



**Réponse à long terme des communautés végétales aux
changements climatiques et à l'herbivorisme par la
Grande Oie des neiges dans les milieux humides de la
tundra du Haut-Arctique canadien**

Mémoire

Charles Gignac

Maîtrise en biologie végétale - avec mémoire

Maître ès sciences (M. Sc.)

Québec, Canada

© Charles Gignac, 2022

**Réponse à long terme des communautés végétales aux
changements climatiques et à l'herbivorisme par la
Grande Oie des neiges dans les milieux humides de la
tundra du Haut-Arctique canadien**

Mémoire

Charles Gignac

Sous la direction de :

Line Rochefort, directrice de maîtrise
Gilles Gauthier, codirecteur de maîtrise

Résumé

L'augmentation des températures et de la fréquence des dépositions azotées remarquées en Arctique depuis la fin du 20^e siècle pourrait radicalement changer la disponibilité en nutriments pour la végétation de la toundra. Par ailleurs, les herbivores sont reconnus pour imposer une forte pression sur cette végétation via le broutement. Ce projet vise donc à déterminer au cours des deux dernières décennies (2003-2019): 1) quel phénomène entre le réchauffement climatique et les dépositions azotées transforme le plus la végétation des milieux humides de toundra ainsi que 2) quelle est la réponse temporelle de la végétation à une augmentation de la disponibilité en nutriments et 3) quel est l'impact du broutement sur la végétation en fonction du réchauffement climatique et des dépositions azotées. Une expérience de fertilisation simulant les apports en nutriments du réchauffement climatique et des dépositions azotées a été menée pendant 17 années dans les milieux humides de l'île Bylot, un site d'alimentation estivale de la Grande Oie des neiges dans le Haut-Arctique canadien. En plus de la fertilisation, des exclos ont été installés afin de soustraire une partie de la végétation à l'herbivorisme des oies. Nous avons constaté que les effets du réchauffement climatique sont plus importants que ceux des dépositions azotées et favorisent la transition d'une toundra à mousses vers une toundra à plantes graminoides. Cependant, cette transition était soumise à un décalage temporel allant jusqu'à 17 années, ce qui suggère une libération des nutriments par la décomposition des parties inférieures du tapis de mousse. Pour sa part, le broutement par les oies diminue davantage la productivité primaire et la litière des plantes graminoides que l'effet négatif du piétinement sur la croissance des mousses. Ainsi, l'herbivorisme par la Grande Oie des neiges favorise la stabilité des milieux humides de toundra dominés par les mousses en réponse au réchauffement climatique.

Abstract

The increase in temperature and frequency of nitrogen deposition observed in the Arctic since the end of the 20th century could radically change the availability of nutrients for tundra vegetation. Moreover, herbivores are known to impose a strong pressure on this vegetation via grazing. This project aims to determine over the last two decades (2003-2019): 1) which phenomenon between global warming and nitrogen deposition is most likely to transform the vegetation of tundra wetlands; 2) what is the temporal response of vegetation to an increase in nutrient availability, and 3) what is the impact of grazing on vegetation in the context of global warming and nitrogen deposition. A fertilization experiment simulating nutrient contributions from global warming and nitrogen deposition was conducted for 17 years in the tundra wetlands of Bylot Island, a summer feeding site for Greater Snow Goose in the Canadian High Arctic. In addition to fertilization, exclosures were installed to prevent goose grazing and grubbing on the above and below ground vegetation. Results showed that over the past 17 years, the effects of global warming are more important than those of nitrogen deposition and promote the transition from moss-dominated tundra wetlands to graminoid-dominated tundra wetlands. However, this transition was subject to a time lag of up to 17 years, suggesting a release of nutrients via decomposition of the lower parts of the moss mat. On the other hand, goose grazing decreased primary productivity and litter biomass of graminoid plants more than trampling on moss growth. Thus, grazing by Greater Snow Geese promotes the stability of moss-dominated tundra wetlands in response to global warming.

Table des matières

RÉSUMÉ	II
ABSTRACT	III
TABLE DES MATIÈRES	IV
LISTE DES FIGURES	VI
LISTE DES TABLEAUX	VIII
REMERCIEMENTS	X
AVANT-PROPOS	XI
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
CARACTÉRISTIQUES DE LA TOUNDRA	2
RÉCHAUFFEMENT DE LA TOUNDRA	3
LES DÉPOSITIONS AZOTÉES	6
EXPÉRIENCES DE FERTILISATION EN ARCTIQUE	8
RELATION PLANTES-HERBIVORES DE LA TOUNDRA	9
<i>L'herbivorisme</i>	9
<i>Les herbivores de la toundra</i>	10
<i>Réchauffement climatique et herbivorisme</i>	11
<i>Dépôts azotés et herbivorisme</i>	13
LA GRANDE OIE DES NEIGES ET L'ÎLE BYLOT	13
<i>Historique démographique</i>	13
<i>Sites estivaux dans le Haut-Arctique canadien</i>	15
OBJECTIF DU MÉMOIRE	16
ORGANISATION DU MÉMOIRE	17
CHAPITRE 1	20
RÉSUMÉ	21
ABSTRACT	22
INTRODUCTION	23
METHOD	24
<i>Study area</i>	24
<i>Experimental design and fertilization</i>	25
<i>Annual primary productivity (APP)</i>	27
<i>Vegetation composition</i>	28
<i>Chemical analysis</i>	28
<i>Decomposition rates</i>	28
<i>Statistical analysis</i>	29
RESULTS	30
<i>Annual primary productivity</i>	30
Fertilization effect	30
Temporal effect	31
<i>Vegetation composition</i>	32

<i>Nutrient concentration</i>	34
Fertilization effect	34
Temporal effect	35
<i>Decomposition rates</i>	38
DISCUSSION	38
<i>Nitrogen deposition vs. global warming</i>	38
<i>Lag in the response time</i>	40
CONCLUSION	42
CHAPITRE 2	43
THE GREATER SNOW GOOSE: AN UNEXPECTED RESCUER OF THE TUNDRA VEGETATION AGAINST CLIMATE CHANGE?	43
RÉSUMÉ	44
ABSTRACT	45
INTRODUCTION	46
<i>Study area</i>	48
<i>Experimental design</i>	49
<i>Annual primary productivity (APP)</i>	51
<i>Vegetation composition</i>	52
<i>Statistical analyses</i>	52
RESULTS	53
<i>Annual primary productivity (APP) and litter biomass</i>	53
<i>Plant abundance and diversity</i>	56
<i>Nitrogen concentration</i>	57
DISCUSSION	59
<i>Annual primary productivity (APP) and litter biomass</i>	59
<i>Plant diversity</i>	60
<i>Nitrogen concentration</i>	61
CONCLUSION	62
CONCLUSION GÉNÉRALE	63
SYNTHÈSE	64
LIMITES DE L'ÉTUDE	65
APPORTS ET IMPLICATIONS	66
BIBLIOGRAPHIE	68
ANNEXE 1	85
ANNEXE 2	88
ANNEXE 3	94

Liste des figures

Introduction générale

Figure 1.1 Les herbivores influencent la dynamique de l'écosystème par leurs stratégies d'alimentation et par les altérations physiques de l'habitat. Ces impacts se répercutent dans l'écosystème, ce qui entraîne des changements à long terme dans les cycles biogéochimiques des sols, des sédiments et de l'eau.....	10
Figure 1.2 Carte de la répartition et du corridor de migration de la Grande Oie des neiges sur le continent nord-américain.....	14
Figure 1.3 Quantité annuelle de biomasse broutée par les oies dans les milieux humides de la Vallée Qarlikturvik, principal site d'élevage des jeunes chez les oies de l'île Bylot.....	15
Figure 1.4 17e année de fertilisation annuelle d'une parcelle dès le début de la saison de croissance des végétaux. Chaque parcelle est subdivisée en deux sous-parcelles dont l'une a été exposée au broutement chronique de la Grande Oie des neiges pendant 14 ans et l'autre a été protégée à l'aide d'un grillage métallique. Les deux sous-parcelles ont été protégées du broutement à la 17e année pour permettre l'échantillonnage de la végétation cette année-là.....	18
Figure 1.5 Plan conceptuel de la recherche.....	19

Chapitre 1

Figure 2.1 Location of the six experimental blocks located in the wetlands of the Qarlikturvik glacial valley, on Bylot Island.....	26
Figure 2.2 A) Annual primary productivity of graminoids separated by taxonomic groups; B) Annual primary productivity of mosses; according to fertilization treatments after 17 years of experimentation in the tundra wetlands of Bylot Island.....	30
Figure 2.3 A) Annual primary productivity of graminoids; B) Annual primary productivity of mosses; after 2, 5, and 17 years of experimentation according to fertilization treatments in the tundra wetlands of Bylot Island.....	31
Figure 2.4 Results of the principal component analysis (PCA) on the plant composition of 42 plots with different fertilization treatments after 17 years of experimentation in tundra wetlands of Bylot Island, Nunavut.....	33
Figure 2.5 A) Nitrogen concentration; B) Phosphorus concentration; according to fertilization treatments and taxonomic groups after 17 years of experimentation in the tundra wetlands at Bylot Island.....	35
Figure 2.6 A) A) Nitrogen concentration of graminoid plants; B), Phosphorus concentration of graminoid plants; C) Nitrogen concentration of mosses; D) Phosphorus concentration of mosses; according to fertilization treatments after 2, 5, and 17 years of experimentation in the tundra wetlands at Bylot Island.....	36

Chapitre 2

Figure 3.1 Location of the six experimental blocks located in the tundra wetlands of the Qarlikturvik glacial valley, on Bylot Island.....	50
Figure 3.2 A) A) Annual primary productivity of graminoids separated by taxonomic groups and B) Annual primary productivity of mosses according to fertilization treatments after 17 years of nutrient addition and in presence of of nutrient addition and in presence of absence of goose grazing in the tundra wetlands of Bylot Island.....	54

Figure 3.3 A) Litter biomass and B) Proportion of graminoids in total APP (graminoid and moss combined) according to fertilization treatments after 17 years of nutrient addition and in presence or absence of goose grazing in the tundra wetlands of Bylot Island.....55

Figure 3.4 4 Mean species or taxonomic group cover between subplots accessible or protected from goose grazing after 14 years (n = 84 subplots) in the tundra wetlands at Bylot Island.....57

Figure 3.5 Nitrogen concentration of the two graminoid families according to fertilization treatments after 17 years of fertilization and in presence and absence of goose grazing in the tundra wetlands of Bylot Island.....58

Annexe 1

Figure 1 Estimation de la population de la Grande Oie des neiges pendant la période de halte migratoire printanière dans le sud du Québec.....86

Annexe 2

Figure 1 Decomposition rates of the organic matter according to fertilization treatments after 17 years of experimentation in the tundra wetlands at Bylot Island.....92

Figure 2 Precipitation (mm) and mean daily temperature (°C) for summer 2004 (Year 2), 2007 (Year 5) and 2019 (Year 16) at Bylot Island. The average daily temperature for the summer of 2004 was 3.6°C, for the summer of 2007 was 4.7°C and for the summer of 2019 was 11.1°C. Precipitation for the summer of 2004 was 141.5 mm for 30 rainy days, was 62.7 mm for 26 rainy days for the summer of 2007 and was 71.8 mm for 32 rainy days for the summer of 2019.....93

Annexe 3

Figure 1 Species richness (S), Shannon index (H), and Simpson index (D) in according to fertilization treatments after 17 years of nutrient additions and in presence and absence of goose grazing in the tundra wetlands of Bylot Island95

Liste des tableaux

Chapitre 1

Tables 2.1 Results of linear mixed models and *a priori* contrasts to evaluate the effect of fertilization, graminoid taxonomic group (*Carex*, *Eriophorum*, Poaceae), time (2, 5 and 17 years), and two-way interactions on the annual primary productivity (APP) of graminoid plants and mosses in an experiment conducted in the tundra wetlands of Bylot Island32

Tables 2.2 Variation in plant species cover (%) by vegetation strata for each fertilization treatment between year 2 and year 17 of the experiment in the tundra wetlands of Bylot Island34

Table 2.3 Results of linear mixed models and *a priori* contrasts to evaluate the effect of fertilization, graminoid families (Cyperaceae and Poaceae), time (2, 5 and 17 years), and two-way interactions on the N and P concentration of graminoid plants and mosses in an experiment conducted in the tundra wetlands of Bylot Island.....37

Chapitre 2

Tables 3.1 Results of linear mixed models to evaluate the effect of fertilization, grazing, graminoid taxonomic group (*Carex*, *Eriophorum*, Poaceae), two-way and three-way interactions on the net annual primary productivity (APP) of graminoid plants and mosses, on the litter biomass and on the proportion of graminoids in total APP in an experiment conducted in the tundra wetlands of Bylot Island55

Table 3.2 Results of linear mixed models to evaluate the effect of fertilization, grazing, and two-way interactions on the species richness, the Shannon and Simpson indexes in an experiment conducted in the tundra wetlands of Bylot Island.....59

Table 3.3 Results of linear mixed models to evaluate the effect of fertilization, grazing, graminoid families (Cyperaceae and Poaceae), two-way and three-way interactions on the nitrogen concentration of the aerial parts in an experiment conducted in the tundra wetlands of Bylot Island.....58

Annexe 1

Tableau 1 Évolution du projet avec l'ajout de l'effet du broutement et le délaissement de six traitements de fertilisation pour la présente étude.....87

Annexe 2

Table 1 List of plant species encountered in the surveyed plots of the tundra wetlands of the Qarlikturvik Glacial Valley on Bylot Island during summer 2019.....89

Table 2. Factor loading of each species analyzed by the PCA. Only the first four axes are shown.....90

Results of linear mixed models and *a priori* contrasts to evaluate the effect of fertilization on the decomposition rates of organic matter mosses in an experiment conducted in the tundra wetlands of Bylot Island.....91

*Au printemps, Tipasa est habitée par les dieux
et les dieux parlent dans le soleil et l'odeur
des absinthes, la mer cuirassée d'argent, le
ciel bleu écru, les ruines couvertes de fleurs
et la lumière à gros bouillons dans les amas
de pierres. A certaines heures, la campagne
est noire de soleil.*

Albert Camus,
Noces à Tipasa.

Remerciements

La réalisation de ce mémoire n'aurait pas été possible sans le concours de nombreuses personnes. En premier lieu, je tiens à remercier mes deux directeurs de recherche soit Line Rochefort et Gilles Gauthier pour tout le support que vous m'avez apporté. Merci à vous deux de m'avoir fait confiance et de m'avoir accueilli dans chacune de vos grandes et belles familles de recherches. Merci Line d'avoir guidé la petite oie désorientée que j'étais à mon arrivée sur Bylot. Je suis chanceux d'avoir pu profiter de ton enseignement et de toutes les connaissances que tu n'hésites pas à partager. Tu es un modèle de détermination et d'accomplissement pour moi. Merci Gilles pour ta grande rigueur scientifique et pour tes judicieux conseils qui ont su guider ma réflexion tout au long du projet. Vous avez su me partager votre amour pour l'Arctique et j'en serai toujours grandement reconnaissant.

Je dois également remercier les autres chercheurs qui ont permis la réalisation de ce projet, Esther Lévesque et Vincent Maire. En plus de vos conseils, votre assistance dans le maintien annuel des traitements de fertilisation a été primordiale. Merci aussi à Pierre Legagneux, Dominique Fauteux, Luc Bélanger, Stéphane Boudreau et Jean-Pierre Tremblay pour vos différents commentaires et suggestions d'analyses et d'interprétation. Je ne peux également pas passer sous silence l'incroyable support qu'il m'a été offert par les différentes professionnelles de recherches. Un énorme merci à Claire Boismenu, Marie-Christine Cadieux, Kathy Pouliot, Mélina Guéné-Nanchen, Sandrine Hogue-Hugron et Marie-Claire LeBlanc. Je veux aussi remercier Rémy Pouliot et Mylène Marchand-Roy qui ont chacun pavé la voie de cette étude à l'aide de leur maîtrise respective également dans les milieux humides de l'Île Bylot.

Un énorme merci aux équipes terrain à l'île Bylot lors de l'été 2019 et tout particulièrement à François Tanguay, qui a traversé à mes côtés les différentes épreuves que l'on retrouve dans les polygones de tourbes. Je veux également remercier Lucas Deschamps, Élisabeth Hardy-Lachance, Véronique Roy-Blais, Bryan Mayhew et Gabriel Bergeron pour votre aide à différentes étapes de l'expérimentation. Merci aussi à Marianne Valcourt, Mathilde Poirier, Louis Moisan et toutes les autres personnes d'avoir enduré avec moi le fameux « démotage » dans la chaleur étouffante du sauna. Merci aussi à tous mes collègues du GRET, Meike Lemmer, Pascal Guérin, Christine Isabel, Mélina Guéné-Nanchen, Sebastian Gutierrez et mes collègues du labo Gauthier/Legagneux (The Winneux lab), Frédéric Letourneux, Thierry Grandmont, Frédéric Dulude, Maeliss Hoarau, Ilona Grentzmann pour vos précieuses idées, suggestions et bons moments.

Avant-propos

Ce mémoire de maîtrise a pour but de déterminer l'évolution des communautés végétales des milieux humides de toundra du Haut-Arctique canadien sous l'effet du réchauffement climatique, des dépositions azotées et du broutement par la Grande Oie des neiges au cours des 17 dernières années. Il s'inscrit dans le contexte d'un projet de recherche en équipe du Fonds de recherche du Québec - Nature et technologies (FRQNT) et de subventions accordées à Line Rochefort et Gilles Gauthier par le Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG). Il est mené en collaboration avec l'Université du Québec à Trois-Rivières (UQTR). Le projet fut initié en 2003 dans le cadre de la maîtrise de Rémy Pouliot (fertilisation) et s'est poursuivi en 2006 dans le cadre de la maîtrise de Mylène Marchand-Roy (fertilisation et broutement). Par la suite, le maintien jusqu'en 2019 du dispositif expérimental a été possible grâce au soutien de Gilles Gauthier, d'Esther Lévesque (professeure à l'Université du Québec à Trois-Rivières) et du Centre d'études nordiques (CEN), notamment grâce au soutien financier de l'Étude du plateau continental polaire (Ressources naturelles du Canada) et du Programme de formation scientifique dans le Nord du Gouvernement du Canada.

Ce mémoire est composé d'une introduction générale suivie de deux chapitres rédigés sous forme d'articles scientifiques en anglais. Ces deux chapitres seront soumis à des revues scientifiques internationales. De plus, le mémoire se termine par une conclusion générale. Je suis l'auteur principal de tous les chapitres. Cependant, le concours de Line Rochefort (ma directrice de maîtrise) et de Gilles Gauthier (mon codirecteur de maîtrise) a été essentiel à la réalisation de chacune des étapes de ce mémoire. En tant que premier auteur, je fus responsable du développement des hypothèses de recherches et des prédictions, de l'élaboration du protocole d'échantillonnage, de la récolte de données sur le terrain, des manipulations en laboratoire, de la compilation et de l'analyse des données, ainsi que de la rédaction des chapitres.

