doi.org/10.1029/2004GL020876>
- Girard, F., Payette, S., & Gagnon, R. (2008). Rapid expansion of lichen woodlands within the closed-crown boreal forest zone over the last 50 years caused by stand disturbances in eastern Canada. *Journal of Biogeography*, 35(3), 529–537. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01816.x>
- Girard, F., Payette, S., & Gagnon, R. (2009). Origin of the lichen–spruce woodland in the closed-crown forest zone of eastern Canada. *Global Ecology and Biogeography*, 18(3), 291–303. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00449.x>
- Girardin, M. P., Ali, A. A., Carcaillet, C., Blarquez, O., Hély, C., Terrier, A., ... Bergeron, Y. (2013a). Vegetation limits the impact of a warm climate on boreal wildfires. *New Phytologist*, 199(4), 1001–1011.
- Girardin, M. P., Ali, A. A., Carcaillet, C., Gauthier, S., Hély, C., Le Goff, H., ... Bergeron, Y. (2013b). Fire in managed forests of eastern Canada: Risks and options. *Forest Ecology and Management*, 294, 238–249.
- Girardin, M. P., & Mudelsee, M. (2008). Past and future changes in Canadian boreal wildfire activity. *Ecological Applications: A Publication of the Ecological Society of America*, 18(2), 391–406.
- Goldammer, J. G. (2015). Vegetation fires and global change-challenges for concerted international action: a white paper directed to the United Nations and International Organizations. *Planet@ Risk*, 3(1).

Goudie, A. S. (2013). *The human impact on the natural environment: past, present, and future*. John Wiley & Sons.

Gouvernement du Québec (2012). Plan d'action 2013-2020 sur les changements climatiques. Bibliothèque et Archives nationales du Québec, 66 pp.

Gouvernement du Québec (2012). Stratégie gouvernementale d'adaptation aux changements climatiques 2013-2020. Bibliothèque et Archives nationales du Québec, 52 pp.

Greene, D F, & Johnson, E. A. (1999). Modelling recruitment of *Populus tremuloides*, *Pinus banksiana*, and *Picea mariana* following fire in the mixedwood boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 29(4), 462–473. <https://doi.org/10.1139/x98-211>

Greene, D F, Noël, J., Bergeron, Y., Rousseau, M., & Gauthier, S. (2004). Recruitment of *Picea mariana*, *Pinus banksiana*, and *Populus tremuloides* across a burn severity gradient following wildfire in the southern boreal forest of Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 34(9), 1845–1857. <https://doi.org/10.1139/x04-059>

Greene, David F., Macdonald, S. E., Haeussler, S., Domenicano, S., Noël, J., Jayen, K., ... Swift, L. (2007). The reduction of organic-layer depth by wildfire in the North American boreal forest and its effect on tree recruitment by seed. *Canadian Journal of Forest Research*, 37(6), 1012–1023. <https://doi.org/10.1139/X06-245>

Gunderson, L. H. (2000). Ecological resilience--in theory and application. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 425–439.

Gutschick, V. P., & BassiriRad, H. (2003). Extreme events as shaping physiology, ecology, and evolution of plants: toward a unified definition and evaluation of their consequences. *New Phytologist*, 160(1), 21–42.

Halsall, K. M., Ellingsen, V. M., Asplund, J., Bradshaw, R. H., & Ohlson, M. (2018). Fossil charcoal quantification using manual and image analysis approaches. *The Holocene*, 0959683618771488. <https://doi.org/10.1177/0959683618771488>

Harden, J., Sharpe, J., Parton, W., Ojima, D., Fries, T., Huntington, T., & Dabney, S. (1999). Dynamic replacement and loss of soil carbon on eroding cropland. *Global Biogeochemical Cycles*, 13(4), 885–901.