Les chercheurs qui seront coauteurs des deux articles sont :

- Line Rochefort, directrice de maîtrise, professeure titulaire au département de phytologie de l'Université Laval
- Gilles Gauthier, codirecteur de maîtrise, professeur titulaire au département de biologie de l'Université Laval

INTRODUCTION GÉNÉRALE

La toundra humide est l'un des écosystèmes où la disponibilité en éléments nutritifs pour la végétation y est la plus faible, principalement sous l'effet des basses températures et du manque de disponibilité en éléments nutritifs ce qui restreint la productivité primaire de la toundra (Mack et al. 2004). Cependant, cette contrainte en nutriments pourrait radicalement changer en réponse aux changements climatiques, principalement sous l'effet de l'augmentation des températures (Jiang et al. 2016) et de la fréquence des dépositions azotées (Choudhary et al. 2016) remarquées en Arctique depuis la fin du XXe siècle. De plus, la croissance des végétaux de la toundra peut également être limitée par les herbivores qui sont reconnus pour imposer une forte pression sur cette végétation via le broutement (Post et al. 2009). Ainsi, dans le contexte actuel du réchauffement climatique planétaire, mieux comprendre les interactions entre le changement de la disponibilité en éléments nutritifs et l'herbivorisme est primordial pour obtenir un portrait plus juste de l'évolution de la végétation de la toundra humide dans les prochaines décennies.

Caractéristiques de la toundra

La lumière du jour constante en été, l'obscurité constante en hiver, un faible angle d'incidence des rayons du soleil, de basses températures, un minimum d'abri et la présence du pergélisol sont des facteurs qui, combinés, constituent les conditions que nous reconnaissons comme étant caractéristiques des écosystèmes arctiques (Remmert 1980). En plus de ces conditions, la productivité primaire des végétaux est limitée par une courte saison de croissance, des précipitations peu abondantes, l'humidité du sol qui varie grandement et une disponibilité restreinte en éléments nutritifs (Billings & Monney 1968). Cette restriction en éléments nutritifs dans l'Arctique est le résultat direct des processus de décomposition et de renouvellement des nutriments qui y sont très lents (Chapin et al. 1980, Neff et al. 2002, Mack et al. 2004). Une décomposition lente amène une plus grande accumulation de matière organique dans le sol et diminue aussi le taux de minéralisation des nutriments. Tout comme pour la croissance des végétaux, plusieurs facteurs limitent le taux de décomposition. Alors que la température est le plus important indicateur des taux de décomposition dans les écosystèmes arctiques (Heal et al. 1981, Mikan et al. 2002), l'humidité est également un facteur critique aux processus de décomposition de la toundra. Ainsi, plus un sol a une forte teneur en humidité, plus la décomposition diminue (Chapin et al. 1993). Cette diminution est le résultat de l'effet de la saturation en eau et donc de la pauvre aération du sol qui est essentielle aux métabolismes microbiens (Nadelhoffer et al. 1992, Shaver et al. 2006).

La majeure partie des éléments nutritifs des plantes de la toundra se trouve immobilisée dans la matière organique qui se décompose à un rythme faible (Shaver et al. 1992). L'azote est considéré comme l'élément le plus limitant de la croissance des plantes dans plusieurs écosystèmes arctiques (Nadelhoffer et al. 1991, Lett &

Michelsen 2014). Le phosphore est également un élément important pour la croissance des plantes de toundra. Tout comme l'azote, le phosphore peut devenir limitant pour la végétation en raison des variations saisonnières élevées de sa disponibilité (Shaver & Chapin 1995, Hobbie & Gough 2002, Giesler et al. 2012).

La végétation arctique est adaptée à cet écosystème limité en éléments nutritifs. En effet, les plantes utilisent de façon efficace les ressources disponibles en contrôlant l'allocation et la translocation des nutriments vers les racines ou les tiges, en fonction de leur disponibilité dans l'écosystème (van Wijk et al. 2003). Par ailleurs, la croissance lente des plantes de toundra leur permet de s'adapter à la faible disponibilité en nutriments en étalant dans le temps les besoins nutritifs et en réduisant la perte de leurs tissus (van Wijk et al. 2003). De plus, plusieurs plantes de toundra vont court-circuiter l'étape de la décomposition et de la minéralisation de l'azote essentiel à la synthèse d'acides aminés en absorbant directement les acides aminés libres présents dans le sol (Kielland 1994). Finalement, les associations ectomycorhiziennes et endomycorhiziennes sont fréquentes chez les plantes de toundra (Miller 1982, Iversen et al. 2015). Les mycorhizes améliorent l'absorption du phosphore (Tinker 1978) et de l'azote (Stribley & Read 1974) par les plantes en augmentant la surface de contact des racines (Gianinazzi-Pearson & Gianinazzi 1983).

Par ailleurs, il est important de noter que les écosystèmes arctiques sont caractérisés par une forte abondance de mousses et de lichens. L'abondance de mousses et autres plantes vasculaires s'accroît avec l'augmentation de la latitude, alors que la richesse en espèces de plantes vasculaires diminue fortement (Jagerbrand et al. 2006). Les mousses possèdent plusieurs caractéristiques clés qui leur permettent de persister dans les régions froides, notamment un degré élevé de plasticité phénotypique, une tolérance à la dessiccation et une capacité à passer rapidement d'un état métabolique actif à la dormance (Turetsky et al. 2012). Cependant, les conditions abiotiques et biotiques présentes plus haut et caractéristiques de la toundra pourraient être profondément perturbées par le réchauffement climatique.

Réchauffement de la toundra

Les changements climatiques sont parmi les menaces les plus graves qui pèsent sur les écosystèmes arctiques (IPCC 2013). Depuis la fin du 20^e siècle, la température moyenne planétaire a augmenté d'environ 0,8 °C, alors que l'Arctique s'est réchauffé de 2 à 3 °C au cours de la même période (Post et al. 2019). De plus, d'ici 2050, les températures moyennes en Arctique devraient augmenter de 4 °C (Overland et al. 2019). La toundra se réchauffe plus rapidement en raison d'un réseau de rétroactions positives entre la température régionale, la vapeur d'eau atmosphérique, l'albédo et les variations associées à l'épaisseur de la neige et à l'étendue de la

glace de mer (Chapin et al. 2005, Serreze & Francis 2006). S'il est reconnu que les milieux humides nordiques emmagasinent plus de 50 % du carbone organique du sol à l'échelle mondiale (Hugelius et al. 2013), le réchauffement climatique en Arctique pourrait accentuer les émissions nettes de méthane (CH₄) provenant de ces milieux humides à la suite de la fonte du pergélisol (Schoor et al. 2015, Hugelius et al. 2020). De plus, les changements de la composition des espèces de plantes vasculaires, parallèlement à l'augmentation de la teneur en eau du sol, pourraient favoriser la méthanogénèse (Strom et al. 2012) et ainsi contribuer aux émissions de carbone dans l'atmosphère (McGuire et al. 2009). Cependant, d'autres études suggèrent que l'augmentation des températures et des précipitations dans les régions arctiques et subarctiques pourrait favoriser la productivité des sphaignes et donc la séquestration du carbone dans la tourbe (Lamarre et al. 2012, Gallego-Sala et al. 2018, Magnan et al. 2021).

Les effets du réchauffement de l'Arctique sur l'écosystème de la toundra sont complexes et diversifiés. La phénologie de nombreuses espèces animales et végétales de la toundra, c'est-à-dire les variations des phénomènes périodiques en fonction du climat, a été largement affectée par le réchauffement des températures (Post et al. 2019). À travers l'Arctique, les récents changements phénologiques des plantes ont entraîné des saisons de croissance plus longues et des saisons de floraison plus courtes en raison de la sensibilité à la chaleur de plusieurs espèces (Prevey et al. 2019). À l'échelle de la communauté, ces changements dans la phénologie des plantes peuvent avoir des conséquences sur les relations trophiques supérieures. Dans les environnements hautement saisonniers tels que la toundra, la reproduction par les vertébrés est programmée pour coïncider avec la période où les ressources sont les plus abondantes. Par contre, au fur et à mesure que la phénologie des plantes est modifiée en réponse au réchauffement climatique, il existe un risque de décalage entre le pic de demande en ressources par les herbivores et le pic de disponibilité des ressources (Post & Forchhammer 2008), un phénomène connu sous le nom de *trophic mismatch*, et qui peut avoir des conséquences majeures sur le succès reproducteur des animaux (Durant et al. 2007).

Il a également été démontré que le réchauffement climatique affecte la qualité des tissus végétaux pour les herbivores. Dans leur étude Doiron et al. (2014) ont montré qu'une augmentation expérimentale de la température en Arctique de 1 à 2 °C provoque une accélération du déclin saisonnier de la qualité nutritive des plantes et entraîne une diminution de leur concentration d'azote. Ainsi, le réchauffement à court terme avait un impact négatif sur la qualité nutritive des plantes pour les herbivores. Ces changements dans la qualité nutritive de la végétation disponible pour les herbivores en lien avec le réchauffement climatique s'observent également dans de nombreuses régions subarctiques et arctiques (Jonsdottir et al. 2005, Lameris et al. 2017, Zamin et al. 2017).

Au cours des dernières décennies, l'observation par satellite a montré que la toundra se verdissait en raison du réchauffement climatique (Jiang et al. 2016, Ju & Masek 2016, Myers-Smith et al. 2020). Selon l'étude de Park et al. (2016), le verdissement (augmentation de la productivité) de la toundra est survenu sur une superficie 20 fois supérieure à celle où l'on observe un brunissement (diminution de la productivité). Ce verdissement s'explique en partie par une augmentation de la couverture végétale et une diminution du sol nu (Elmendorf et al. 2012). En outre, ce verdissement se manifeste par un changement de la composition des communautés végétales de la toundra. Le cas typique est l'expansion rapide vers le nord de la répartition des arbustes (Myers-Smith et al. 2011, McManus et al. 2012). Elmendorf et al. (2012) ont également noté une augmentation de la couverture des plantes graminoides. Par contre, d'autres groupes fonctionnels, comme les mousses et les lichens, ont tendance à diminuer en abondance et en couverture en relation aux effets directs et indirects du réchauffement climatique (Lang et al. 2012, Alatalo et al. 2015, Vuorinen et al. 2017, Chagnon & Boudreau 2019, Bjorkman et al. 2020).

Ainsi, le réchauffement climatique peut modifier considérablement la composition des communautés végétales, mais ses effets sur la biodiversité locale sont difficiles à prévoir (Gruner et al. 2017), puisqu'elle résulte de deux processus opposés, soit les pertes et les gains d'espèces (*c.-à-d.* les extinctions locales et la colonisation). Certaines études ont établi un lien entre le réchauffement climatique et les gains d'espèces à l'échelle locale à la suite de la colonisation et de l'expansion de l'aire de répartition d'espèces adaptées au réchauffement (Chen et al. 2011, Pauli et al. 2012). À l'opposé, d'autres études ont trouvé des preuves de pertes d'espèces résultant d'extinctions locales ou de contractions de l'aire de répartition sous l'influence du climat (Rilov 2016). Cependant, à la suite des analyses des changements des communautés végétales obtenues lors d'expériences de réchauffement artificiel menées sur 11 sites à travers l'Arctique, Walker et al. (2006) ont observé que la richesse des espèces a diminué en réponse au réchauffement. Cette diminution de la biodiversité végétale s'explique par l'augmentation de la hauteur et de la densité des arbustes, des plantes graminoides et des plantes herbacées, ce qui a entraîné une diminution de l'abondance des lichens (Chagnon & Boudreau 2019) et des mousses intolérants à l'ombre (Walker et al. 2006).

Malgré tout, après 18 années de suivi écologique, les résultats à long terme de l'étude de Myers-Smith et al. (2019) semblent indiquer que les effets indirects du réchauffement auraient un plus grand impact sur la toundra que le seul réchauffement des températures de l'air en été. Les faibles températures, les courtes saisons de croissance, la faible profondeur de la couche active du sol et la disponibilité des nutriments ont historiquement limité la productivité végétale de la toundra (Hobbie et al. 2005). Or, le réchauffement de l'Arctique entraîne un approfondissement de la couche active du sol (Hobbie et al. 2017) et favorise une minéralisation plus rapide des nutriments, conduisant à la l'augmentation de la disponibilité des nutriments d'un écosystème

traditionnellement limité en azote et en phosphore (Shaver et al. 1986, Chapin 1991, Jiang et al. 2016). De surcroît, cette stimulation de la minéralisation de l'azote et du phosphore du sol en lien avec le réchauffement climatique favorise la productivité primaire, améliore la biomasse aérienne des végétaux et sert de puits net de carbone (Hobbie et al. 2002). Par ailleurs, dans leur méta-analyse, Rustad et al. (2001) indique que la réponse au réchauffement est supérieure dans les écosystèmes plus froids caractérisés par de faibles précipitations comme c'est le cas en Arctique. Par exemple, sur l'île Bylot, dans le Haut-Arctique canadien, la productivité primaire a montré une réponse au réchauffement avec une augmentation de 123 % de la biomasse aérienne annuelle en 23 années (Gauthier et al. 2013).

Les dépositions azotées

S'ajoutant à l'approfondissement de la couche active du sol et à l'augmentation du taux de minéralisation, la disponibilité en azote dans le sol de la toundra pourrait radicalement changer en réponse aux événements de dépositions atmosphériques des masses d'air polluées provenant des régions industrielles (Kuhnel et al. 2013). Depuis la révolution industrielle des années 1950, il y a eu une augmentation marquée des dépositions azotées dans de nombreuses régions du monde, y compris en Arctique (Forsius et al. 2010). En outre, des épisodes extrêmes de dépositions azotées y deviendront plus fréquents en raison de l'augmentation de l'activité cyclonique et des précipitations sur l'Arctique (Choudhary et al. 2016). De plus, à mesure que la glace de mer diminue, l'expansion potentielle du transport maritime dans l'Arctique pourrait produire des émissions supplémentaires de NO_x et augmenterait donc les quantités d'azote déposées (Winther et al. 2014), tout comme l'augmentation de l'exploitation des ressources qui en résulterait (Harsem et al. 2011).

En été, cette augmentation importante des dépositions azotées coïnciderait avec la période où la végétation de la toundra séquestre la majorité de l'azote, ce qui pourrait exacerber les effets de cet enrichissement. En effet, en raison de l'adaptation des plantes de toundra à une faible disponibilité de l'azote (Shaver et al. 1986, Chapin 1991, Jiang et al. 2016), même des augmentations relativement modestes des apports actuels ($0,1$ à $\sim 1 \text{ g m}^{-2}$ année⁻¹, Choudhary et al. 2016) peuvent représenter un ajout supplémentaire considérable en azote. Par exemple, dans les tourbières, un écosystème également limité en nutriments, un enrichissement annuel en azote de l'ordre de 4 g m^{-2} serait équivalent aux effets d'une augmentation de la température moyenne de $1 \text{ }^\circ\text{C}$ (Limpens et al. 2011).

La réponse des écosystèmes relativement à l'augmentation des dépositions azotées est hétérogène. Néanmoins, les résultats de la méta-analyse de De Schrijver et al. (2011) permettent de tirer certaines

conclusions générales. Premièrement, l'ajout d'azote dans les écosystèmes favorise davantage certaines formes de croissance. En effet, la réponse des plantes graminoides a été nettement positive, alors que la biomasse des mousses a diminué de manière significative à la suite de l'ajout d'azote. Selon Foster & Gross (1998), de nombreuses espèces de plantes graminoides sont probablement capables de produire une biomasse et une accumulation de litière plus importantes après l'ajout d'azote que d'autres formes de croissance. En ce qui concerne les mousses, le déclin de leur biomasse s'expliquerait premièrement par une augmentation de la biomasse des plantes vasculaires (van der Wal et al. 2005), ce qui suggère que les mousses sont limitées par la compétition pour l'espace et la lumière (Virtanen et al. 2000).

Deuxièmement, le déclin de la biomasse des mousses pourrait également s'expliquer par une plus grande sensibilité à l'effet toxique d'un trop grand apport en NH_4^+ . C'est le cas dans les tourbières ombrotrophes où le genre *Sphagnum* diminue en biomasse en raison d'une forte sensibilité aux concentrations élevées de NH_4^+ (Heijmans et al. 2001). Le même constat s'observe dans les tourbières minérotrophes des Pays-Bas, où depuis la seconde moitié du 20^e siècle la proportion de mousses brunes a fortement diminué (Paulissen et al. 2004) en relation avec l'augmentation des taux de dépositions azotées (Eerens 2001). Les effets toxiques d'un trop grand apport en azote affectent davantage les mousses brunes du genre *Scorpidum*, qui sont très communes dans les milieux humides de l'Arctique (Hedenas & Vanderpoorten 2007). Finalement, il a aussi été constaté qu'un enrichissement en azote a pour effet de diminuer le couvert de lichen dans la toundra (Gordon et al. 2001).

Somme toute, l'un des effets les plus marqués d'un enrichissement des écosystèmes en azote via les dépositions atmosphériques est la menace que celles-ci font peser sur la biodiversité (Sala et al. 2000). Les taux actuels des dépositions en azote sont considérés comme en partie responsables des pertes déjà considérables de la biodiversité des plantes terrestres (Bobbink et al. 2010). À la suite de l'analyse des résultats de 52 études portant sur l'impact des dépositions azotées sur la végétation, De Schrijver et al. (2011) ont constaté que le changement de la richesse spécifique après l'ajout d'azote est fortement influencé par la dose cumulée d'azote, et cela a été observé pour tous les types de sols, de conditions climatiques et de taux de dépositions azotées. En outre, ils ont déterminé qu'il y a une forte relation négative entre la dose d'azote cumulée et l'ampleur de la diminution de la richesse en espèces. Toutefois, dans les écosystèmes de toundra arctique ou de toundra alpine, cette réponse de la biodiversité associée à l'enrichissement en azote est hétérogène. Dans les écosystèmes semi-désertiques du Haut-Arctique, Madan et al. (2007) concluent qu'un enrichissement en nutriments augmente la diversité végétale. Au contraire, plusieurs autres études mettent en lumière l'effet néfaste d'un enrichissement en nutriments de la toundra sur la diversité végétale (Bowman et al. 2006, Britton & Fisher 2007, Prager et al. 2017).

Expériences de fertilisation en Arctique

Depuis de nombreuses décennies, plusieurs expériences de fertilisation ont été menées pour simuler l'augmentation de la disponibilité en nutriments ou pour déterminer l'élément nutritif le plus limitant dans un écosystème arctique donné (Hik & Jefferies 1990, Kielland 1994, Shaver & Chapin 1995, Pineau 1999, Shaver et al. 2006, Prager et al. 2017) ou même subarctique (Morrissette-Boileau et al. 2018, Saucier et al. 2019). D'autres études se sont également penchées sur l'ajout de nutriment dans l'écosystème via les fèces des herbivores tels que les rennes (Barthelemy et al. 2015), les Oies des neiges (Ngai & Jefferies 2004, Pouliot et al. 2009), ou même par des prédateurs comme le renard arctique (Gharajehdaghipour et al. 2016).