- Hawksworth, D. L. (1988). The variety of fungal-algal symbioses, their evolutionary significance, and the nature of lichens. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 96(1), 3–20. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1988.tb00623.x>
- Hébert, F., Boucher, J.-F., Walsh, D., Tremblay, P., Côté, D., & Lord, D. (2014). Black spruce growth and survival in boreal open woodlands 10 years following mechanical site preparation and planting. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 87(2), 277–286. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpt052>
- Hély, C., Girardin, M. P., Ali, A. A., Carcaillet, C., Brewer, S., & Bergeron, Y. (2010). Eastern boreal North American wildfire risk of the past 7000 years: A model-data comparison. *Geophysical Research Letters*, 37(14), L14709. <https://doi.org/10.1029/2010GL043706>
- Héon, J., Arseneault, D., & Parisien, M.-A. (2014). Resistance of the boreal forest to high burn rates. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(38), 13888–13893. <https://doi.org/10.1073/pnas.1409316111>
- Higuera, P. (2009). CharAnalysis 0.9: diagnostic and analytical tools for sedimentcharcoal analysis. *User's Guide, Montana State University, Bozeman, MT*.
- Higuera, P. E., Peters, M. E., Brubaker, L. B., & Gavin, D. G. (2007). Understanding the origin and analysis of sediment-charcoal records with a simulation model. *Quaternary Science Reviews*, 26(13), 1790–1809. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2007.03.010>
- Hogg, E. H. (2002). Boreal forest. *Encyclopedia of global environmental change*. Chichester: Wiley.
- Holling, C. S. (1973). Resilience and Stability of Ecological Systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4(1), 1–23. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.04.110173.000245>
- Holling, C. S. (1986). The resilience of terrestrial ecosystems: local surprise and global change. *Sustainable Development of the Biosphere*, 292–317.
- Holling, C. S. (1996). Engineering resilience versus ecological resilience. *Engineering within Ecological Constraints*, 31(1996), 32.

- Holling, C. S., Berkes, F., & Folke, C. (1998). Science, sustainability and resource management. *Linking Social and Ecological Systems: Management Practices and Social Mechanisms for Building Resilience*, 342, 350–352.
- Holling, C. S. (1986). The resilience of terrestrial ecosystems: local surprise and global change. *Sustainable Development of the Biosphere*, 292–317.
- Hope, D., Billett, M., & Cresser, M. (1994). A review of the export of carbon in river water: fluxes and processes. *Environmental Pollution*, 84(3), 301–324.
- Hope, E. S., McKenney, D. W., Pedlar, J. H., Stocks, B. J., & Gauthier, S. (2016). Wildfire Suppression Costs for Canada under a Changing Climate. *PLOS ONE*, 11(8), e0157425. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0157425>.
- Ipatov, V., & Tarkhova, T. (1980). Microclimate of habitats of moss and lichen synusiae in green moss-lichen pine forests. *Soviet Journal of Ecology*, 11(5), 262–268.
- IPCC (2007). Climate Change 2007: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, R.K. Pachauri and A. Reisinger (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, 104 pp.
- IPCC (2014). Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, 151 pp.
- Jasinski, J. P. P., & Payette, S. (2005). The creation of alternative stable states in the southern boreal forest, Québec, Canada. *Ecological Monographs*, 75(4), 561–583. <https://doi.org/10.1890/04-1621>
- Jayen, K., Leduc, A., & Bergeron, Y. (2006). Effect of fire severity on regeneration success in the boreal forest of northwest Québec, Canada. *Ecoscience*, 13(2), 143–151. <https://doi.org/10.2980/i1195-6860-13-2-143.1>
- Jobidon, R., Bergeron, Y., Robitaille, A., Raulier, F., Gauthier, S., Imbeau, L., ... Boudreault, C. (2015). A biophysical approach to delineate a northern limit to commercial forestry: the case of Quebec's boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 45(5), 515–528.

- Johnson, E. A. (1996). *Fire and vegetation dynamics: studies from the North American boreal forest*. Cambridge University Press.
- Johnstone, J. F., Allen, C. D., Franklin, J. F., Frelich, L. E., Harvey, B. J., Higuera, P. E., ... Turner, M. G. (2016). Changing disturbance regimes, ecological memory, and forest resilience. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 14(7), 369–378. <https://doi.org/10.1002/fee.1311>
- Johnstone, J. F., Boby, L., Tissier, E., Mack, M., Verbyla, D., & Walker, X. (2009). Postfire seed rain of black spruce, a semiserotinous conifer, in forests of interior Alaska. *Canadian Journal of Forest Research*, 39(8), 1575–1588.
- Johnstone, J. F., & Chapin, F. S. (2006a). Fire Interval Effects on Successional Trajectory in Boreal Forests of Northwest Canada. *Ecosystems*, 9(2), 268–277. <https://doi.org/10.1007/s10021-005-0061-2>
- Johnstone, J. F., & Chapin, F. S. (2006b). Effects of Soil Burn Severity on Post-Fire Tree Recruitment in Boreal Forest. *Ecosystems*, 9(1), 14–31. <https://doi.org/10.1007/s10021-004-0042-x>
- Johnstone, J. F., Chapin, F. S., Hollingsworth, T. N., Mack, M. C., Romanovsky, V., & Turetsky, M. (2010b). Fire, climate change, and forest resilience in interior Alaska. *Canadian Journal of Forest Research*, 40(7), 1302-1312.
- Johnstone, J. F., Chapin, F. S., Foote, J., Kemmett, S., Price, K., & Viereck, L. (2004). Decadal observations of tree regeneration following fire in boreal forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 34(2), 267–273. <https://doi.org/10.1139/x03-183>
- Johnstone, J. F., Hollingsworth, T. N., Chapin, F. S., & Mack, M. C. (2010a). Changes in fire regime break the legacy lock on successional trajectories in Alaskan boreal forest. *Global Change Biology*, 16(4), 1281–1295. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.02051.x>
- Kane, E., Kasischke, E., Valentine, D., Turetsky, M., & McGuire, A. (2007). Topographic influences on wildfire consumption of soil organic carbon in interior Alaska: implications for black carbon accumulation. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 112(G3).

- Kardol, P., Martijn Bezemer, T., & Van Der Putten, W. H. (2006). Temporal variation in plant–soil feedback controls succession. *Ecology Letters*, 9(9), 1080–1088.
- Keeley, J. E., & Fotheringham, C. (2000). Role of fire in regeneration from seed. *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*, 2, 311–330.
- Kelly, R., Chipman, M. L., Higuera, P. E., Stefanova, I., Brubaker, L. B., & Hu, F. S. (2013). Recent burning of boreal forests exceeds fire regime limits of the past 10,000 years. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(32), 13055–13060.
- Kirchgeorg, T., Schüpbach, S., Kehrwald, N., McWethy, D., & Barbante, C. (2014). Method for the determination of specific molecular markers of biomass burning in lake sediments. *Organic Geochemistry*, 71, 1–6.
- Kneeshaw, D., Bergeron, Y., & Kuuluvainen, T. (2011). Forest ecosystem structure and disturbance dynamics across the circumboreal forest. *The Sage Handbook of Biogeography*. Sage, Los Angeles, 263–280.
- Kurz, W.A., Shaw, C. H., Boisvenue, C., Stinson, G., Metsaranta, J., Leckie, D., ... Neilson, E. T. (2013). Carbon in Canada's boreal forest — A synthesis. *Environmental Reviews*, 21(4), 260–292. <https://doi.org/10.1139/er-2013-0041>
- Kurz, W.A., Apps, M. J., Stocks, B. J., & Volney, W. (1995). Global climate change: disturbance regimes and biospheric feedbacks of temperate and boreal forests. *Biotic Feedbacks in the Global Climatic System. Will the Warming Feed the Warming*, 119–133.
- Lamb, H. F. (1984). Modern pollen spectra from Labrador and their use in reconstructing Holocene vegetational history. *The Journal of Ecology*, 37–59.
- Lawton, J. H., & Jones, C. G. (1995). Linking Species and Ecosystems: Organisms as Ecosystem Engineers. In *Linking Species & Ecosystems* (pp. 141–150). Springer, Boston, MA. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-1773-3_14
- Lehmann, M. F., Bernasconi, S. M., Barbieri, A., & McKenzie, J. A. (2002). Preservation of organic matter and alteration of its carbon and nitrogen isotope composition during simulated and in situ early sedimentary diagenesis. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 66(20), 3573–3584. [https://doi.org/10.1016/S0016-7037\(02\)00968-7](https://doi.org/10.1016/S0016-7037(02)00968-7)

- Lemprière, T., Kurz, W.A., Hogg, E., Schmoll, C., Rampley, G., Yemshanov, D., ... Blain, D. (2013). Canadian boreal forests and climate change mitigation. *Environmental Reviews*, 21(4), 293–321.
- Levin, S. A. (1998). Ecosystems and the Biosphere as Complex Adaptive Systems. *Ecosystems*, 1(5), 431–436. <https://doi.org/10.1007/s100219900037>
- Lewontin, R. C. (1969). The meaning of stability. (Vol. 22, p. 13). Presented at the Brookhaven symposia in biology.
- Leys, B., Higuera, P. E., McLauchlan, K. K., & Dunnette, P. V. (2016). Wildfires and geochemical change in a subalpine forest over the past six millennia. *Environmental Research Letters*, 11(12), 125003. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/11/12/125003>
- Li, J., & Richter, D. D. (2012). Effects of two-century land use changes on soil iron crystallinity and accumulation in Southeastern Piedmont region, USA. *Geoderma*, 173–174, 184–191. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2011.12.021>
- Li, M., Giorgio, P. A., Parkes, A. H., & Prairie, Y. T. (2015). The relative influence of topography and land cover on inorganic and organic carbon exports from catchments in southern Quebec, Canada. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 120(12), 2562–2578.
- Liu, K.-B. (1990). Holocene Paleoecology of the Boreal Forest and Great Lakes-St. Lawrence Forest in Northern Ontario. *Ecological Monographs*, 60(2), 179–212.
- Lundström, U. S., van Breemen, N., & Bain, D. (2000). The podzolization process. A review. *Geoderma*, 94(2–4), 91–107. [https://doi.org/10.1016/S0016-7061\(99\)00036-1](https://doi.org/10.1016/S0016-7061(99)00036-1)
- Lynch, J. A., Hollis, J. L., & Hu, F. S. (2004). Climatic and landscape controls of the boreal forest fire regime: Holocene records from Alaska. *Journal of Ecology*, 92(3), 477–489.
- Lyons, W. A., Nelson, T. E., Williams, E. R., Cramer, J. A., & Turner, T. R. (1998). Enhanced positive cloud-to-ground lightning in thunderstorms ingesting smoke from fires. *Science*, 282(5386), 77–80.
- Mallik, A., & Kayes, I. (2018). Lichen mated seedbeds inhibit while moss dominated seedbeds facilitate black spruce (*Picea mariana*) seedling regeneration in post-fire boreal forest. *Forest Ecology and Management*, 427, 260–274. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.05.064>