Dans de nombreux cas, l'ajout d'azote, de phosphore ou d'une combinaison des deux par la fertilisation a un effet positif sur la productivité primaire des végétaux (Hik & Jefferies 1990, Shaver & Chapin 1995). Pineau (1999) a déterminé que la productivité primaire des plantes des milieux humides de toundra de l'île Bylot est stimulée par des taux de fertilisation annuels qui varient entre 1 et 10 g m⁻² pour l'azote et 0,3 et 2,5 g m⁻² pour le phosphore. Cependant, les plantes graminoides et les mousses ne répondent pas nécessairement de la même façon à ces ajouts. Dans certains cas, il semble que les mousses profitent davantage de l'enrichissement comparativement aux plantes graminoides. En effet, en raison de leur capacité d'échange cationique plus élevée que les plantes vasculaires (Clymo 1963), les mousses absorbent et séquestrent plus rapidement et en plus grande quantité l'azote et le phosphore inorganique (Kotanen 2002). Gordon et al. (2001) ont observé que de faibles apports en azote pendant plusieurs années avaient comme effet de saturer le tapis de mousse ce qui permettait d'augmenter la rétention du nutriment dans le système pour les autres formes de végétation. Ainsi, à court et moyen terme sur l'île Bylot, le tapis de mousses brunes agirait comme une éponge en captant les nutriments (Pouliot 2006, Marchand-Roy 2009). L'effet filtrant du tapis de mousse agirait donc au détriment des plantes vasculaires, dont le système racinaire est situé sous les mousses dans le profil de sol (Gauthier et al. 1995, Pineau 1999, Pouliot 2006, Marchand-Roy 2009). Or, à long terme, la décomposition des mousses pourrait libérer une partie des nutriments séquestrés vers la zone racinaire des plantes graminoides, puisque les mousses se décomposent par la base et croissent par l'apex (Pouliot 2006) et cela favoriserait la croissance du couvert de plantes graminoides. Cependant, le temps de libération des nutriments à partir du moment de la séquestration n'est pas connu.

Relation plantes-herbivores de la toundra

L'herbivorisme

Les interactions plantes-herbivores offrent des opportunités uniques d'étudier les processus écologiques et évolutifs comme la coévolution, les réseaux trophiques, la chimie des plantes, la quête de nourriture des herbivores, la compétition et les processus écosystémiques comme le recyclage des nutriments (Rockwood 2006). En général, il a été estimé que dans les écosystèmes terrestres, les herbivores consomment via l'herbivorisme (*c.-à-d.* la consommation des parties aériennes et souterraines des plantes) entre 7 % (Pimentel 1988) et 18 % (Cyr & Pace 1993) de la surface foliaire de la végétation. Ainsi, la présence ou non d'un herbivore dans un écosystème est une donnée majeure à prendre en considération afin de bien en comprendre leur fonctionnement.

Plusieurs études ont montré comment les herbivores peuvent limiter géographiquement la distribution de certaines espèces de plantes et de communautés végétales (Vergés et al. 2009, Valéry et al. 2010, Crooms & te Beest 2014). De plus, certains herbivores ont une stratégie de recherche alimentaire qui conduit à un changement physique de l'habitat, ainsi qu'à des changements dans la structure et la dynamique de l'écosystème. Ces stratégies entraînent des effets sur le sol et sur la disponibilité des nutriments, ce qui a des répercussions sur les populations animales et la structure de l'écosystème (Figure 1.1) (Ågren & Andersson 2011). Dans le Serengeti, où la productivité primaire dépend surtout du taux de minéralisation des nutriments, McNaughton et al. (1988) ont montré que le broutement par les grands mammifères affecte non seulement les processus biologiques du sol, mais également la nutrition des végétaux.

L'activité des herbivores peut avoir des effets délétères importants sur la croissance, la reproduction et même la survie des plantes (Crawley & Louda 1997, Maron & Crone 2006). Cependant, cette pression de l'herbivorisme sur les végétaux peut générer un spectre très large de conséquences, allant d'un extrême à l'autre selon l'intensité du broutement des parties aériennes (Rockwood 2006). Si la population d'herbivores devient trop importante dans un écosystème donné par rapport à la capacité de support du milieu, une pression de broutement trop élevée par ces derniers peut mener à l'altération de cet habitat (Kerbes et al. 1990, Côté et al. 2004, Melin et al. 2016).

À l'opposé, plusieurs auteurs ont proposé que l'herbivorisme puisse être bénéfique à la croissance des végétaux et à leur reproduction sous certaines conditions. Les plantes semblent être en mesure de compenser les dommages à la suite de la consommation de certains tissus ou structures des parties aériennes par des herbivores. Dans certains cas, la croissance des plantes consommées peut même être encore plus importante

que la croissance des plantes non broutées. Ce phénomène est connu sous le nom de « surcompensation » (McNaughton 1979, Hjalten et al. 1993, Mipam et al. 2019). Selon McNaughton (1979), trois mécanismes principaux en sont la cause. Premièrement, les herbivores enlèvent les vieux tissus non productifs, ce qui permet un meilleur accès à la lumière pour les nouveaux tissus et structures. Deuxièmement, les herbivores accélèrent la minéralisation des nutriments en consommant et déposant au sol les vieilles feuilles qui sont par la suite décomposées par les champignons et les bactéries. Troisièmement, la salive des herbivores contient des substances qui favorisent la croissance ou induisent une défense qui protège la plante contre de futures attaques d'herbivores.

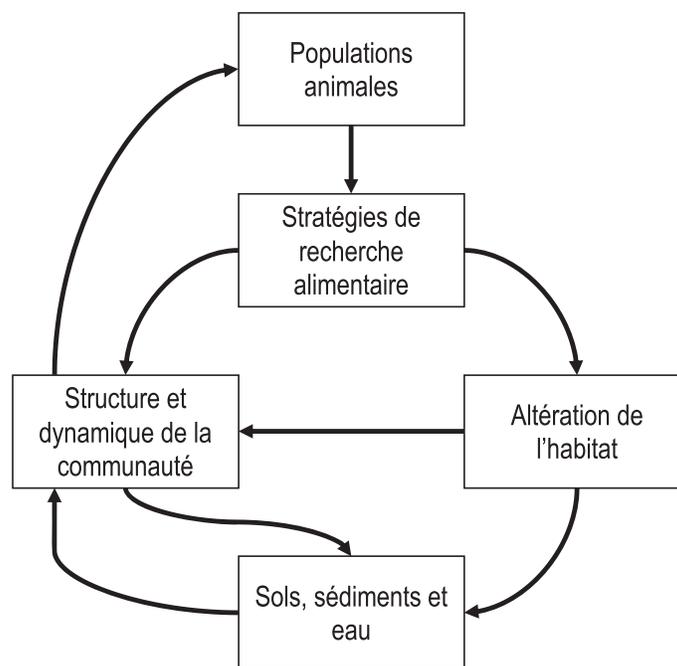


Figure 1.1 Les herbivores influencent la dynamique de l'écosystème par leurs stratégies d'alimentation et par les altérations physiques de l'habitat. Ces impacts se répercutent dans l'écosystème, ce qui entraîne des changements à long terme dans les cycles biogéochimiques des sols, des sédiments et de l'eau (Adapté de Naiman (1988)).

Les herbivores de la toundra

En Arctique, de nombreuses espèces herbivores comme les grands troupeaux de caribous, les fortes densités de lemmings et les colonies d'oies sont bien connues pour exercer des effets prononcés sur la toundra en consommant la végétation et en servant de proies aux prédateurs (Post et al. 2009). En plus de réduire la biomasse aérienne des végétaux à la suite du broutement, les herbivores influencent également la structure des communautés végétales (Bernes et al. 2015) et les processus et fonctions écosystémiques de la toundra

(Cahoon et al. 2012). Outre l'impact du broutement, les herbivores affectent aussi l'écosystème par leur piétinement. Sørensen et al. (2009) ont proposé que dans certains cas, le piétinement par les rennes ait un impact plus soutenu sur la végétation que le broutement. Par exemple, les habitats dominés par le lichen et les mousses sont particulièrement sensibles au piétinement par les rennes, car ils possèdent une plus faible capacité de support physique au poids de ce mammifère que les habitats dominés par les plantes graminoides ou les arbustes (Cooper & Wookey 2001, van der Wal et al. 2001). En plus des effets négatifs du piétinement par les grands mammifères sur la végétation invasculaire, le creusage par les lemmings (Olofsson et al. 2004) ou lorsque les oies s'alimentent des parties souterraines des plantes (van der Wal & Brooker 2004, Speed et al. 2009) ont également des effets négatifs sur les mousses. Ainsi, les herbivores peuvent contribuer à maintenir certains types d'habitats ou favoriser l'émergence de nouveau. Par exemple, dans l'écosystème de toundra, les herbivores favorisent souvent les plantes graminoides, car celles-ci ont une plus grande tolérance à la défoliation, mais vont défavoriser les mousses pour les raisons présentées ci-dessus. Dès lors, un habitat dominé par les mousses peut progressivement devenir dominé par les plantes graminoides sous l'effet de la présence des herbivores (Olofsson et al. 2004, van der Wal & Brooker 2004, Mosbacher et al. 2019, Ravolainen et al. 2020).

Réchauffement climatique et herbivorisme

L'herbivorisme est reconnu comme ayant un impact soutenu sur la réponse de la végétation arctique au réchauffement climatique (Myers-Smith et al. 2011). En effet, de nombreuses études ont porté sur la réponse des communautés végétales en regard de l'interaction entre le caribou et le réchauffement climatique. Il est de plus en plus reconnu que les rennes et caribous peuvent influencer les réponses des plantes au réchauffement climatique en modifiant les propriétés, les processus et les fonctions des écosystèmes tels que la biomasse végétale, la composition des communautés (Olofsson et al. 2009, Post et al. 2009, Eskelinen et al. 2017, Kaarlejarvi et al. 2017) et le stockage des flux de carbone (Cahoon et al. 2012, Vaisanen et al. 2014, Metcalfe & Olofsson 2015, Ylanne et al. 2015). En outre, les rennes et caribous contribuent à limiter la propagation des arbustes (Manseau et al. 1996, Post & Pedersen 2008, Olofsson et al. 2009, Post et al. 2009). Par ailleurs, ces herbivores confèrent une résilience à la toundra en réponse au réchauffement climatique (Kaarlejarvi et al. 2015) ou encore à la forêt boréale avec l'orignal (Vuorinen et al. 2020). Toutefois, cette limitation de la propagation des arbustes est intimement liée aux stratégies d'alimentation des herbivores (Bräthen & Oksanen 2001, Naito & Cairns 2011). Pendant l'hiver, le régime alimentaire des rennes se compose principalement de lichens et d'arbustes à feuilles persistantes, tandis que les plantes graminoides et les arbustes à feuilles caduques plus appétissants deviennent plus importants à mesure que le printemps avance (Skogland 1984, Ophof et al. 2013). Ainsi, quelques études ont montré que les rennes limitaient davantage la propagation des arbustes à feuilles

caduques que des arbustes à feuilles persistantes (Post & Pedersen 2008, Olofsson et al. 2009, Ylaine et al. 2015, Vowles et al. 2017).

Des herbivores de plus petites tailles comme les oies pourraient également limiter l'impact du réchauffement climatique dans les milieux humides de toundra. En Arctique, à la fonte des neiges, les oies se nourrissent principalement des parties souterraines des plantes en les détarrant par une action nommée *grubbing*. Alors que le broutement des parties aériennes des plantes par les oies peut augmenter (Cargill & Jefferies 1984), diminuer (Marchand-Roy 2009), ou n'avoir aucun effet (Person et al. 1998) sur la productivité primaire de la végétation, le *grubbing* diminue habituellement la productivité des végétaux. Le *grubbing* affecte davantage la croissance des plantes, car il vient puiser directement dans les réserves (Belanger & Bedard 1994). Une intensification du *grubbing* est constatée lorsque les sources de nourriture en surface se font rares. Les oies effectuent aussi du *grubbing* à la fin de l'été lorsque les plantes meurent et que la plus grande partie de leurs ressources nutritives se trouve dans les racines (Baldassarre 2014). Entre ces deux périodes, les oies s'alimentent majoritairement des parties aériennes des plantes (broutement) (Gauthier & Bédard 1990, Manseau & Gauthier 1993). En plus d'affecter directement les plantes vasculaires, le *grubbing* endommage aussi indirectement le tapis de mousse et perturbe l'intégrité de la couche organique du sol. Par conséquent, tout comme la stratégie alimentaire des rennes ou caribous qui sélectionnent certaines espèces végétales, la stratégie d'alimentation des oies peut influencer l'impact de ces herbivores sur la réponse de la toundra dans le contexte de réchauffement climatique. Par exemple, au Svalbard (Gornall et al. 2009) et au Groenland (Madsen et al. 2011), le broutement par les oies limite la croissance des plantes graminoides et favorise la croissance des mousses, ce qui est l'opposé de la réponse de cet écosystème face au réchauffement climatique. À l'inverse, le *grubbing*, qui perturbe davantage la couche de mousses, entraîne le changement d'un écosystème dominé par les mousses vers un écosystème davantage dominé par les plantes graminoides, une tendance qui est renforcée par le réchauffement climatique (Gornall et al. 2009).

En plus d'influencer la croissance, l'expansion et la dominance de certaines espèces de plantes, les herbivores peuvent également avoir un impact sur la biodiversité de la toundra. Dans leurs études, Kaarlejarvi et al. (2017) et Sundqvist et al. (2019) constatent que le broutement par les rennes inverse l'impact du réchauffement climatique sur la biodiversité en favorisant le maintien de la richesse en espèces. Selon Schütz et al. (2003), la consommation des espèces dominantes par les caribous laisse l'opportunité aux espèces végétales moins tolérantes à l'ombre de s'installer et favorise le maintien de la diversité végétale.

Dépôts azotés et herbivorisme

De manière générale, il a été démontré que les effets de l'herbivorisme et des dépôts azotés agissent en synergie, ce qui amplifie la dégradation des écosystèmes (van der Wal et al. 2003, Hartley & Mitchell 2005, Armitage et al. 2011). Cependant, la plupart de ces études ont lieu en climat tempéré, avec du bétail agissant à titre d'herbivores, en plus de taux de dépôts azotés plusieurs fois supérieures à ceux observés en Arctique et des conditions climatiques beaucoup moins extrêmes.

La Grande Oie des neiges et l'île Bylot

Historique démographique

L'Oie des neiges est l'un des oiseaux les plus étudiés en Amérique du Nord et l'une des espèces de sauvagines les plus abondantes au monde. On reconnaît deux sous-espèces d'Oie des neiges soit la Petite Oie des neiges (*Chen caerulescens caerulescens* L.) qui est largement répandue dans la partie ouest et le centre du continent et la Grande Oie des neiges (*Chen caerulescens atlantica* K.) qui est répandue à la partie est (Baldassarre 2014). Chaque été, l'ensemble de la population de Grandes Oies des neiges vient se reproduire dans l'est de l'Arctique canadien. La migration de la Grande Oie des neiges est caractérisée par deux haltes dans les marais et les terres agricoles de l'estuaire du Saint-Laurent au Québec dont une au printemps et l'autre à l'automne. Cette espèce hiverne le long de la côte atlantique des États-Unis, entre les États du New Jersey et de la Caroline du Nord (Mowbray et al. 2000, Gauthier et al. 2005). La figure 1.2 présente l'aire estivale et hivernale de la Grande Oie des neiges et le corridor qu'elle emprunte lors de sa migration.

Tout au long du 20^e siècle, la population d'oies a connu une augmentation spectaculaire, passant de quelques milliers d'individus dans les années 1930 à un million en 1999 (Annexe 1, Figure 1). Des changements dans la réglementation de la chasse visant à diminuer la récolte, la création de refuges, l'augmentation des températures hivernales et de l'utilisation des terres agricoles comme aire d'alimentation ont contribué à l'augmentation des populations (Menu et al. 2002, Gauthier et al. 2005). C'est seulement en 1998, à la suite de la publication du rapport de Batt (1998), que les autorités canadiennes et américaines ont déclaré que la population de la Grande Oie des neiges avait atteint le statut de surabondante et que des mesures spéciales de gestion devaient être adoptées. Au Québec, la chasse printanière de conservation visant à diminuer ou stabiliser la population fut dès lors autorisée avec comme objectif de conserver les habitats utilisés par les oies de la surexploitation (Menu et al. 2002). Plusieurs études ont montré que lorsque la capacité de support des habitats des oies est dépassée, des dommages considérables dans ces écosystèmes sont observés (Smith & Odum 1981, Jefferies et al. 2004). Dans les marais à scirpe utilisés pendant les haltes migratoires d'automne et de printemps dans le sud du

Québec, une diminution de la productivité primaire des plantes, un changement dans la composition floristique et l'érosion des marais étaient, en partie, causés par la surabondance des oies (Giroux & Bédard 1987). À la suite de la mise en œuvre de ces mesures spéciales de conservation, la population de la Grande Oie des neiges semble s'être stabilisée et oscille présentement entre 700 000 et un million d'oiseaux (Annexe 1; Figure 1) (Lefebvre et al. 2017).



Figure 1.2 Carte de la répartition et du corridor de migration de la Grande Oie des neiges sur le continent nord-américain. La zone orangée correspond aux sites d'hivernage sur la côte est américaine. La zone bleue correspond quant à elle aux sites estivaux de nidification en Arctique (Adaptée de Lefebvre et al. 2017).

Sites estivaux dans le Haut-Arctique canadien

L'île Bylot (73°08' N, 80°00' O) est l'une des nombreuses îles de l'archipel du Haut-Arctique canadien, se caractérise entre autres par l'absence de grands mammifères herbivores comme le caribou (*Rangifer tarandus* L.) ou le bœuf musqué (*Ovibos moschatus* Zim.) (Gauthier et al. 2011). La plaine sud-ouest (1600 km²) de l'île Bylot, est le site de nidification de prédilection de la Grande Oie des neiges (Reed et al. 1992, Gauthier et al. 1996, Legagneux et al. 2012). Chaque année, entre 40 000 et 50 000 individus s'y trouvent, soit près de 15 % de la population de cette espèce (Reed et al. 2002). Sur l'île Bylot, les milieux humides de la toundra sont sélectionnés par les oies pour l'alimentation (Gauthier et al. 1996). C'est au milieu de l'été, lorsque la population d'oies a plus que doublé par l'ajout des jeunes, que la pression de broutement atteint son maximum dans ces habitats. Les besoins nutritionnels des oisons étant très élevés, de nombreuses familles d'oies se déplacent par voie terrestre entre les aires de nidification et les milieux humides de la toundra pour avoir accès à des ressources de haute qualité (Massé et al. 2001, Mainguy et al. 2006). Ainsi, l'impact annuel des oies sur ces milieux humides dépend du succès reproducteur, car il a été démontré que la pression de broutement sur les plantes graminoides est directement influencée par le ratio jeune : adulte de la population d'oies, lequel est hautement variable entre les années (Gauthier et al. 2004, Gauthier et al. 2006).

Un autre facteur influençant la pression des oies sur l'habitat est l'interaction de cet oiseau avec les lemmings. Bêty et al. (2002) ont démontré que le taux de prédation sur les œufs d'oie était faible lorsqu'il s'agissait d'une année avec une forte abondance de lemmings. Une faible prédation sur les œufs et les jeunes implique inévitablement une augmentation de la pression de broutement dans les milieux humides de la toundra par les oies (Gauthier et al. 2004). En raison de tous ces facteurs, la population de Grandes Oies des neiges consomme en moyenne 30 % de la productivité primaire annuelle des plantes graminoides des milieux humides de l'île Bylot et dans certains cas jusqu'à 60 % (Massé et al. 2001, Gauthier et al. 2004, Valéry et al. 2010). Entre 2000 et 2019, malgré de nombreuses fluctuations interannuelles, il y a eu une faible augmentation de la biomasse végétale broutée par les oies (Figure 1.3). La Grande Oie des neiges est donc l'herbivore dominant dans ce réseau, et ce, même en année de forte abondance de lemmings, l'autre herbivore important de cet écosystème (Gauthier et al. 2013). Par ailleurs, l'herbivorisme par les insectes est négligeable sur l'île Bylot (Rheubottom et al. 2019).

Les oies sont exclusivement herbivores (Cargill & Jefferies 1984). Sur l'île Bylot, il a été démontré que le régime alimentaire des oies varie selon le type d'habitat qui est utilisé (Gauthier 1993). À leur arrivée dans les milieux humides de la toundra, les oisons consomment *Eriophorum scheuchzeri* Hoppe, *Dupontia fisheri* R. Br et *Carex aquatilis* Wahl, des espèces ayant une forte teneur en azote, afin de maximiser leur taux de croissance (Manseau & Gauthier 1993). De manière générale, les oies sélectionnent davantage *Eriophorum* sp., car celle-

ci contient jusqu'à 20 % plus d'azote et 25 % moins de fibres que les autres espèces consommées (Gauthier 1993, Manseau & Gauthier 1993). Pour ce qui est des mousses, l'analyse des contenus stomacaux d'oies effectuée par Gauthier (1993) montre qu'elles sont peu consommées par les oies, mais qu'une petite quantité peut être ingérée accidentellement.

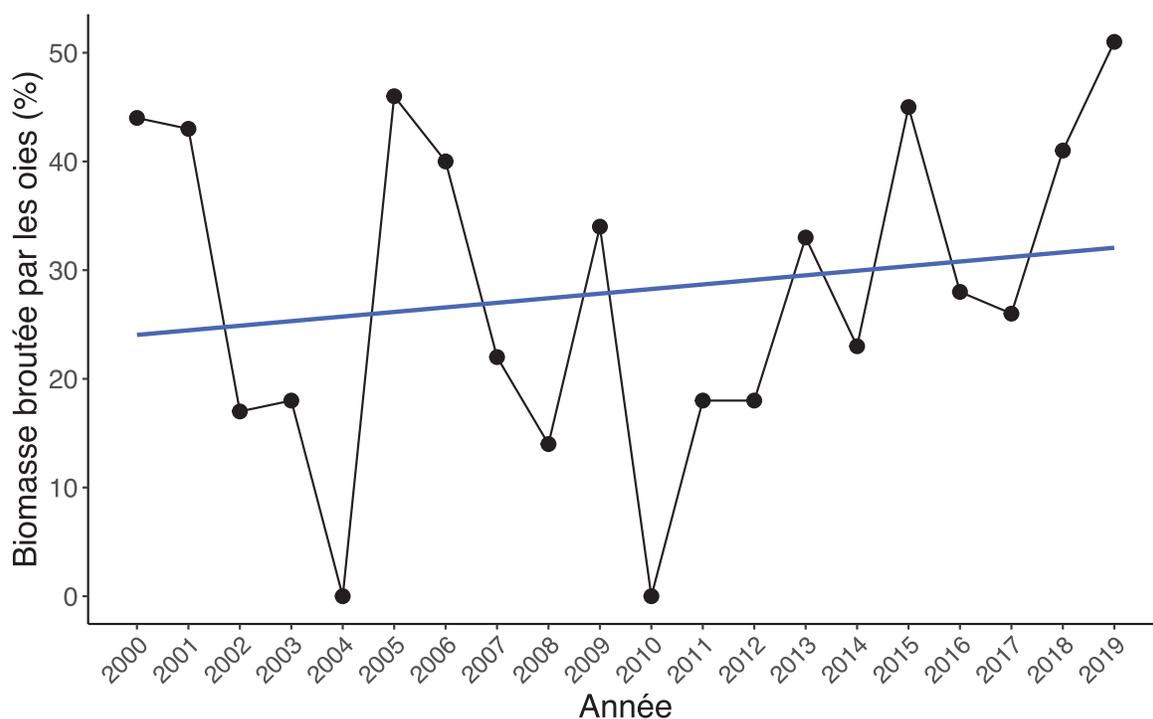


Figure 1.3 Quantité annuelle de biomasse broutée par les oies dans les milieux humides de la Vallée Qarlikturvik, principal site d'élevage des jeunes chez les oies de l'île Bylot (Adapté de Gauthier & Cadieux (2020))

Objectif du Mémoire

L'objectif général de ce mémoire est de déterminer la réponse à long terme (17 années) de la végétation des milieux humides de la toundra du Haut-Arctique en fonction des différentes pressions biotiques et abiotiques en lien avec les changements climatiques. La présente étude se fonde sur les travaux et les dispositifs expérimentaux de Pouliot (2006) et de Marchand-Roy (2009) qui ont respectivement étudié l'effet à court terme de la fertilisation après deux ans de traitement et l'effet de la fertilisation combiné au broutement après cinq ans de traitement sur la végétation. À l'époque, il était admis que la population de Grande Oie des neiges était en constante augmentation et que l'apport en éléments nutritifs via ses fèces pouvait avoir un effet important de fertilisation sur les milieux humides. Depuis le début des années 2000, la population d'oie s'est stabilisée (Lefebvre et al. 2017) et les expériences précédentes ont montré que l'effet fertilisant des fèces d'oies était négligeable dans cet environnement (Marchand-Roy 2009, Pouliot et al. 2009). Il est dorénavant admis que les

facteurs fertilisants dans cet écosystème sont davantage l'augmentation en nutriments via le réchauffement climatique et les dépositions azotées. Malgré ce changement au niveau des mécanismes impliqués, le même dispositif expérimental ayant servi aux études de Pouliot (2006) et de Marchand-Roy (2009) a été conservé, ce qui a permis d'observer l'évolution de la végétation après 2, 5 et 17 années de fertilisation. Ce dispositif expérimental maintenu sur plus de 15 ans (Figure 1.4) peut maintenant servir de modèle pour mesurer la réponse de la végétation des milieux humides de la toundra face aux changements globaux d'origine anthropique qui sont en cours étant donné le réchauffement notable de l'Arctique ces dernières années (Post et al. 2019).

Organisation du Mémoire

Le premier chapitre de ce mémoire se penche sur l'impact indirect du réchauffement climatique et direct des dépositions azotées sur l'évolution de la réponse de la végétation des milieux humides de la toundra. Pour parvenir, nous avons combiné les données des études de Pouliot (2006) et de Marchand-Roy (2009) avec des mesures réalisées dans la cadre de ce mémoire à l'aide du même dispositif expérimental de fertilisation en azote et phosphore. Cette expérience nous permet d'atteindre deux objectifs. Le premier est de déterminer à l'aide de différents traitements de fertilisation quel phénomène entre les dépositions azotées (qui augmente la disponibilité en azote seulement) et le réchauffement climatique (qui augmente la disponibilité combinée en azote et en phosphore) est le plus susceptible de modifier les communautés végétales des milieux humides dans le Haut-Arctique canadien. Pour ce faire, la productivité primaire, la composition floristique, la concentration en éléments nutritifs des végétaux et le taux de décomposition de la matière organique dans le sol ont été analysés après 17 années de fertilisation. Le deuxième objectif est d'évaluer s'il y a un délai dans la réponse des communautés végétales à ces deux facteurs en examinant après 2, 5 et 17 ans de fertilisation l'évolution temporelle de la productivité primaire et de la concentration en nutriments des plantes (Figure 1.5).

Le second chapitre s'intéresse quant à lui à l'interaction entre l'herbivorisme de la Grande Oie des neiges et l'augmentation de la disponibilité en nutriments via le réchauffement climatique et les dépositions azotées sur les milieux humides de l'Arctique. Plus précisément, nous voulons tester l'hypothèse selon laquelle le broutement des parties aériennes des plantes par la Grande Oie des neiges limite les impacts indirects du réchauffement climatique et directs des dépositions azotées observés dans le chapitre 1. Ainsi, nous cherchons à savoir si l'herbivorisme favorise le maintien d'un écosystème dominé par les mousses et si l'herbivorisme diminue la productivité primaire de certains groupes fonctionnels de plantes graminoides (Figure 1.5).



Figure 1.4 17^e année de fertilisation annuelle d'une parcelle dès le début de la saison de croissance des végétaux. Chaque parcelle est subdivisée en deux sous-parcelles dont l'une a été exposée au broutement chronique de la Grande Oie des neiges pendant 14 ans et l'autre a été protégée à l'aide d'un grillage métallique. Les deux sous-parcelles ont été protégées du broutement à la 17^e année pour permettre l'échantillonnage de la végétation cette année-là.

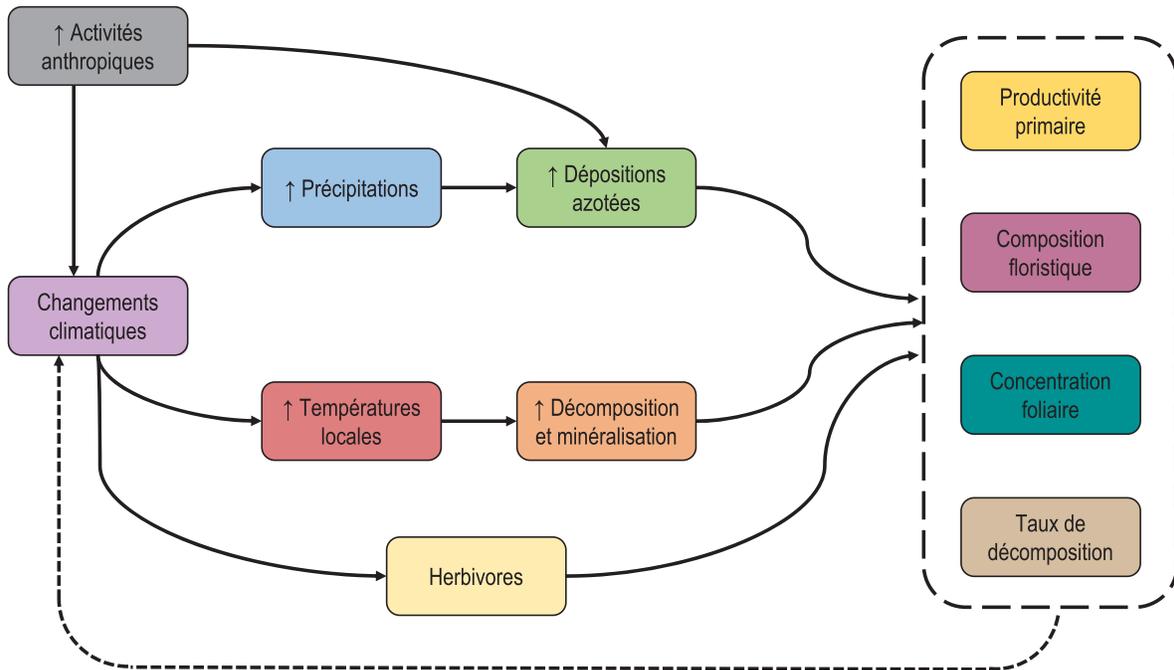


Figure 1.5 Plan conceptuel de la recherche inspiré de Myers-Smith et al. (2019). Les scénarios de changements climatiques en Arctique favorisent l'augmentation des températures locales ainsi que les taux de précipitations (Held & Soden 2006). Ce réchauffement entraîne une décomposition et une minéralisation plus rapide des nutriments, augmentant ainsi la disponibilité en nutriments pour la végétation. Également, les changements climatiques et l'augmentation des activités anthropiques ou industrielles favorisent l'augmentation des dépositions azotées, augmentant aussi la disponibilité en nutriments pour la végétation. Nous examinons l'effet de ces deux sources de fertilisation sur la productivité primaire, la composition floristique, la concentration en nutriment des plantes ainsi que sur les taux de décomposition (encadré pointillé) des milieux humides de la toundra. Nous examinons aussi l'impact de l'herbivorisme de la Grande Oie des neiges sur ces mêmes composantes végétales. Par ailleurs, sans que cela soit examiné directement dans cette étude, le réchauffement de la température et d'autres changements d'ordre climatique peuvent avoir des effets importants sur les herbivores de la toundra (Bêty et al. 2014). De plus, les changements dans les composantes végétales de la toundra peuvent engendrer des effets de rétroactions (flèche pointillée), auprès des herbivores qui s'en nourrissent et influencer le changement climatique (Post & Pedersen 2008).

Chapitre 1

Global warming is more likely than nitrogen deposition to promote a transition from moss-dominated to graminoid-dominated tundra in the High-Arctic

Charles Gignac, Line Rochefort & Gilles Gauthier

Résumé

La disponibilité en nutriments pour la végétation pourrait radicalement changer sous l'influence de l'augmentation des températures et de la fréquence des dépositions azotées en Arctique. Pourtant, peu de recherches examinent simultanément et à long terme la réponse des communautés végétales à ces deux pressions. Cette étude vise à déterminer quel facteur entre le réchauffement climatique et les dépositions azotées est le plus susceptible de transformer la végétation et s'il y a un délai dans cette réponse. Une expérience de fertilisation simulant ces facteurs a été menée pendant 17 années dans le Haut-Arctique. Les résultats indiquent que les effets du réchauffement sont plus importants que ceux des dépositions azotées et favorisent la transition d'une toundra dominée par les mousses à une toundra dominée par les graminoides. Cependant, cette transition était soumise à un décalage temporel allant jusqu'à 17 années, suggérant une libération de nutriments via la décomposition des parties inférieures du tapis de mousse.

Abstract

Nutrient availability to tundra vegetation could change drastically due to increasing temperatures and the frequency of nitrogen deposition in the Arctic. Nevertheless, little research simultaneously examines the response over a long period of time of plant communities to these two pressures. This study aims to assess which driver between global warming and nitrogen deposition further transforms vegetation and whether there is a time lag in this response. A fertilization experiment simulating these nutrient inputs was conducted for 16 years in the High Canadian Arctic. The results indicate that the effects of warming are greater than those of nitrogen deposition and promote the transition from moss-dominated tundra to graminoid-dominated tundra. However, this transition was subject to a time lag of up to 17 years, suggesting a release of nutrients via decomposition of the lower parts of the moss mat.

Introduction

The Arctic is an extreme environment for vegetation. Low temperatures, minimal shelter, a low incidence angle of sunlight, and the presence of permafrost are factors that, in combination, restrict vegetation growth (Remmert 1980). In addition, the low availability of nutrients to plants is another critical component influencing the primary productivity of the tundra (Remmert 1980). However, according to van Wijk et al. (2003), slow growth, low tissue loss, and efficient resource allocation, among others, allow tundra plants to adapt to this limitation.

Nutrient limitation of the tundra could be modified by climate change. The Arctic is warming at a rate more than twice as fast as the global average (Post et al. 2019). Warming leads to a deepening of the active layer of the soil and more rapid mineralization of nutrients (primarily nitrogen (N) and phosphorus (P)), leading to the fertilization of an ecosystem traditionally limited by the availability of those nutrients (Shaver et al. 1986, Chapin 1991, Jiang et al. 2016). Moreover, according to the long-term (18 years) study of Myers-Smith et al. (2019), these indirect effects of global warming have a more significant impact on phenology, canopy height of tundra plants, and floristic composition than the warming of summer air temperatures alone. In addition to the indirect effects of global warming on nutrient availability, the increase in anthropogenic activities (such as maritime transport and exploitation of natural resources (Harsem et al. 2011, Winther et al. 2014)) and precipitations appear to increase the frequency and intensity of extreme N deposition events on the tundra (Choudhary et al. 2016). Moreover, since much of this deposition occurs during the summer when vegetation sequesters most of the N, this could exacerbate the effects of this N enrichment. Therefore, even relatively modest increases in current (0,1 to ~1 g m⁻² year⁻¹, (Choudhary et al. 2016) and future N inputs can represent a significant addition to this nutrient-poor environment (Serreze & Francis 2006).

The consequences of an increase in nutrient availability via the fertilizing effect of N deposition (N addition) and global warming (NP addition) are numerous. An increase in nutrient availability promotes vascular plant productivity, increases aboveground biomass, and acts as a net carbon sink (Hobbie et al. 2002). Other functional groups, however, such as mosses and lichens, tend to decrease in abundance and cover in response to N deposition (Virtanen et al. 2000, van der Wal et al. 2005, De Schrijver et al. 2011) and in response to global warming (Walker et al. 2006, Lang et al. 2012, Alatalo et al. 2015, Vuorinen et al. 2017, Chagnon & Boudreau 2019).

Few studies, however, have simultaneously examined the response of plant communities to N deposition and the increase of nutrient availability through global warming (Wust-Galley et al. 2020). Moreover, as Hobbie et al. (2002) pointed out, most studies simulating the effects of global warming do not accurately reproduce the magnitude of future temperature increases, as nutrients have generally been added in amounts (e.g. > 10 g m⁻²

² N) greater than the projected increase under global warming projections. As an indicator, Mack et al. (2004) reported that in wet/acid tundra, an increase in mean temperature of 3 °C would be equivalent to an addition of 7 g m⁻² N. Moreover, according to Hobbie et al. (2002), most of these studies were short-term (i.e., less than five years), and short-term responses to nutrients manipulations do not reliably predict long-term responses Chapin & Shaver (1996). Finally, few studies have examined the temporal change of plant communities following different fertilization treatments over a few decades.

The first objective of this study is to determine over almost two decades (17 years) whether global warming (simulated by NP addition) or N deposition (simulated by N addition) is likely to be the most influential driver of changes in wetland plant communities in the Canadian High Arctic. To do so, we evaluated the effects of N and NP additions on annual primary productivity (APP), floristic composition, species cover, plant chemical concentration, and decomposition rates after 17 years of fertilization. The second objective is to assess if there is a lag in the response time of plant communities to these two drivers by examining the changes in APP and plant chemical concentration after 2, 5, and 17 years of fertilization.

Method

Study area

The study area is located on Bylot Island (73°08' N, 80°00' W), part of the Sirmilik National Park in Nunavut, in the Canadian Arctic Archipelago; a productive High Arctic ecosystem (Gauthier et al. 2013). The study area is characterized by a mosaic of freshwater wetlands composed of peat polygons, small lakes, and pond aggregations surrounded by upland, mesic vegetation (Massé et al. 2001, Ellis & Rochefort 2004). The microtopography that develops within these landforms has a significant influence on the movement of surface water. Consequently, this affects the hydrological and thermal soil conditions, which impact plant communities (Zona et al. 2011, Gamon et al. 2012). These wetlands are fed by snowmelt runoff from the surrounding hills and are characterized by arctic fens vegetation (Pouliot et al. 2009). They are dominated by Cyperaceae (*Carex aquatilis* Wahl., *Eriophorum scheuchzeri* Hoppe), Poaceae (*DuPontia fischeri* R. Br., *Arctagrostis latifolia* R. Br., Griseb., *Pleuropogon sabinei* R. Br.), and brown mosses (*Aulacomnium acuminatum* (Lindb. et Arnell) Kindb., *Aulacomnium turgidum* (Wahl.) Schwägr., *Scorpidium revolvens* (Sw) Rubers., *Scorpidium cossonii* (Schimp.) Hedenäs., *Campylium stellatum* (Hedw.) C.E.O. Jensen., *Polytrichum swartzii* Hartm.) (Marchand-Roy 2009, Pouliot et al. 2009).