- Mansuy, N., Gauthier, S., & Bergeron, Y. (2013). Afforestation opportunities when stand productivity is driven by a high risk of natural disturbance: a review of the open lichen woodland in the eastern boreal forest of Canada. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*, 18(2), 245–264. <https://doi.org/10.1007/s11027-012-9362-x>
- Marschall, M., & Proctor, M. C. (2004). Are bryophytes shade plants? Photosynthetic light responses and proportions of chlorophyll a, chlorophyll b and total carotenoids. *Annals of Botany*, 94(4), 593–603.
- May, R. M. (1977). Thresholds and breakpoints in ecosystems with a multiplicity of stable states. *Nature*, 269(5628), 471–477. <https://doi.org/10.1038/269471a0>
- McKeague, J. A. (1967). An Evaluation of 0.1 M Pyrophosphate and Pyrophosphate-Dithionite in Comparison with Oxalate as Extractants of the Accumulation Products in Podzols and Some Other Soils. *Canadian Journal of Soil Science*, 47(2), 95–99. <https://doi.org/10.4141/cjss67-017>
- McKenney, D. W., Pedlar, J. H., Lawrence, K., Campbell, K., & Hutchinson, M. F. (2007). Potential impacts of climate change on the distribution of North American trees. *AIBS Bulletin*, 57(11), 939–948.
- Meyers, P. A. (1994). Preservation of elemental and isotopic source identification of sedimentary organic matter. *Chemical Geology*, 114(3–4), 289–302.
- Meyers, P. A. (1997). Organic geochemical proxies of paleoceanographic, paleolimnologic, and paleoclimatic processes. *Organic Geochemistry*, 27(5–6), 213–250.
- Meyers, P. A. (2003). Applications of organic geochemistry to paleolimnological reconstructions: a summary of examples from the Laurentian Great Lakes. *Organic Geochemistry*, 34(2), 261–289.
- Ministère des Ressources naturelles du Québec (2013). Rapport du Comité scientifique chargé d'examiner la limite nordique des forêts attribuables. Secteur des forêts. 148 p.
- Ministère des Ressources naturelles et de la Faune (2008). *Sustainable Management in the Boreal Forest: A Real Response to Environmental Challenges*, Québec, Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction de l'environnement et de la protection des forêts, 51 p.

Ministère du Développement durable, de l'Environnement et de la Lutte contre les changements climatiques (MDDELCC) (2015). *Cible de réduction d'émissions de gaz à effet de serre du Québec pour 2030 – Document de consultation*, 51 pp.

Moen, J., Rist, L., Bishop, K., Chapin, F., Ellison, D., Kuuluvainen, T., ... Warkentin, I. G. (2014). Eye on the taiga: removing global policy impediments to safeguard the boreal forest. *Conservation Letters*, 7(4), 408–418.