The average summer temperature at the study site is 4.5 °C and -32.8 °C in winter (Gauthier et al. 2011). Also, between 1976 and 2011, the temperature of the region warmed by an average of 2.8 °C in spring/summer and 4.3 °C in autumn (Gauthier et al. 2011). Snow cover is present from October to early June. From 1995 to 2019, the average amount of rain between June 1 and August 17 is 77.5 mm. While Arctic precipitation rates should increase over the next decades (Held & Soden 2006), at Bylot Island, a decreasing trend of 21 mm per decade is observed in the total amount of rain received during the summer on the island (CEN 2020). The Greater Snow Goose is the principal herbivore in the tundra wetlands of the island (Gauthier et al. 2011).

Experimental design and fertilization

In 2003 (17 years ago), a randomized complete block experimental design was set up in six arctic fens in the Qarlikturvik Glacial Valley (Figure 1). The six blocks were randomly selected from different polygon fens at least 500 m apart from each other. Each block comprises seven main plots of 2 m x 2 m, randomly arranged and separated by at least 5 m. Each plot was protected from grazing and grubbing by geese with a chicken-wire fence (2.5 cm mesh size, 2 m high) since the beginning of the experiment 17 years ago (in 2003) to isolate the fertilization effect from any grazing effect and to avoid nutrient addition through feces. Each plot of a block received a different annual fertilization treatment for 17 years, which were replicated in all blocks. The following fertilizer treatments were applied at the beginning of each growing season (late June or early July) between 2003 and 2019 after standing water resulting from spring runoff had disappeared from the plots:

- “CT” (a control that did not receive fertilizers)
- “N1” (1 N g m⁻² year⁻¹)
- “N3” (3 N g m⁻² year⁻¹)
- “N5” (5 N g m⁻² year⁻¹)
- “P1” (1 P g m⁻² year⁻¹)
- “NP3” (3 N g m⁻² year⁻¹ + 0.5 P g m⁻² year⁻¹)
- “NP5” (5 N g m⁻² year⁻¹ + 1 P g m⁻² year⁻¹)

Inorganic N was applied as ammonium nitrate (34-0-0) (NH₄NO₃) and inorganic P as superphosphate (0-46-0) (H₃PO₄). The inorganic N was diluted in 2 L of water before application with a garden watering can and the inorganic P was applied manually and uniformly over the entire experimental plot. The P1 and control plots were

watered with the same amount of water as the one applied to the N plots. The N1, N3, and N5 treatments aim at testing the direct fertilizing effect of N deposition on vegetation. In comparison, current N deposition rate in the Arctic is around 0,1 to $\sim 1 \text{ g m}^{-2} \text{ year}^{-1}$ (Choudhary et al. 2016) and is approximately $5 \text{ g m}^{-2} \text{ year}^{-1}$ in the alpine heath of Europe (Gordon et al. 2001). Considering that by 2050, average temperatures in the Arctic should have increased by $4 \text{ }^{\circ}\text{C}$ (Overland et al. 2019), the amount of N and P released by warming of the active layer is likely to be similar in magnitude to our fertilizer treatments. The NP3 and NP5 treatments aim to test the indirect fertilizing effect of global warming on vegetation through assumed greater soil mineralization liberating both N and P nutrients. Results from the meta-analysis of Rustad et al. (2001) showed that, across all biomes, the increase of the average temperatures up to $6 \text{ }^{\circ}\text{C}$ more by experimental warming significantly increased net N mineralization rates by 46 %. Although P cycling is probably less sensitive to temperature increases (Schmidt et al. 2002), summer warming has been shown to stimulate P release from litter (Aerts et al. 2012) and P mineralization—phosphatase enzyme activities in soil increased with temperature (Shaw & Cleveland 2020). In boreal peatlands, an annual N enrichment of about 4 g m^{-2} is considered equivalent to the N released by a temperature increase of $1 \text{ }^{\circ}\text{C}$ (Limpens et al. 2011). Furthermore, we added treatment with a P addition alone (treatment P1) to better understand the effect of a combined N and P addition.

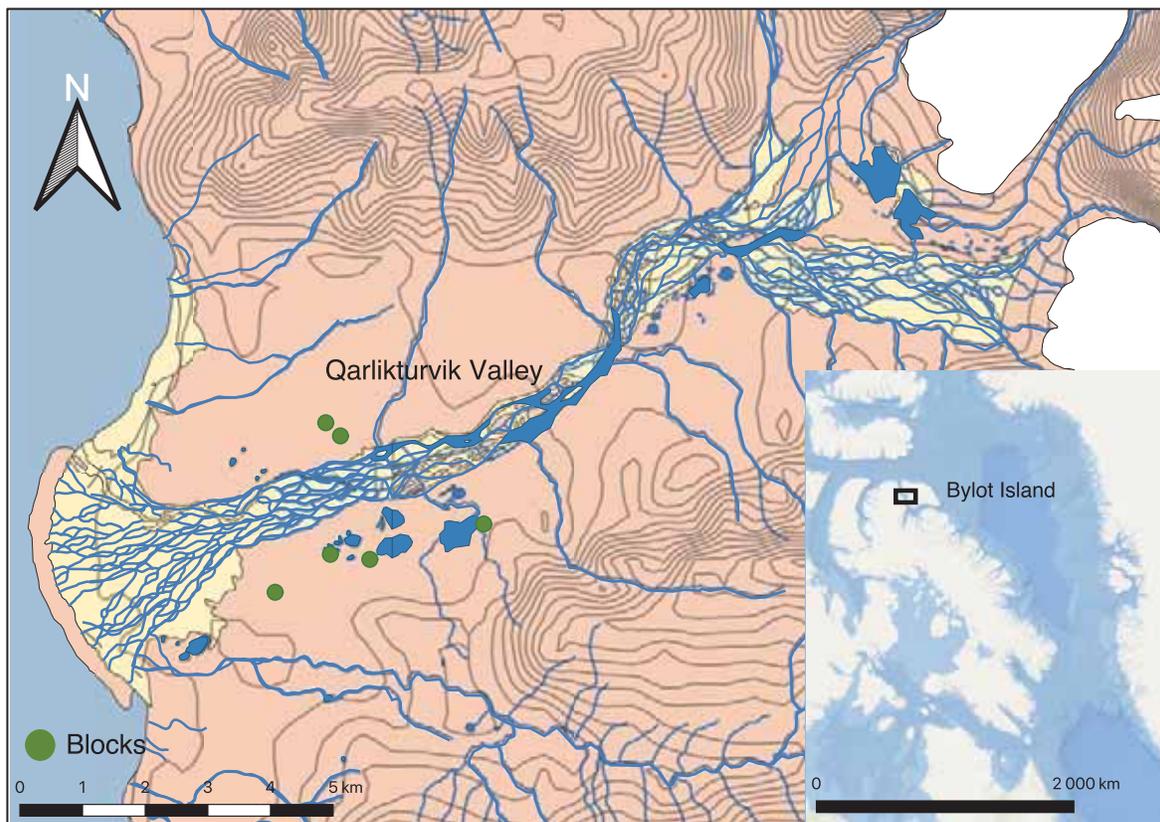


Figure 2.1 Location of the six experimental blocks located in the wetlands of the Qarlikturvik glacial valley, on Bylot Island (Nunavut, Canada).

Annual primary productivity (APP)

We harvested the biomass from each plot at peak production (August 1st to 15th, 2019), as this is a good estimate of APP for vascular plants in the High Arctic (Gauthier et al. 1995). Within each experimental block, we collected the biomass samples of all treatments on the same day. Thus, the differences in sampling date are between blocks and not within blocks. For vascular plants, we randomly collected two 100 cm² samples in each plot to a depth of 10 cm. The graminoid biomass, which accounted for > 90 % of total biomass in those fens (Gauthier et al. 1995), was sorted by taxonomic groups that could be easily recognized (*E. scheuzeri*, *C. aquatilis*, and all Poaceae) and their litter. We retained only the aboveground biomass, which includes the green leave and the green and white parts of the stems above the last growth meristem. We dried the sorted biomass samples in paper envelopes for 24 h at 50 °C or until a constant weight was reached and then weighed them to estimate the APP of graminoid plants (g m⁻² year⁻¹).

To estimate the APP of mosses, we collected three 15 cm² cores, 9 cm deep, in each plot at the same time graminoid plants were sampled. On each core, we measured the height (*height*) of the photosynthetic part, corresponding to the green part of the mosses, with a ruler at ten points around the core to obtain the average height of the living mosses. We then cut and dried the photosynthetic part in paper envelopes for 24 h at 50 °C or until a constant weight was reached to obtain the dry biomass (*biomass*). We used two different methods to measure the average annual moss elongation. First, we measured moss elongation (*elongation*) using natural markers of growth present in some moss species (*P. swartzii* and *Meesia triquetra* (L. ex Jolycl.) Ångström), which show clear patterns of annual growth (Pouliot et al. 2010). When at least three homogeneous colonies of these two species were present, we collected ten stems per colony of *P. swartzii* or *M. triquetra* in each plot simultaneously at the core sampling location. We measured the moss elongation between natural markers with an electronic caliper (+/- 0.01 mm) on the fresh specimen under the binocular. When *P. swartzii* or *M. triquetra* homogeneous colonies were absent or in insufficient quantity (< 3 colonies), we measured moss elongation using cranked wires (bent stems) as artificial markers (Clymo 1970). In the plots where species with natural markers were in insufficient quantity (40 % of plots), we installed and measured up to three clusters of seven cranked wires at the beginning of the growing season, and we measured them again at the end of the growing season to estimate the moss mat elongation. Pouliot et al. (2010) showed that natural markers provided a better estimate of moss growth than the cranked wires in Arctic conditions. Although artificial markers are subject to permafrost thickness, herbivore disturbances, and comparisons between observers, we made sure to protect the artificial markers from animals with the chicken-wire fence, and the same observer took all the elongation measurements. Finally, we estimated the moss APP (g m⁻² year⁻¹) according to the following equation:

$$\text{moss APP} = \frac{\text{biomass} * \text{elongation}}{\text{area} * \text{height}}$$

Vegetation composition

We randomly positioned two 25 x 25 cm quadrats in portions of each plot that had never been sampled before. We estimated the % cover of each species of vascular plants (up to 100 %) and mosses (up to 100 %) to the nearest 1 %, although we merged some taxonomic groups such as lichens and willows for analysis. A list of all the species encountered is available in Appendix 2, Table 1.

Chemical analysis

We measured the N and P concentration in the aerial parts of Poaceae, Cyperaceae, and mosses after 17 years of fertilization. We had to pool the two sub-samples of *E. scheuchzeri* and *C. aquatilis* (Cyperaceae) for chemical analyses due to the small amount of available biomass for each species. We first ground the samples and analyzed the N concentration by applying first a micro-kjeldahl digestion with a “Tecator 2020 Digester” and then by colorimetry using the Microplate Spectrophotometer “Biotek Epoch 2” (Isaac & Johnson 1976, Nkonge & Ballance 1982). We determined the P concentration by digestion in nitric and perchloric acids followed by a colorimetry assay with the same Microplate Spectrophotometer (Tandon et al. 1968).

Decomposition rates

To examine nutrient leaching through the active layer of the soil, we inserted ten decomposition bags into each plot, down to the level of peak graminoid plant roots abundance (approximately 10 cm deep), where the highest decomposition rates are suspected. Bags were 5.5 cm x 6 cm, made of 1 mm nylon mesh, and filled with approximately 1.5 g of dried vegetal material from the block in which they were buried. Before burial, the filled bags were dried at 50 °C or until a constant weight was reached with an accuracy of ± 0.001 g (X_0). We buried the bags at the beginning of the first growing season (June 2019) and recovered at the end of the third growing season (August 2021). To obtain the final dry weight of the vegetal material, we cleaned the bags to remove the sediment and the roots of the vascular plants that had invaded them. Afterward, the bags were dried at 50 °C or until a constant weight was reached with an accuracy of ± 0.001 g (X). Decomposition rates are expressed in terms of percentage of mass lost according to the following equation:

$$\text{Decomposition rates} = \frac{(X_0 - X)}{X_0} * 100$$

Statistical analysis

We used a series of linear mixed models for random complete blocks to explore the main effect of fertilization, taxonomic groups, and their interactive effects (Fox & Weisberg 2018) on graminoid and moss APP, nutrient concentration, and decomposition rate. Simple and linear *a priori* contrasts were performed to compare the effects of fertilization treatments on the different variables. We characterize vegetation communities using a principal component analysis (PCA) with the proportions of species measured by the vegetation inventories. In *a posteriori*, we associated certain species groupings defined by the PCA with the fertilization treatments. We performed a Hellinger transformation on the species abundance data prior to the PCA to account for double absence (Legendre & Gallagher 2001). We also wished to study the temporal change of plant communities in response to increased nutrient availability. To do so, we compared the results obtained after 17 years of fertilization (present study) with data collected in the same treatment plots following 2 years of fertilization by Pouliot et al. (2009) and 5 years of fertilization by Marchand-Roy (2009). The technique used here is the resampling method, also called “snapshot resampling” (Stuble et al. 2021). In order to do this, we assumed that the noise associated with inter-annual variability in the response variables is small relative to the signal induced by long-term change. Stuble et al. (2021) showed that snapshot resampling often yields spurious conclusions. However, the accuracy of results increases when inter-annual variability in the response variable is low or if the magnitude of change through time is high, as we expect with our fertilization treatments. Therefore, we explored the main effect of this time factor (2, 5, and 17 years), taxonomic groups and their interactions on graminoid and moss APP, and nutrient concentration. To do so, we used a series of linear mixed models for random complete blocks (Fox & Weisberg 2018). We also examined vegetation cover changes in proportion for the vascular and non-vascular strata between the 2nd year and 17th of fertilization for each species and treatment using a paired-sample t-test. We used a sequential Bonferroni correction (Holm-Bonferroni Method) for multiple comparisons to adjust the significance level depending on the number of species in each treatment ($\alpha = 0.00714$) (Holm 1979). All analyses were performed in R v.3.2.6 (Team. 2020) using the software packages *ggplot2* (Wickham 2009), *lme4* (Bates et al. 2015), and *vegan* (Okasen et al. 2015). For all analyses, we considered a *P*-values < 0.05 as statistically significant except when a sequential Bonferroni correction was applied. Finally, we tested the assumptions of normalized residuals, leverage, and Cook distances for all models.

Results

Annual primary productivity

Fertilization effect

There was an interaction between fertilization treatments and taxonomic groups (Table 2.1). APP of Cyperaceae increased by 62 % following N-only addition (mean of N1, N3 and N5) but not Poaceae, whereas the APP of Poaceae increased by 317 % following NP addition (mean of NP3 and NP5) but not Cyperaceae. N inputs linearly promoted the APP of graminoids leading to a 36 % increase over the control in the N5 treatment after 17 years of fertilization (Table 2.1; Figure 2.2). Moreover, APP of graminoids in the NP5 treatment was 145 % higher than the N5 treatment and 249 % higher than the P1 treatment (Table 2.1; Figure 2.2). For mosses, in general, fertilization did not affect APP (Tables 2.1). However, the moss APP in NP treatments (mean of NP3 and NP5) was 45 % higher compared to the control and increased by 11 % in the N-only treatments (mean of N1, N3 and N5) compared to the control (Table 2.1; Figure 2.2).

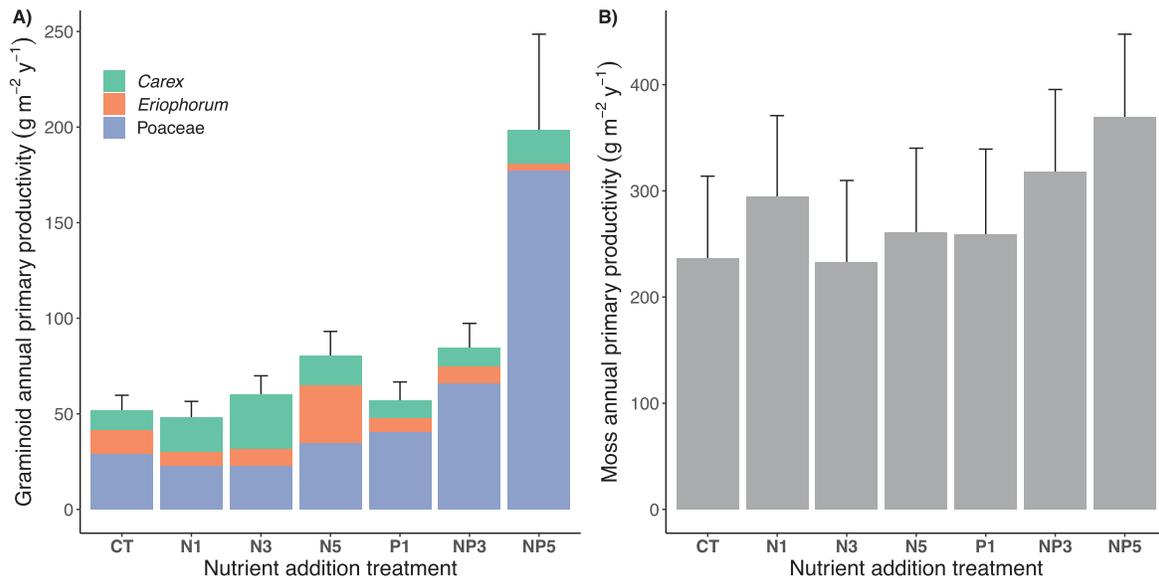


Figure 2.2 A) Annual primary productivity of graminoids separated by taxonomic groups; B) Annual primary productivity of mosses; according to fertilization treatments after 17 years of experimentation in the tundra wetlands of Bylot Island (Nunavut, Canada). Least-square means + SE of fertilization and taxonomic group interactions are presented. See methods for definition of treatments.

Temporal effect

There was a significant interaction between fertilization treatments and time on the APP of graminoids (Table 2.1). Although there was no significant difference in the APP of graminoids following 2, 5, or 17 years of N-only fertilization, the APP of graminoids was 203 % higher for NP5 treatment and 61 % higher for NP3 treatment following 17 years of fertilization compared to 5 years (Figure 2.3). However, APP of graminoids of the control also increased by 75 % between 5 and 17 years of fertilization. For mosses, APP was significantly higher after 5 years of fertilization compared to 2 years (107 % higher) and 17 years (37 % higher), but there was no interaction between fertilization treatments and time (Table 2.1, Figure 2.3).

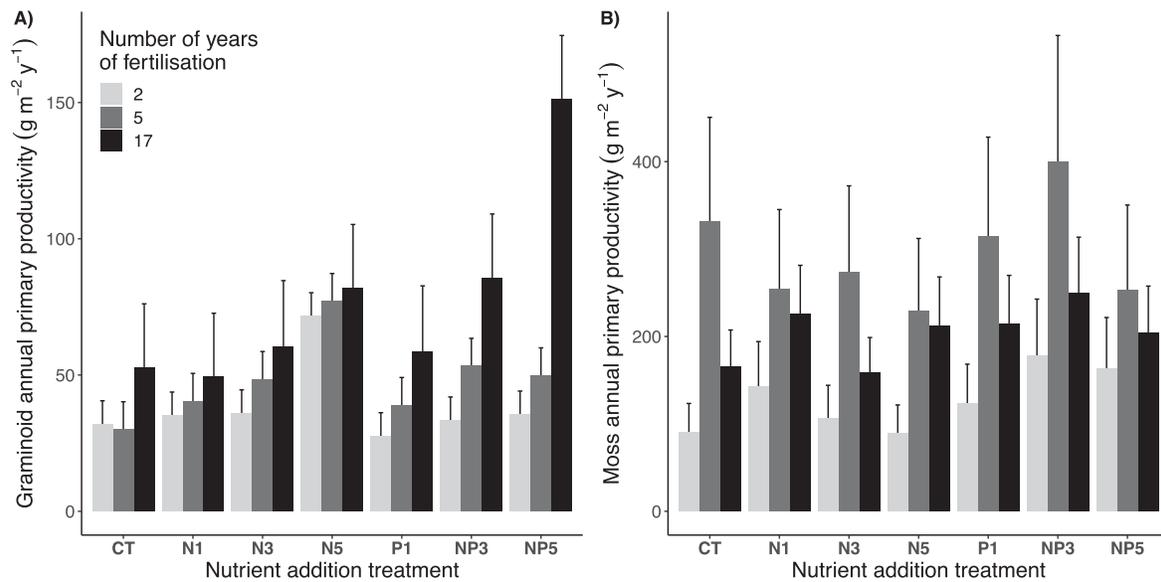


Figure 2.3 A) Annual primary productivity of graminoids; B) Annual primary productivity of mosses; after 2, 5, and 17 years of experimentation according to fertilization treatments in the tundra wetlands of Bylot Island (Nunavut, Canada). Least-square means + SE of fertilization and time interactions are presented. See methods for definition of treatments.

Table 2.1 Results of linear mixed models and *a priori* contrasts to evaluate the effect of fertilization, graminoid taxonomic group (*Carex*, *Eriophorum*, *Poaceae*), time (2, 5 and 17 years), and two-way interactions on the annual primary productivity (APP) of graminoid plants and mosses in an experiment conducted in the tundra wetlands of Bylot Island (Nunavut, Canada). Significant *P*-values ($P < 0.05$) are indicated in bold.

	Graminoid			Moss		
	APP			APP		
	<i>F</i>	<i>P</i>	df	<i>F</i>	<i>P</i>	df
Fertilization (F)	19.7	<.0001	6,42	2.2	0.1	6,42
Family (Fa)	0.5	0.5	1,42			
F X Fa	0.9	0.9	6,42			
Time (T)	18.3	<.0001	2,97	2.7	0.07	2,89
F X T	2.1	0.03	12,97	0.6	0.8	12,89
Contrasts	<i>t</i>	<i>P</i>	df	<i>t</i>	<i>P</i>	df
Nitrogen linear	2.4	0.03	15	0.1	0.9	35
CT vs. N*	1.3	0.2	30	0.7	0.5	68
CT vs. NP*	3.3	0.003	30	2.6	0.01	68
CT vs P1	0.5	0.7	30	0.4	0.7	68
N vs. NP	2.9	0.007	30	2.5	0.01	68
P vs. NP	3.0	0.005	30	1.7	0.09	68

*Nitrogen-only treatments (N1, N3, and N5) are grouped under the term "N". For nitrogen and phosphorus treatments, these are grouped under the term "NP".

Vegetation composition

The first two axes of the PCA analysis explained 37 % of the proportion of variance in species composition in our plots (Figure 2.4). Axis 1 (PC1) was associated with *A. acuminatum*, *S. revolvens*, and *S. cossonii*. Axis 1 is mainly associated with brown moss species that preferentially develop under different hydric and mineral conditions. In the southern Canadian peatlands, the genus *Scorpidium* is found more in wet-and-poor fens, while the genus *Aulacomnium* is found in dry-and-rich fens (Gignac et al. 1991). Axis 2 (PC2) was associated with *Poa arctica* R. Br., *E. scheuchzeri*, and *D. fisheri*, species with distinct belowground biomass and thus different ability to compete for nutrients (Iversen et al. 2015). Combined with Axis 3 and 4 (PC3, PC4), they explain up to 50 % of the proportion of variance (Appendix 2, Table 2). According to the PCA, there was some differences in vegetation composition between the different fertilization treatments (Figure 2.4). Mainly, the vegetation in the NP5 plots was distinctly from the control and the N-only treatments on Axis 1. The species associated with the NP5 treatment were primarily *A. acuminatum*, *P. arctica*, *Hierochloë pauciflora* R. Br. In contrast, we noted that *Calliergon giganteum* (Schimp.) Kindb., *S. revolvens*, and *S. cossonii* were associated with the control and N-only treatments. Thus, unlike the vegetation in the control or N-only treatments, the vegetation found in the NP5 treatment plots is characterized by more mesic species that are not very competitive for nutrients.

The mean cover of *E. scheuchzeri* increased by 19 % between the 2nd and 17th year of experimentation for the control (Table 2.2). Over the N-only treatments, we noted an increase of the mean cover of Cyperaceae (*E. scheuchzeri* and *C. aquatilis* combined) of 21 % between Year 2 and Year 17 (Table 2.2). In comparison, the mean cover of mosses decreased by 48 % for the same period (Table 2.2). As for NP treatments, we observed an increase of 25 % in the cover of *A. acuminatum* and a decrease of 59 % in the cover of *Scorpidium* spp. (Table 2.2). No statistical changes after sequential Bonferroni correction in the cover of graminoid species have been noted for NP treatments, largely because the shift was distributed over many species.

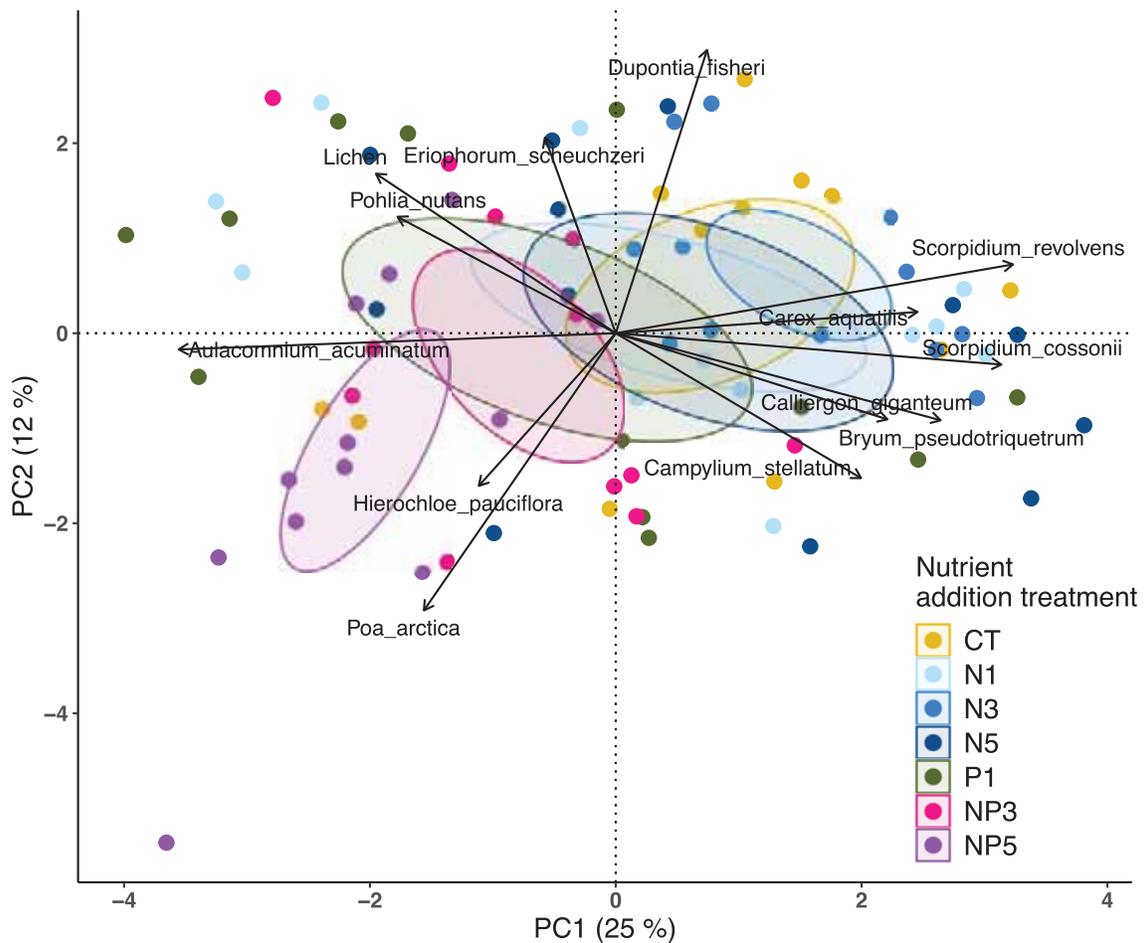


Figure 2.4. Results of the principal component analysis (PCA) on the plant composition of 42 plots with different fertilization treatments after 17 years of experimentation in tundra wetlands of Bylot Island, Nunavut. Arrows are the position of 13 plant species most characteristic on each axis and dots are the position of each sampled plot. The colored ellipses represent the confidence around group mean point. The loading of species analyzed with the PCA is available in Appendix 2, Table 2.

Table 2.2 Variation in plant species cover (%) by vegetation strata for each fertilization treatment between year 2 and year 17 of the experiment in the tundra wetlands of Bylot Island (Nunavut, Canada). Only species with significant change after sequential Bonferroni correction are presented (paired t-test, $P < 0.00714$).

Treatment	Strata	Species	Variation (%)	df	<i>t</i>	<i>P</i>
CT	Graminoid	<i>Eriophorum scheuchzeri</i>	+18.9	11	6.4	<.0001
N1	Moss	<i>Scorpidium</i> spp.	-50.5	11	-7.5	<.0001
		<i>Bryum pseudotriquetrum</i>	-2.1	11	-3.7	0.004
	Graminoid	<i>Eriophorum scheuchzeri</i>	+8.3	11	4.4	0.001
N3	Graminoid	<i>Carex aquatilis</i>	+15.1	11	5.1	0.0004
N5	Moss	<i>Scorpidium</i> spp.	-43.1	11	-8.4	<.0001
	Graminoid	<i>Carex aquatilis</i>	+15.9	11	3.8	0.003
		<i>Eriophorum scheuchzeri</i>	+26.1	11	4.0	0.002
P1	Moss	<i>Aulacomnium acuminatum</i>	+17.7	11	4.3	0.001
		<i>Scorpidium</i> spp.	-61.1	11	-12.7	<.0001
NP3	Moss	<i>Aulacomnium acuminatum</i>	+24.5	11	4.9	0.0005
NP5	Moss	<i>Scorpidium</i> spp.	-58.6	11	-5.5	0.0002

Nutrient concentration

Fertilization effect

N inputs linearly increased the total nitrogen concentration in the tissues of graminoids (Table 2.3; Figure 2.5). N concentration did not differ between Cyperaceae and Poaceae, and this was consistent across fertilization treatments (Table 2.3). Graminoid plants in the NP treatments had on average 25 % more P in their tissue than those in the N-only treatments, and, globally, Poaceae had 10 % less P in their tissue than Cyperaceae (Tables 2.3; Figure 2.5). P concentration in Cyperaceae tissues remained unaffected by any of the treatments, suggesting unlimited P availability for this family. In contrast, for the Poaceae, P concentration in tissues increased by 25 % in the NP treatments but reduced by 4 % in the N-only treatments, as compared to the control (Figure 2.5). Similarly, N inputs linearly increased the total N concentration in moss tissues (Table 2.3; Figure 2.5). N levels were 66 % higher in mosses that received NP fertilization compared to the control and were 22 % higher compared to N-only treatments (Table 2.3; Figure 2.5). P concentration in mosses tissues increased by 71 % in the NP treatments but remained unaffected by N fertilization, as compared to the control (Table 2.3; Figure 2.5), suggesting a P availability limitation for mosses.

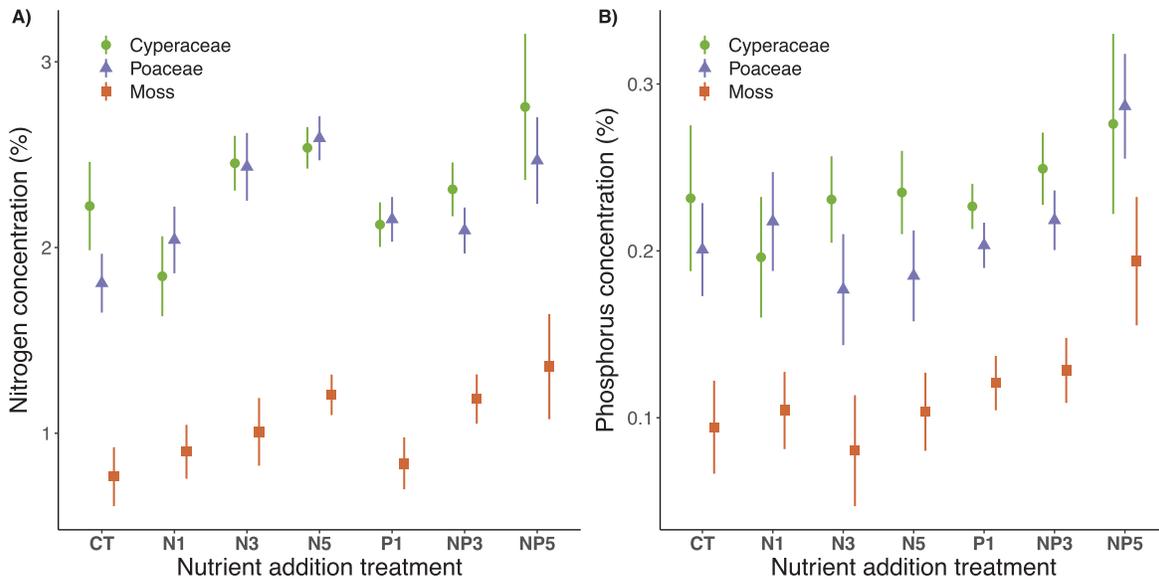


Figure 2.5 A) Nitrogen concentration; B) Phosphorus concentration; according to fertilization treatments and taxonomic groups after 17 years of experimentation in the tundra wetlands at Bylot Island (Nunavut, Canada). Least-square means \pm SE are presented. See methods for definition of treatments.

Temporal effect

There was a significant interaction between time and fertilization treatments on the N concentration of graminoid plants (Table 2.3; Figure 2.6). N levels after 17 years of fertilization were significantly higher than after 2 years in N3, N5, NP3, and NP5 treatments (15 %, 24 %, 10 %, and 24 % higher, respectively), whereas no difference was observed between 5 and 2 years of fertilization. However, high temporal variability was observed as the N concentration across all treatments of graminoid plants decreased by 10 % between Year 2 and 5 of fertilization and increased by 11 % between Year 5 and 17 (Figure 2.6). A significant time effect on the P concentration of graminoid plants was also observed (Table 2.3) as P concentration across all treatments of graminoid plants decreased by 37 % between Year 2 and 5 of fertilization and increased by 35 % between Year 5 and 17. For mosses, no time effect or interaction with treatment was observed on N and P concentrations, and both were similar after 2, 5, or 17 years of fertilization (Table 2.3; Figure 2.6).

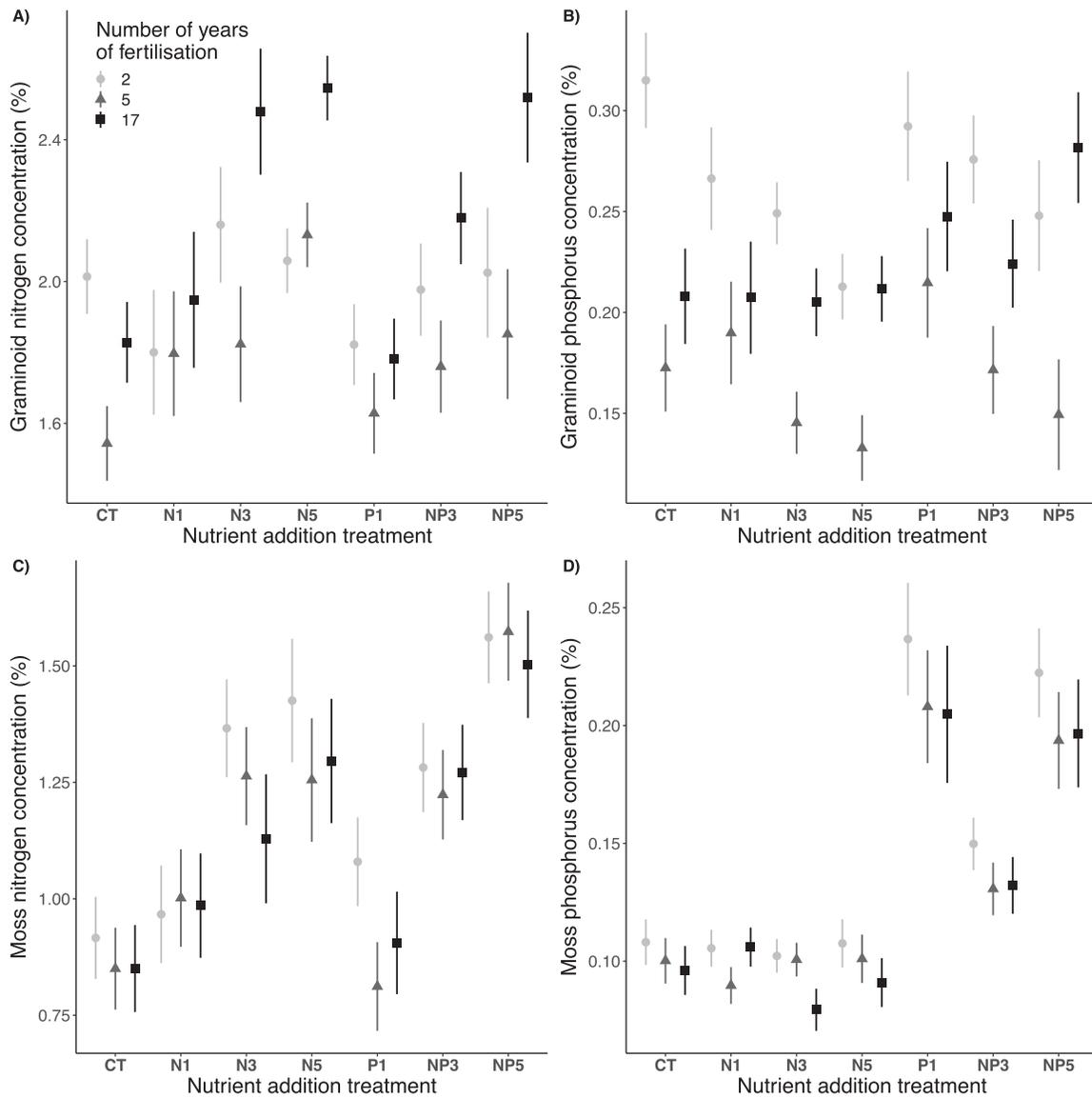


Figure 2.6. A) Nitrogen concentration of graminoid plants; B), Phosphorus concentration of graminoid plants; C) Nitrogen concentration of mosses; D) Phosphorus concentration of mosses; according to fertilization treatments after 2, 5, and 17 years of experimentation in the tundra wetlands at Bylot Island (Nunavut, Canada). Least-square means \pm SE are presented. See methods for definition of treatments.

Table 2.3. Results of linear mixed models and *a priori* contrasts to evaluate the effect of fertilization, graminoid families (Cyperaceae and Poaceae), time (2, 5 and 17 years), and two-way interactions on the N and P concentration of graminoid plants and mosses in an experiment conducted in the tundra wetlands of Bylot Island (Nunavut, Canada). Significant *P*-values ($P < 0.05$) are indicated in bold.