Moore, T. R. (1980). The Nutrient Status of Subarctic Woodland Soils. *Arctic and Alpine Research*, 12(2), 147–160. <https://doi.org/10.2307/1550512>

Mourier, B., Poulenard, J., Carcaillet, C., & Williamson, D. (2010). Soil evolution and subalpine ecosystem changes in the French Alps inferred from geochemical analysis of lacustrine sediments. *Journal of Paleolimnology*, 44(2), 571–587. <https://doi.org/10.1007/s10933-010-9438-0>

Neubert, M. G., & Caswell, H. (1997). Alternatives to Resilience for Measuring the Responses of Ecological Systems to Perturbations. *Ecology*, 78(3), 653–665. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1997\)078\[0653:ATRFMT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[0653:ATRFMT]2.0.CO;2)

Nilsson, M.-C., & Wardle, D. A. (2005). Understory vegetation as a forest ecosystem driver: evidence from the northern Swedish boreal forest. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 3(8), 421–428. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2005\)003\[0421:UVAAFE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2005)003[0421:UVAAFE]2.0.CO;2)

Ohtonen, R., & Väre, H. (1998). Vegetation composition determines microbial activities in a boreal forest soil. *Microbial Ecology*, 36(3–4), 328–335.

Oris, F. (2014). Dynamique holocène des feux de forêts à la limite nordique de la forêt commerciale québécoise.

Oris, F., Asselin, H., Finsinger, W., Hély, C., Blarquez, O., Ferland, M.-E., ... Ali, A. A. (2014). Long-term fire history in northern Quebec: implications for the northern limit of commercial forests. *Journal of Applied Ecology*, 51(3), 675–683. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12240>

Pacé, M. (2017). Rôle de la strate des mousses et lichens dans l'établissement et le maintien de milieux ouverts stables en forêt boréale.

- Pacé, M., Fenton, N. J., Paré, D., & Bergeron, Y. (2018a). Differential effects of feather and Sphagnum spp. mosses on black spruce germination and growth. *Forest Ecology and Management*, 415, 10–18.
- Pacé, M., Fenton, N. J., Paré, D., Stefani, F. O. P., Massicotte, H. B., Tackaberry, L. E., & Bergeron, Y. (2018b). Lichens Contribute to Open Woodland Stability in the Boreal Forest Through Detrimental Effects on Pine Growth and Root Ectomycorrhizal Development. *Ecosystems*, 1–13. <https://doi.org/10.1007/s10021-018-0262-0>
- Pan, Y., Birdsey, R. A., Fang, J., Houghton, R., Kauppi, P. E., Kurz, W. A., ... Hayes, D. (2011). A Large and Persistent Carbon Sink in the World's Forests. *Science*, 1201609. <https://doi.org/10.1126/science.1201609>
- Parisien, M.-A., Parks, S. A., Krawchuk, M. A., Little, J. M., Flannigan, M. D., Gowman, L. M., & Moritz, M. A. (2014). An analysis of controls on fire activity in boreal Canada: comparing models built with different temporal resolutions. *Ecological Applications*, 24(6), 1341–1356. <https://doi.org/10.1890/13-1477.1>
- Pausas, J. G., Bradstock, R. A., Keith, D. A., & Keeley, J. E. (2004). Plant Functional Traits in Relation to Fire in Crown-Fire Ecosystems. *Ecology*, 85(4), 1085–1100. <https://doi.org/10.1890/02-4094>
- Payette, S. (1992). Fire as a controlling process in the North American boreal forest. In *A Systems Analysis of the Global Boreal Forest*, 144–169.
- Payette, S., Bhiry, N., Delwaide, A., & Simard, M. (2000). Origin of the lichen woodland at its southern range limit in eastern Canada: the catastrophic impact of insect defoliators and fire on the spruce-moss forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 30(2), 288–305. <https://doi.org/10.1139/x99-207>
- Payette, S., & Delwaide, A. (2003). Shift of Conifer Boreal Forest to Lichen–Heath Parkland Caused by Successive Stand Disturbances. *Ecosystems*, 6(6), 540–550. <https://doi.org/10.1007/PL00021507>
- Payette, S., & Delwaide, A. (2018). Tamm review: The North-American lichen woodland. *Forest Ecology and Management*, 417, 167–183. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.02.043>