	Graminoid						Moss					
	Nitrogen concentration			Phosphorus concentration			Nitrogen concentration			Phosphorus concentration		
	<i>F</i>	<i>P</i>	df	<i>F</i>	<i>P</i>	df	<i>F</i>	<i>P</i>	df	<i>F</i>	<i>P</i>	df
Fertilization (F)	19.7	<0.0001	6,42	2.2	0.1	42	8.0	<0.0001	6,22	15.0	<0.0001	6,22
Time (T)	18.3	<0.0001	2,97	41.8	<0.0001	96	2.7	0.07	2,89	2.9	0.1	2,89
F X T	2.1	0.03	12,97	1.2	0.3	96	0.6	0.8	12,89	1.0	0.5	12,89
Family (Fa)	0.5	0.5	1,42	5.1	0.03	42						
F X Fa	0.9	0.9	6,42	0.05	0.8	42						
Contrast	<i>t</i>	<i>P</i>	df	<i>t</i>	<i>P</i>	df	<i>t</i>	<i>P</i>	df	<i>t</i>	<i>P</i>	df
Nitrogen linear	4.2	0.0003	22	0.2	0.9	22	3.2	0.01	12	-0.2	0.8	12
CT vs. N*	1.5	0.1	42	0.3	0.8	42	-1.7	0.09	22	0.005	0.8	22
CT vs. NP*	1.6	0.1	42	1.3	0.2	42	-3.1	0.006	22	-3.4	0.002	22
CT vs. P1	0.5	0.6	42	0.6	0.4	42	0.2	0.7	22	1.5	0.1	22
N vs. NP	0.7	0.5	42	2.3	0.04	42	-3.4	0.002	22	-4.5	0.0002	22
P vs. NP	1.7	0.09	42	2.1	0.04	42	-1.8	0.09	22	-1.7	0.1	22

*Nitrogen-only treatments (N1, N3, and N5) are grouped under the term "N". For nitrogen and phosphorus treatments, these are grouped under the term "NP".

Decomposition rates

N additions linearly enhanced the decomposition rate in the active soil layer (Appendix 2, Table 3), leading to a 17 % increase in the average decomposition rate of the N-only treatments compared to the control (Appendix 2, Figure 1). However, we noted the highest decomposition rates in NP treatments, where the combined addition of N and P led to 45 % increases in the decomposition rate compared to the control (Appendix 2, Table 3; Figure 1). The decomposition rate in NP additions was also, on average, 25 % higher than in N-only treatments (Appendix 2, Table 3; Figure 1).

Discussion

We simulated possible increases in atmospheric N deposition in the Canadian High Arctic (Gordon et al. 2001, Choudhary et al. 2016) with our N treatments. We also simulated an overall increase in nutrient availability with our combined N and P treatments as a result of global warming through assumed greater soil mineralization liberating both main nutrients (Rustad et al. 2001, Shaw & Cleveland 2020). Globally, the combined addition of N and P had a much stronger effect than the addition of N alone on primary productivity and plants composition of communities of arctic wetlands after 17 years of experimentation. This result suggests that global warming-induced increases in nutrient availability (N and P) will have more impact than simple N deposition. We also observed a lag in the response time of the primary productivity of graminoid plants following fertilization.

Nitrogen deposition vs. global warming

After 17 years of fertilization, only the APP of Poaceae was strongly increased by treatments simulating the indirect effects of global warming on nutrient availability, whereas only the APP of Cyperaceae was increased slightly by treatments simulating the effects of a large increase in N deposition. This appears to be consistent with the observations of de Wust-Galley et al. (2020), where, after four years of N fertilization in alpine tundra, the Cyperaceae canopy increased by 33 %, and no impact was observed for graminoids (Poaceae). These results suggest a differential response between Cyperaceae and Poaceae to the addition of N alone or in combination with P. It has been suggested that Cyperaceae benefit from added N because of their ability to use P more efficiently compared to other species (Bassin et al. 2012). Cyperaceae have morphological adaptations that allow them to evolve in P-poor conditions such as P acquisition through highly efficient rhizome (Shane et al. 2006). Since the tundra ecosystem is N and P co-limited (Jiang et al. 2019), Cyperaceae have an advantage under P-poor conditions, allowing them to respond to increased N-only fertilization while the response of other graminoids is restrained. However, the competitive advantage of Cyperaceae over Poaceae weakens in NP

treatments where P is no longer limited, meaning a higher APP for Poaceae. Our results on moss APP seems to show that mosses are probably also P limited in our experiment, whereas the APP of mosses remains unaffected by N-only fertilization but slightly increases by NP addition, as compared to the control. This result is consistent with previous fertilization experiments (Verhoeven & Schmitz 1991, Cusell et al. 2014) in rich fens where *S. cossonii* (a dominant species in our study) has been found to be mostly P limited. According to Limpens et al. (2004), while N enrichment has been shown to have toxic effect on mosses due to higher NH_4^+ sensibility (Heijmans et al. 2001), P can alleviate the negative impact of high N deposition on mosses by enhancing their capability to assimilate the deposited N. Together, these results suggest that the increase in APP in response to warming temperatures already reported in the tundra wetlands by Gauthier et al. (2013) may at least in part be due to an increase in nutrient availability: mainly P. Moreover, considering the much stronger response of graminoids than mosses to NP fertilization, our results suggest that in the long-term (i.e. after a few decades of warming), a transition from moss-dominated to graminoid-dominated tundra wetlands and mainly by Poaceae could be expected. This scenario has been observed in the meta-analysis of Elmendorf et al. (2012), whereas across 61 tundra sites, long-term effects of experimental warming (mostly open-top chambers) lead to an increase in the abundance of graminoids and a decrease in moss abundance.

The treatments simulating global warming also had an influence on the floristic composition of tundra wetlands after 17 years, unlike treatments simulating N deposition only. The vegetation in this treatment was characterized by a more mesophilic moss (*A. acuminatum*) and vascular species with small belowground biomass such as *P. arctica*. From a hydrological point of view, the large increase in graminoid APP observed in the NP5 treatment undoubtedly led to a significant increase in litter at the end of the growing season. Due to the cold conditions and slow decomposition rate, this litter can accumulate over time and raise the soil above the water table. As conditions become less humid, this will promote the growth of more adapted mesophilic species such as *A. acuminatum*; a moss often found on the upper edge of peat polygons. As for the characterization of NP5 treatment by *P. arctica*, the small belowground biomass of this species (4-15 g m⁻²) compared to other graminoid species such as *D. fisheri* (153-1305 g m⁻²) or *Eriophorum vaginatum* L. (61-1968 g m⁻²) (Iversen et al. 2015) suggests adaptation to a rich nutritional habitat. In contrast, increased plant investment in root biomass is often associated with adaptation to increase nutrient uptake competitiveness in the context of limited soil resources (Iversen et al. 2015).

The overall higher and constant P concentration of Cyperaceae tissues across all treatments compared to Poaceae is consistent with the previous mechanism where the Cyperaceae were less P sensitive than the Poaceae due to their species-specific physiological growth adaptations. Also, we observe that the linear response with N level after 17 years, both in mosses and graminoids, indicates that the plants are not saturated

in N or P even at the highest doses of fertilization used. This suggests that mosses continue to absorb nutrients from the annual fertilization even after 17 years. According to Liu et al. (2020), mosses are sensitive to nutrient addition, irrespective of age. The acropetally translocation of nutrients may cause the continued nutrient absorption of mosses from older parts to new-grown segments.

Lag in the response time

We observed a lag in the response of graminoid APP to the treatment simulating the effects of global warming on nutrient availability as a minimum of 6 years of fertilization, or one year after the 2nd survey (Year 5), was required to reach the highest amplitude until now. Pouliot et al. (2009) suggested that mosses can act as a sponge by rapidly capturing all the nutrients added by fertilization due to their higher cation exchange capacity (Clymo 1963), consequently leaving no nutrient to percolate through the moss layer down to the vascular plant root level (Kotanen 2002). Our results support this conclusion as we observed no difference in N and P concentrations of mosses between 2, 5, and 17 years of fertilization across all treatments. This suggests a rapid and continuous absorption by mosses of nutrients added through fertilization. Graminoid plants would benefit from the nutrient addition mostly when the moss mat would start to decompose and release these nutrients a few years later. This is what we observed as, contrary to mosses, N concentration in graminoid plants exposed to fertilization increased over time and was highest after 17 years of fertilization. This could explain why in our timeline, the APP of vascular plants reached its maximum only 17 years after the start of the experiment.

The N-P co-limitation at our study area could explain why we observed a lag in the APP of graminoids only for the NP treatments and not for the N-only treatments. In their meta-analysis, Jiang et al. (2019) suggested that the tundra is one of the most N and P co-limited ecosystems. Therefore, when the moss mat is starting to decompose and release its nutrients, only the graminoid plants in the plots that receive both N and P additions could significantly increase their growth. Although the moss carpet also captured and sequestered N rapidly in the N-only treatments, its release following decomposition of the moss mat did not enhance graminoid growth due to the low availability of natural P. However, the lag observed in the APP response of graminoids following NP treatments cannot entirely reflect the real effects of global warming on nutrient availability. Indeed, in our experiment, the nutrient addition occurred at the moss surface. Yet, warming should increase the availability of nutrients deeper in the soil, where the decomposition process takes place, thereby bypassing the moss absorption process that occurred in our experiment (Oulehle et al. 2016). This bias derives from the experimental setup initially designed to simulate the fertilizing effects of surface-applied goose feces. However, our decomposition rate results indicated higher decomposition proportions with increases in fertilization. It suggests that even though nutrient addition was applied over the vegetation, long-term fertilization led to a larger pool of

nutrients in the soil, where microorganisms can accelerate the decomposition of organic matter (Hobbie et al. 2005). Also, other factors linked to global warming, such as varying precipitation patterns and deeper or shallower snow cover, can significantly impact vegetation growth (Myers-Smith et al. 2019).

Although moss APP also responded to the treatment simulating global warming, it was weaker than graminoids. Moreover, contrary to graminoids, no clear trend emerged regarding the temporal change in moss APP except for particularly high productivity at year 5 of the experiment, including in control. The shape bell of moss APP between 2nd, 5th, and 17th year could be explained by a decrease in productivity after 17 years due to the parallel increase of graminoids, which would reduce the resources available for mosses; primarily light. As graminoid APP increases, less light is available to the lower strata, which reduces moss growth, as observed by van der Wal et al. (2005) in their fertilization-shading experiment. We also noted that in Year 5 of the experiment, when moss growth was strongest, precipitation at the beginning of the season was high (25 mm in June) and average temperature in July was moderate (6.0 °C) (Appendix 2, Figure 2). By contrast, Year 2 was characterized by low early-season precipitation (13 mm) and lower temperature in July (4.9 °C), and Year 17 by high early-season precipitation (29 mm) and very high temperature in July (13.2 °C) (Figure A3). Clarke et al. (1971) proposed that mosses are very sensitive to short-term climatic conditions. In general, temperature and precipitation are the two most important factors influencing the annual growth of both *Sphagnum* (Gunnarsson 2005) and brown mosses (Zechmeister 1995). However, in peatland with a strong maritime influence, such as the Bylot Island tundra wetlands, Asada & Warner (2003) determined that the growth of mosses was correlated more with precipitation than with temperature. Nonetheless, they emphasize a synergetic effect between these two factors because even in the presence of high rainfall during the growing season, growth will be reduced if the temperature remains cool. Moreover, Callaghan et al. (1997) reported that while there is a positive correlation between moss growth and monthly temperatures of May, June, and August, the correlation was negative in July, reflecting drought constraints. Therefore, annual variation in moss APP could be due to a short-term response to annual climatic conditions and, more specifically, to drought events.

Wetlands of Bylot Island are exposed to chronic grazing by geese due to the presence of a large snow goose colony (Valéry et al. 2010). Goose grazing is known to reduce primary production and change plant composition in this ecosystem (Gauthier et al. 2004, Valéry et al. 2010, Nishizawa et al. 2021). In our study, goose grazing was suppressed since the start of our experiment, which by itself may have induced some temporal changes in plant biomass and composition in addition to those caused by fertilization and could explain some of the observed temporal changes. However, this effect is attenuated in our experiment as we always examined the effect of the fertilization treatments in relation to a control plot where goose grazing was also suppressed.

Nonetheless, we cannot exclude the possibility of a synergetic effect between goose exclusion and some fertilization treatments, and this question is addressed in the second chapter of this thesis.

Conclusion

Our 17-year experiment indicates that a sustained addition of combined N and P had a much greater influence on the plant community of tundra wetland than N alone, a phenomenon that had not been fully demonstrated in previous short-term studies on Bylot wetlands (Marchand-Roy 2009, Pouliot et al. 2009). Consequently, since an increase in the availability of N and P in the soil is expected with global warming, we can predict that warming should have a strong impact on wetland tundra vegetation in the future. The increase in APP of graminoid plants that we observed after 17 years of fertilization mainly affected Poaceae, but it also altered the composition of the vegetation by favoring the growth species characteristic of the mesic and nutrient-rich habitats of the island. We also documented a time lag in the response of graminoid plants to NP fertilization up to 17 years but not in response to N addition, possibly because this time lag may be much longer. This lag could be caused by the rapid nutrient uptake role of the moss mat present in this habitat, which prevents similar uptake by vascular plants. The vegetation of the tundra wetlands of the Canadian High Arctic is therefore subject to changes under the main influence of increased nutrient availability through global warming. Despite a latency period, a transition from a moss-dominated ecosystem to an ecosystem dominated by graminoid plants with a high proportion of Poaceae and eventually a drier plant community should be expected in those wetlands. It is important to note that wetlands dominated by graminoids are the ecosystem with the highest methane fluxes in the Arctic (Bao et al. 2021), mainly because of aerenchymatous roots and stems in graminoid plants that are absent in mosses (Tuittila et al. 2004). Therefore, a potential consequence of a transition to graminoid-dominated wetlands in response to global warming could be to amplify greenhouse gas emissions into the atmosphere.

Chapitre 2

The Greater Snow Goose: an unexpected rescuer of the tundra vegetation against climate change?

Charles Gignac, Line Rochefort & Gilles Gauthier

Résumé

Le réchauffement climatique a pour effet d'augmenter la disponibilité en nutriments de la toundra. Une des conséquences attendues est la transformation des milieux humides dominés par les mousses vers un écosystème dominé par les plantes graminoides. De plus, les herbivores sont reconnus pour imposer une pression de broutement soutenue sur les écosystèmes arctiques. Cependant, une question demeure : quel est l'effet de l'herbivorisme sur cette transition? Pour évaluer cette question, un dispositif factoriel avec des traitements de fertilisation simulant le réchauffement climatique et des exclos supprimant le broutement de la Grande Oie des neiges a été entretenu pendant 17 années, sur l'île Bylot dans le Haut-Arctique. Le broutement par les oies diminue davantage la productivité primaire et la litière des plantes graminoides que l'effet négatif du piétinement sur la croissance des mousses, favorisant ainsi la stabilité des milieux humides de toundra dominés par les mousses en réponse au réchauffement climatique.

Abstract

Global warming is increasing nutrient availability through increased mineralization. One expected consequence is to transform wetlands dominated by mosses into an ecosystem dominated by graminoid plants. Herbivores are also known to have notable effects on Arctic ecosystems through grazing. However, a question remains: what is the effect of herbivory on this transition? To evaluate this question, a factorial design with fertilization treatments simulating climate warming and exclosures to prevent grazing by the Greater Snow Goose was maintained for 17 years on Bylot Island in the Canadian High Arctic. Grazing by geese decreases primary productivity of graminoid plants by 9 % and decreased litter biomass up to 58 %. Moreover, this negative effect of grazing on graminoid productivity was more important than the negative impact of trampling on moss growth, thereby promoting stability of moss-dominated tundra wetlands in response to climate warming.

Introduction

Herbivores apply significant pressure on plant productivity, and their interactions with plants are essential to understanding the functioning of ecosystems (Côté et al. 2004, Estes et al. 2011). Herbivores can have major impacts on the distribution of plant species (Cromsigt & te Beest 2014, Christie et al. 2015), on nutrient availability (Ågren & Andersson 2011), and ecosystem processes (Vaisanen et al. 2014, Vowles et al. 2017). In the Arctic, environmental processes that affect the climate, such as albedo and the carbon cycle, are partly controlled by tundra herbivores (Cromsigt et al. 2018). Moreover, a growing number of studies seem to show that herbivores can have a buffering effect, also known as the “cooling effect” (Fisichelli et al. 2012, Vuorinen et al. 2020), on the growth of particular plant species. In the context of global warming, this cooling effect may be strong enough to counteract potential changes in vegetation induced by global warming (Speed et al. 2011, 2012, Bräthen et al. 2017, Vuorinen et al. 2017). A good example is the buffering effect of caribou (*Rangifer tarandus* L.) browsing on the expansion of the northern limit of shrubs due to global warming (Post & Pedersen 2008, Olofsson et al. 2009, Post et al. 2009, Myers-Smith et al. 2011). While several studies have examined this cooling effect by large herbivores such as caribou and muskoxen, or even small mammals such as lemmings (Johnson et al. 2011), few studies have looked at the impact of herbivorous waterfowl on the response of the tundra to climate change. Yet, geese are major herbivores in tundra wetlands, and many populations are currently at record levels across the Arctic (Lefebvre et al. 2017).

Primary production of the tundra is increasing across the Arctic (McGuire et al. 2000). For example, on Bylot Island in the Canadian High Arctic, the primary production of graminoids in wetlands has shown a 123 % increase over 23 years in response to warming (Gauthier et al. 2013). Direct effects of warming are known in the Arctic to increase photosynthesis rate (Hobbie & Chapin 1998) and increase the length of the growing season (Natali et al. 2012, Wolkovich et al. 2012). In contrast, indirect effects of warming temperatures deepen the active layer and accelerate mineralization of nutrients in the soil, which can lead to the fertilization of an ecosystem traditionally limited by nitrogen (N) and phosphorus (P) availability (Shaver et al. 1986, Chapin 1991, Jiang et al. 2016). In addition to enhanced nutrient mineralization, extreme N deposition events are expected to become more frequent in the Arctic due to increased cyclonic activity and precipitation (Choudhary et al. 2016). Therefore, even relatively modest increases in N inputs (0,1 to ~1 g m⁻² year⁻¹) in the future can represent significant additional N addition in the Arctic. It is of particular concern since Arctic ecosystems are known to be sensitive to increased N inputs (Gordon et al. 2001, Arens et al. 2008, Street et al. 2015).

In addition to promoting an overall increase in primary productivity, global warming and increased N deposition could lead to a change in the composition of the tundra plant community from a moss-dominated ecosystem to

one more dominated by graminoid plants (De Schrijver et al. 2011, Elmendorf et al. 2012, Ravolainen et al. 2020). Several functional groups, such as mosses and lichens, indeed tend to decrease in abundance and cover due to the direct and indirect effects of climate change. A rapid increase in N availability through N deposition is also a threat to tundra biodiversity (Bowman et al. 2006, Britton & Fisher 2007, Prager et al. 2017). Finally, global warming can affect the chemical composition of plants, which may impact forage quality of herbivores (Jonsdottir et al. 2005, Lameris et al. 2017, Zamin et al. 2017). For instance, Doiron et al. (2014) showed experimentally that a temperature increase of 1 °C to 2 °C in the Arctic accelerates the seasonal decline in plant N concentration, a key nutrient for herbivores.