- Peters, M. E., & Higuera, P. E. (2007). Quantifying the source area of macroscopic charcoal with a particle dispersal model. *Quaternary Research*, 67(2), 304–310.
- Pisaric, M. F. (2002). Long-distance transport of terrestrial plant material by convection resulting from forest fires. *Journal of Paleolimnology*, 28(3), 349–354.
- Podur, J., & Wotton, M. (2010). Will climate change overwhelm fire management capacity? *Ecological Modelling*, 221(9), 1301–1309.
- Raich, J. W., & Tufekciogul, A. (2000). Vegetation and soil respiration: Correlations and controls. *Biogeochemistry*, 48(1), 71–90. <https://doi.org/10.1023/A:1006112000616>
- Randerson, J. T., Liu, H., Flanner, M. G., Chambers, S. D., Jin, Y., Hess, P. G., ... Welp, L. (2006). The impact of boreal forest fire on climate warming. *Science*, 314(5802), 1130–1132.
- Remy, C. C., Lavoie, M., Girardin, M. P., Hély, C., Bergeron, Y., Grondin, P., ... Ali, A. A. (2017). Wildfire size alters long-term vegetation trajectories in boreal forests of eastern North America. *Journal of Biogeography*, 44(6), 1268–1279.
- Richard, P. (1975). Histoire postglaciaire de la végétation dans la partie centrale du Parc des Laurentides, Québec. *Naturaliste Canadien*.
- Richard, P. J., & Grondin, P. (2009). Histoire postglaciaire de la végétation. *Manuel de Foresterie. 2e Éd. Québec: Éditions MultiMondes*, 170–176.
- Richard, Pierre. (1979). Contribution à l'histoire postglaciaire de la végétation au nord-est de la Jamésie, Nouveau-Québec. *Géographie physique et Quaternaire*, 33(1), 93. <https://doi.org/10.7202/1000324ar>
- Richard, Pierre. (1995). Le couvert végétal du Québec-Labrador il ya 6000 ans BP: essai. *Géographie Physique et Quaternaire*, 49(1), 117–140.
- Roberts, N. (2013). *The Holocene: an environmental history*. John Wiley & Sons.
- Rockström, J., Steffen, W., Noone, K., Persson, Å., Chapin, F. S., Lambin, E., ... Foley, J. (2009). Planetary Boundaries: Exploring the Safe Operating Space for Humanity. *Ecology and Society*, 14(2). Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/26268316>

- Rosa, E. A., York, R., & Dietz, T. (2004). Tracking the Anthropogenic Drivers of Ecological Impacts. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 33(8), 509–512. <https://doi.org/10.1579/0044-7447-33.8.509>
- Rosenfeld, D. (1999). TRMM observed first direct evidence of smoke from forest fires inhibiting rainfall. *Geophysical Research Letters*, 26(20), 3105–3108.
- Rull, V. (2010). Ecology and palaeoecology: two approaches, one objective. *The Open Ecology Journal*, 3(1).
- Ryan, K. C. (2002). Dynamic interactions between forest structure and fire behavior in boreal ecosystems. *Silva Fennica*, 36(1), 13–39.
- Scheffer, M., Bascompte, J., Brock, W. A., Brovkin, V., Carpenter, S. R., Dakos, V., ... & Sugihara, G. (2009). Early-warning signals for critical transitions. *Nature*, 461(7260), 53.
- Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J. A., Folke, C., & Walker, B. (2001). Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, 413(6856), 591–596. <https://doi.org/10.1038/35098000>
- Scheffer, M., & Carpenter, S. R. (2003). Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(12), 648–656. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2003.09.002>
- Scheffer, M., Hirota, M., Holmgren, M., Nes, E. H. V., & Chapin, F. S. (2012). Thresholds for boreal biome transitions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(52), 21384–21389. <https://doi.org/10.1073/pnas.1219844110>
- Schwilk, D. W., & Ackerly, D. D. (2001). Flammability and serotiny as strategies: correlated evolution in pines. *Oikos*, 94(2), 326–336. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2001.940213.x>
- Seidl, R., Rammer, W., & Spies, T. A. (2014). Disturbance legacies increase the resilience of forest ecosystem structure, composition, and functioning. *Ecological Applications*, 24(8), 2063–2077. <https://doi.org/10.1890/14-0255.1>
- Simard, M., Bergeron, Y., & Sirois, L. (1998). Conifer seedling recruitment in a southeastern Canadian boreal forest: the importance of substrate. *Journal of Vegetation Science*, 9(4), 575–582.

- Smol, J. P. (2010). The power of the past: using sediments to track the effects of multiple stressors on lake ecosystems. *Freshwater Biology*, 55(s1), 43–59. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02373.x>
- Sousa, W. P. (1984). The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15(1), 353–391.
- Splawinski, T., Cyr, D., Gauthier, S., Jette, J. ., & Bergeron, Y. (in review). Analyzing risk of regeneration failure in the managed boreal forest of North-western Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*.
- Stocks, B., & Flannigan, M. (2013). *Current fire regimes, impacts and likely changes: Past, Current and Future Boreal Fire Activity in Canada*.
- Terrier, A., Girardin, M. P., Périé, C., Legendre, P., & Bergeron, Y. (2013). Potential changes in forest composition could reduce impacts of climate change on boreal wildfires. *Ecological Applications*, 23(1), 21–35. <https://doi.org/10.1890/12-0425.1>
- Tierney, J., Giosan, L., Donnelly, J., & Shuman, B. (2005). The use of scanning XRF technology in terrestrial paleoclimatology and paleohydrology. Presented at the AGU Fall Meeting Abstracts.
- Tinner, W., Hofstetter, S., Zeugin, F., Conedera, M., Wohlgemuth, T., Zimmermann, L., & Zweifel, R. (2006). Long-distance transport of macroscopic charcoal by an intensive crown fire in the Swiss Alps-implications for fire history reconstruction. *The Holocene*, 16(2), 287–292.
- Tremblay, P., Boucher, J.-F., Tremblay, M., & Lord, D. (2013). Afforestation of Boreal Open Woodlands: Early Performance and Ecophysiology of Planted Black Spruce Seedlings. *Forests*, 4(2), 433–454. <https://doi.org/10.3390/f4020433>
- Trumbore, S., Brando, P., & Hartmann, H. (2015). Forest health and global change. *Science*, 349(6250), 814–818. <https://doi.org/10.1126/science.aac6759>
- Twidwell, D., Allen, C. R., Detweiler, C., Higgins, J., Laney, C., & Elbaum, S. (2016). Smokey comes of age: unmanned aerial systems for fire management. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 14(6), 333–339.

- Ugolini, F. C., Reanier, R. E., Rau, G. H., & Hedges, J. I. (1981). Pedological, isotopic, and geochemical investigations of the soils at the boreal forest and alpine tundra transition in northern Alaska. *Soil Science*, 131(6), 359–375.
- UNEP (2016). UNEP Frontiers 2016 Report: Emerging Issues of Environmental Concern. United Nations Environment Programme, Nairobi.
- UNFCCC (1998). Kyoto Protocol to the United Nations Framework Convention on Climate Change. FCCC/CP/1997/7/Add.1
- UNFCCC (2015). Paris Agreement. FCCC/CP/2015/10/Add.1
- Van der Putten, W. H., Bardgett, R. D., Bever, J. D., Bezemer, T. M., Casper, B. B., Fukami, T., ... Wardle, D. A. (2013). Plant–soil feedbacks: the past, the present and future challenges. *Journal of Ecology*, 101(2), 265–276. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12054>
- Viau, A. E., & Gajewski, K. (2009). Reconstructing Millennial-Scale, Regional Paleoclimates of Boreal Canada during the Holocene. *Journal of Climate*, 22(2), 316–330. <https://doi.org/10.1175/2008JCLI2342.1>
- Viereck LA, Johnston WF (1990) *Picea mariana* (Mill.) B.S.P. In: Burn RM, Honkala BH (tech coordinators) Silvics of North America, vol 1, Conifers. Agric Hand Book 654. USDA, Forest Service, Washington, District of Columbia, pp 227–237
- Vigen, T. (2015). *Spurious correlations*. Hachette Books.
- Vogt, K. A., Vogt, D. J., Brown, S., Tilley, J. P., Edmonds, R. L., Silver, W. L., & Siccamo, T. G. (1995). Dynamics of forest floor and soil organic matter accumulation in boreal, temperate, and tropical forests. *Soil Management and the Greenhouse Effect*, 159–178.
- Volney, W. J. A., & Fleming, R. A. (2000). Climate change and impacts of boreal forest insects. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 82(1), 283–294. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(00\)00232-2](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(00)00232-2)
- Wachenfeldt, E. von, & Tranvik, L. J. (2008). Sedimentation in Boreal Lakes—The Role of Flocculation of Allochthonous Dissolved Organic Matter in the Water Column. *Ecosystems*, 11(5), 803–814. <https://doi.org/10.1007/s10021-008-9162-z>

- Wackernagel, M., & Rees, W. (1998). *Our ecological footprint: reducing human impact on the earth* (Vol. 9). New Society Publishers.
- Walker, B., & Meyers, J. (2004). Thresholds in ecological and social–ecological systems: a developing database. *Ecology and Society*, 9(2).
- Wardle, D. A., & Parkinson, D. (1990). Interactions between microclimatic variables and the soil microbial biomass. *Biology and Fertility of Soils*, 9(3), 273–280. <https://doi.org/10.1007/BF00336239>
- Weber, M. G., & Flannigan, M. D. (1997). Canadian boreal forest ecosystem structure and function in a changing climate: impact on fire regimes. *Environmental Reviews*, 5(3–4), 145–166. <https://doi.org/10.1139/a97-008>
- White, P. S. (1979). Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. *The Botanical Review*, 45(3), 229–299. <https://doi.org/10.1007/BF02860857>
- White, P. S., & Pickett, S. T. (1985). Natural disturbance and patch dynamics: An introduction. *Unknown Journal*, 3–13.
- Whitlock, C., & Larsen, C. (2002). Charcoal as a fire proxy. In *Tracking environmental change using lake sediments* (pp. 75–97). Springer.
- Willis, K. J., Braun, M., Sümegi, P., & Tóth, A. (1997). Does soil change cause vegetation change or vice versa? a temporal perspective from hungary. *Ecology*, 78(3), 740–750. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1997\)078\[0740:DSCCVC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[0740:DSCCVC]2.0.CO;2).
- World Bank (2014). *Turn Down the Heat: Confronting the New Climate Normal*. Washington, DC: World Bank. License: Creative Commons Attribution—NonCommercial—NoDerivatives 3.0 IGO (CC BY-NC-ND 3.0 IGO).
- Wotton, B. M., Nock, C. A., & Flannigan, M. D. (2010). Forest fire occurrence and climate change in Canada. *International Journal of Wildland Fire*, 19(3), 253–271.
- Wu, C., Venevsky, S., Sitch, S., Yang, Y., Wang, M., Wang, L., & Gao, Y. (2017). Present-day and future contribution of climate and fires to vegetation composition in the boreal forest of China. *Ecosphere*, 8(8).

Zimov, S. A., Chuprynin, V., Oreshko, A., Chapin III, F., Reynolds, J., & Chapin, M. (1995).
Steppe-tundra transition: a herbivore-driven biome shift at the end of the Pleistocene.
The American Naturalist, 146(5), 765–794

Résumé

Afin de mieux appréhender l'ouverture actuelle de la forêt boréale au nord du Québec et d'identifier les facteurs qui en sont responsables, cette thèse a étudié la dynamique, la stabilité et la résilience des deux types d'écosystèmes forestiers en jeu dans la zone de transition, au cours du temps. Ces écosystèmes, les pessières à mousses, denses, et les pessières à lichens, beaucoup moins denses (dites « ouvertes »), partagent la même espèce ligneuse dominante (*Picea mariana*). La thèse s'est concentrée sur le développement d'outils géochimiques innovants en paléoécologie permettant de retracer la structure et la composition présentes et passées des écosystèmes terrestres, puis sur la reconstruction du régime des feux par analyses de charbons. Elle démontre dans un premier temps que les deux écosystèmes ont des sols aux propriétés physico-chimiques distinctes, et sont entretenus par les interactions sol-végétation-climat. Le deuxième volet montre que les enregistrements chimiques sont également différents dans les sédiments récents de lacs d'étude, selon s'ils sont entourés de pessières à mousses ou à lichens. Grâce aux proxys géochimiques calibrés, le troisième chapitre reconstruit l'histoire de la végétation et des feux au cours de l'Holocène. Il met en évidence une rupture majeure dans la structure des écosystèmes, observée vers 4500-4000 ans calibrés avant présent, et permet de conclure à une ouverture de la forêt boréale à cette période en raison d'une augmentation de la fréquence de feux. La stabilité précaire des états actuels est mise en perspective avec le contexte présent d'augmentation des feux dans la région et les mesures d'aménagement à adapter en conséquence.

Mots Clés

Dynamique forestière, Paléoécologie, Biogéochimie, Régime des feux, Forêt boréale, Changements globaux

Abstract

In order to better figure out the ongoing transition of the boreal forest in northern Quebec and to identify the responsible factors, this thesis studied the dynamics, stability and resilience of the two forest ecosystems at stake, over time. These ecosystems, the closed-canopy dense moss forest and the open lichen woodland, share the same dominant tree species (black spruce, *Picea mariana*). The thesis focused on the development of innovative geochemical tools in palaeoecological studies that could track present and past terrestrial ecosystem structure and composition, and then focused on the reconstruction of past fire regimes through lacustrine charcoal analyses. A first step demonstrated that the soils of both ecosystems displayed distinct physical and chemical properties and are maintained by the feedback interactions in the soil-vegetation-climate system. The second step showed that modern sediments of study lakes recorded variations in their chemical composition depending on whether they were surrounded by moss forest or lichen woodland. Using the so calibrated geochemical proxies, the third chapter reconstructed the vegetation and fire histories during the Holocene. A major disruption in ecosystem structure was evidenced 4500-4000 years calibrated before present and led to the conclusion of a boreal forest opening at that time due to an increase in fire frequency. The precariousness of the present states stability is discussed in light with the current context of fire increase in the study region and suggests that forest management should be adapted consequently.

Keywords

Forest dynamics, Paleoecology, Biogeochemistry, Fire regime, Boreal Forest, Global changes