Many goose species, such as the Greater Snow Goose (*Chen caerulescens atlantica* K.), feed on both above or below ground plant parts (Baldassarre 2014). In the Arctic, their diet varies both seasonally and according to the habitat used (Gauthier 1993). On Bylot Island, an important nesting site for Greater Snow Geese (Reed et al. 1992), geese primarily feed on nutrient-rich graminoids (*Dupontia fisheri* R.Br., *Carex aquatilis* Wahl, *Eriophorum scheuchzeri* Hoppe) in freshwater wetlands (Gauthier et al. 2006), particularly goslings to maximize their growth rate (Manseau & Gauthier 1993). Geese prefer *Eriophorum* sp. because it contains up to 20 % more N and 25 % less fiber than the other graminoid species consumed (Gauthier 1993, Manseau & Gauthier 1993). Although geese mostly consume the aerial parts of graminoid plants in the Arctic, early in the summer, during snowmelt, they feed mainly on underground parts of vascular plants by digging them out by an action called grubbing (Gauthier 1993, Gauthier et al. 2006). In addition to directly affecting vascular plants, grubbing also damages the moss mat, disrupts the integrity of the organic layer of the soil, and can thus have a large impact on the arctic ecosystem (van der Wal et al. 2007). For example, in Svalbard (Gornall et al. 2009) and Greenland (Madsen et al. 2011), goose grazing alone limits the growth of graminoid plants and promotes the growth of mosses, which is the opposite of the response of this habitat to global warming. In contrast, in presence of grubbing, which disturbs the moss layer, a shift from a moss-dominated to a more graminoid-dominated system is observed, a trend that is reinforced by global warming (Gornall et al. 2009).

The current study aims to assess over a 17-year period how grazing by Greater Snow Geese interacts with increased soil nutrient input due to global warming and N deposition on High-Arctic vegetation. To do so, we used a long-term experimental set-up combining various fertilization treatments with the presence or absence of geese manipulated with exclosures in tundra wetlands. This experiment allowed us to test 3 hypotheses: a) By reducing the graminoid productivity, grazing by Greater Snow Geese slows down the transition from a moss-dominated ecosystem to one dominated by graminoid plants induced by nutrient addition (chapter 1); b) Disruption of the moss cover by occasional grubbing is not sufficient to promote the transition to a graminoid-dominated system but does promote plant diversity which tends to be reduced by nutrient addition (chapter 1);

c) Chronic goose herbivory increases nitrogen concentration of graminoid leaves by promoting shorter growth form (Ruess et al. 1997).

Method

Study area

The study took place in the southwestern plain of Bylot Island (73°08'N, 80°00'W), part of the Sirmilik National Park, on northern Baffin Island, Nunavut. This is the site of the largest breeding colony of Greater Snow Geese in the Canadian Arctic (Reed et al. 1992, Legagneux et al. 2012) 20,000 pairs are nesting every year (Reed et al. 2002). The Greater Snow Goose is the largest and most abundant herbivore on the island due to the absence of large herbivorous mammals such as caribou (*Rangifer tarandus* L.) or muskoxen (*Ovibos moschatus* Zim.) (Gauthier et al. 2011). Although geese mostly nest in mesic sites on Bylot Island, parents and young will move to freshwater wetland areas to feed during the summer (Massé et al. 2001). Geese remove a significant amount of graminoid biomass in those wetlands every year (Valery et al. 2010). Despite some inter-annual fluctuations, goose grazing impact showed a declining trend over time, mostly because plant production has increased due to climate warming (Gauthier et al. 2013).

Lowland sites are characterized by a mosaic of freshwater wetlands composed of peat polygons, small lakes, and pond aggregations surrounded by upland, mesic vegetation (Massé et al. 2001, Ellis & Rochefort 2004). The microtopography that develops within these landforms has a significant influence on the movement of surface water. Consequently, this affects the hydrological and thermal soil conditions, which impact plant communities (Zona et al. 2011, Gamon et al. 2012). These wetlands are fed by snowmelt runoff from the surrounding hills and are characterized by arctic fens vegetation (Pouliot et al. 2009). They are dominated by Cyperaceae (*Carex aquatilis* Wahl., *Eriophorum scheuchzeri* Hoppe), Poaceae (*Dupontia fischeri* R. Br., *Arctagrostis latifolia* R. Br., Griseb., *Pleuropogon sabinei* R. Br.), and brown mosses (*Aulacomnium acuminatum* (Lindb. et Arnell) Kindb., *Aulacomnium turgidum* (Wahl.) Schwägr., *Scorpidium revolvens* (Sw) Rubers., *Scorpidium cossonii* (Schimp.) Hedenäs., *Campylium stellatum* (Hedw.) C.E.O. Jensen., *Polytrichum swartzii* Hartm.) (Marchand-Roy 2009, Pouliot et al. 2009).

The average summer temperature at the study site is 4.5 °C and -32.8 °C in winter (Gauthier et al. 2011). Also, between 1976 and 2011, the temperature of the region warmed by an average of 2.8 °C in spring and summer and 4.3 °C in autumn (Gauthier et al. 2011). Snow cover is present from October to early June. From 1995 to 2019, the average amount of rain between June 1 and August 17 is 77.5 mm. While Arctic precipitation rates

should increase over the next decades (Held & Soden 2006), at Bylot Island, a decreasing trend of 21 mm per decade is observed in the total amount of rain received during the summer on the island (CEN 2020). The Greater Snow Goose is the principal herbivore in the tundra wetlands of the island (Gauthier et al. 2011).

Experimental design

In 2003 (17 years ago), a randomized complete block experimental design was set up in six arctic fens in the Qarlikturvik Glacial Valley (Figure 3.1). The six blocks were randomly selected from different polygon fens at least 500 m apart from each other. All the chosen sites were located in prime feeding habitat for geese and had been continuously exposed to goose grazing until the start of the experiment. Each block comprises seven main plots of 2 m x 2 m, randomly arranged and separated by at least 5 m. Each plot of a site received a different fertilization treatment for 17 years, which were replicated in all sites. From 2003 to 2004, whole plots were protected from goose grazing and grubbing by a 50 cm high chicken wire fence (2.5 cm mesh size). In 2005, in the third year of treatment, we removed the fence from half of each plot to allow goose grazing and grubbing, which transformed the experiment into a split-plot design (grazed vs. ungrazed) for 14 years. The following fertilizer treatments were applied at the beginning of each growing season (late June or early July) between 2003 and 2019 after standing water resulting from spring runoff had disappeared from the plots:

- “CT” (a control that did not receive fertilizers)
- “N1” (1 N g m⁻² year⁻¹)
- “N3” (3 N g m⁻² year⁻¹)
- “N5” (5 N g m⁻² year⁻¹)
- “P1” (1 P g m⁻² year⁻¹)
- “NP3” (3 N g m⁻² year⁻¹ + 0.5 P g m⁻² year⁻¹)
- “NP5” (5 N g m⁻² year⁻¹ + 1 P g m⁻² year⁻¹)

Inorganic N was applied as ammonium nitrate (34-0-0) (NH₄NO₃) and inorganic P as superphosphate (0-46-0) (H₃PO₄). The inorganic N was diluted in 2 L of water before application with a garden watering can, and the inorganic P was applied manually and uniformly over the entire experimental plot. The P1 and control plots were watered with the same amount of water as the one applied to the N plots. The N1, N3, and N5 treatments aim at testing the direct fertilizing effect of N deposition on vegetation. In comparison, current N deposition rate in

the Arctic is around 0,1 to $\sim 1 \text{ g m}^{-2} \text{ year}^{-1}$ (Choudhary et al. 2016) and is approximately $5 \text{ g m}^{-2} \text{ year}^{-1}$ in the alpine heath of Europe (Gordon et al. 2001). Considering that by 2050, average temperatures in the Arctic should have increased by $4 \text{ }^{\circ}\text{C}$ (Overland et al. 2019), the amount of N and P released by warming of the active layer is likely to be similar in magnitude to our fertilizer treatments. The NP3 and NP5 treatments aim to test the indirect fertilizing effect of global warming on vegetation through assumed greater soil mineralization liberating both N and P nutrients. Results from the meta-analysis of Rustad et al. (2001) showed that, across all biomes, the increase of the average temperatures up to $6 \text{ }^{\circ}\text{C}$ more by experimental warming significantly increased net N mineralization rates by 46 %. Although P cycling is probably less sensitive to temperature increases (Schmidt et al. 2002), summer warming has been shown to stimulate P release from litter (Aerts et al. 2012) and P mineralization—phosphatase enzyme activities in soil increased with temperature (Shaw & Cleveland 2020). In boreal peatlands, an annual N enrichment of about 4 g m^{-2} is considered equivalent to the N released by a temperature increase of $1 \text{ }^{\circ}\text{C}$ (Limpens et al. 2011). Furthermore, we added treatment with a P addition alone to better understand the effect of a combined N and P addition (treatment P1).

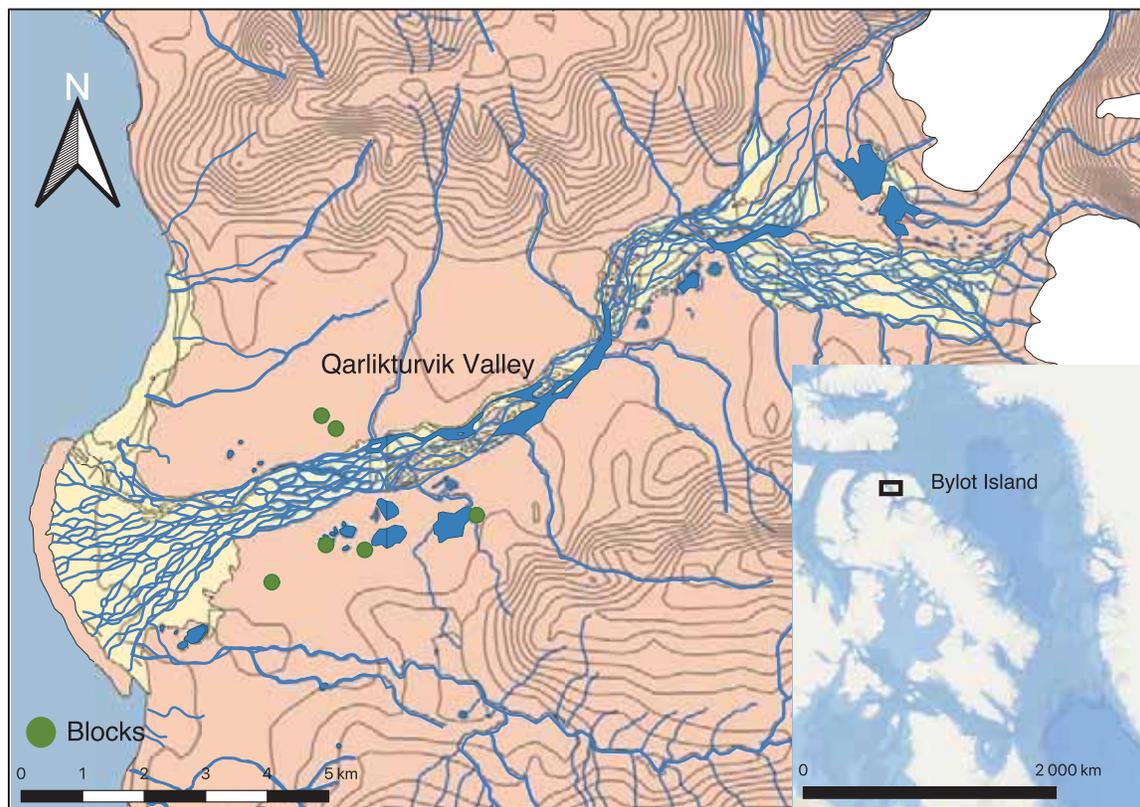


Figure 3.1 Location of the six experimental blocks located in the wetlands of the Qarlikturvik glacial valley, on Bylot Island (Nunavut, Canada).

Annual primary productivity (APP)

In order to measure annual primary productivity (APP), the subplots that were continuously exposed to goose grazing were fenced again at the start of summer 2019. We harvested the biomass from each subplot at peak production (August 1st to 15th, 2019), as this is a good estimate of APP for vascular plants in the High Arctic (Gauthier et al. 1995). Within each experimental block, we collected the biomass samples of all subplots on the same day. Thus, the differences in sampling date are between blocks and not within blocks. For vascular plants, we randomly collected two 100 cm² samples in each subplot to a depth of 10 cm. The graminoid biomass, which accounted for > 90 % of total biomass in those fens (Gauthier et al. 1995), was sorted by taxonomic groups that could be easily recognized (*E. scheuzeri*, *C. aquatilis*, and all Poaceae) and their litter. We retained only the aboveground biomass, which includes the green leaf and the green and white parts of the stems above the last growth meristem. We dried the sorted biomass samples in paper envelopes for 24 h at 50 °C or until a constant weight was reached and then weighed them to estimate the APP of graminoid plants (g m⁻² year⁻¹).

To estimate the APP of mosses, we collected three 15 cm² cores, 9 cm deep, in each subplot at the same time graminoid plants were sampled. On each core, we measured the height (*height*) of the photosynthetic part, corresponding to the green part of the mosses, with a ruler at ten points around the core to obtain the average height of the living mosses. We then cut and dried the photosynthetic part in paper envelopes for 24 h at 50 °C or until a constant weight was reached to obtain the dry biomass (*biomass*). We used two different methods to measure the average annual moss elongation. First, we measured moss elongation (*elongation*) using natural markers of growth present in some moss species (*Polytrichum swartzii* and *Meesia triquetra* (L. ex Jolycl.) Ångström), which show clear patterns of annual growth (Pouliot et al. 2010). When at least three homogeneous colonies of these two species were present, we collected ten stems per colony of *P. swartzii* or *M. triquetra* in each plot simultaneously at the core sampling location. We measured the moss elongation between natural markers with an electronic caliper (+/- 0.01 mm) on the fresh specimen under the binocular. When *P. swartzii* or *M. triquetra* homogeneous colonies were absent or in insufficient quantity (< 3 colonies), we measured moss elongation using cranked wires (bent stems) as artificial markers (Clymo 1970). In the subplots where species with natural markers were in insufficient quantity (62 % of plots), we installed and measured up to three clusters of seven cranked wires at the beginning of the growing season, and we measured them again at the end of the growing season to estimate the moss mat elongation. Pouliot et al. (2010) showed that natural markers provided a better estimate of moss growth than the cranked wires. Although artificial markers are subject to permafrost thickness, herbivore disturbances, and comparisons between observers, we made sure to protect the artificial markers from animals with the chicken-wire fence, and the same observer took all the elongation measurements. Finally, we estimated the moss APP (g m⁻² year⁻¹) according to the following equation:

$$\text{moss APP} = \frac{\text{biomass} * \text{elongation}}{\text{area} * \text{height}}$$

Vegetation composition

We randomly positioned two 25 x 25 cm quadrats in portions of each subplot that had never been sampled before. We estimated the % cover of each species of vascular plants (up to 100 %) and mosses (up to 100 %) to the nearest 1 %, although we merged some taxonomic groups such as lichens and willows when determining which species or taxonomic groups most affected by goose grazing. A list of all the species encountered is available in Appendix 2, Table 1. We used this data to calculate the species richness (S) and two measures of diversity weighed by abundance, the Shannon index (H) and the Simpson index (D), as indicators of plant biodiversity in each plot. The latter two measures represent the evenness and dominance of species in a community and are based on P_i , the fraction of the community composed of species i , and S. All measures of diversity were calculated using the *vegan* package (Okasen et al. 2015) in R v. 3.6.2 (Team. 2020).

$$H = \sum_{i=1}^S -(P_i * \ln P_i)$$

$$D = \sum_{i=1}^S P_i^2$$

Chemical analysis

We measured the N and concentration in the aerial parts of Poaceae and Cyperaceae after 17 years of experimentation. We had to pool samples of *E. scheuzeri* *C. aquatilis* (Cyperaceae) for chemical analyses due to the small amount of available phytomass for each species. We first ground the samples and analyzed the N concentration by applying first a micro-kjeldahl digestion with a “Tecator 2020 Digestor” and then by colorimetry using the Microplate Spectrophotometer “Biotek Epoch 2” (Isaac & Johnson 1976, Nkonge & Ballance 1982).

Statistical analyses

We used a series of linear mixed models for split-plot design with the block as random factors to explore the main effect of fertilization, grazing, taxonomic groups, and their interactive effects (Fox & Weisberg 2018) on

graminoid APP and N concentration of aerial parts. For graminoid APP, the taxonomic groups were *Carex*, *Eriophorum*, Poaceae and for nutrient concentration, the taxonomic groups or families were Cyperaceae and Poaceae, as explained before. We also used a series of linear mixed models for split-plot design with the block as random factors to explore the main and interactive effects of fertilization and grazing on the proportion of graminoids in total APP, on litter biomass, and on the three diversity indexes. We examined vegetation cover change of each species of vascular and non-vascular plants between grazed and ungrazed subplots using a paired-samples permutation t-test. For analyses, we considered only species with an average cover greater than 2 % for at least one of the sampling years to ensure the biological relevance of the results, and we used a sequential Bonferroni correction (Holm-Bonferroni Method) for multiple comparisons to adjust the significance level depending on the number of species in each treatment ($\alpha = 0.005$) (Holm 1979). All analyses were performed in R v. 3.2.6 (Team. 2020) using the packages *ggplot2* (Wickham 2009), *lme4* (Bates et al. 2015), and *vegan* (Okasen et al. 2015). For all analyses, we considered a *P*-values < 0.05 as statistically significant except when a Bonferroni correction was applied. Finally, we tested the assumptions of normalized residuals, leverage, and Cook distances for all models.

Results

Annual primary productivity (APP) and litter biomass

There was an interaction between the effects of fertilization treatments and taxonomic groups on the APP of graminoids (Table 3.1) as N fertilization promoted the APP of *Carex* and *Eriophorum* (Cyperaceae), while N and P fertilization strongly promoted the APP of Poaceae (Figure 3.2; see chapter 1 for more details). Grazing had a small but significant effect on the growth of graminoid plants as the APP of subplots that had been exposed to grazing in previous years was 9 % lower than ungrazed subplots (Table 3.1; Figure 3.2). There was no two-way interaction between grazing and taxonomic groups or between grazing and fertilization treatments (Table 3.1). Moreover, there was also no three-way interaction between grazing, taxonomic groups, and fertilizer treatments, which means that grazing did not decrease the APP differently among taxonomic groups or fertilization treatments (Table 3.1; Figure 3.2). Fertilization, grazing, or the interaction between both did not affect the moss APP (Table 3.1; Figure 3.2). Subplots exposed to grazing in previous years had 58 % less litter biomass than the ungrazed subplots, and there was also a trend for higher litter biomass in fertilized subplots (Table 3.1; Figure 3.3). We observe a decrease of 34 % of the litter biomass after grazing in the control, a decrease of 43 % for the N-only treatment and a decrease of 78 % of the litter biomass after grazing in the NP treatment (Figure 3.3). Finally, while fertilization promoted the proportion of graminoids in total APP (and inversely decreased the proportion of mosses), grazing alone or in interaction with fertilization did not generally affect this response

(Table 3.1). However, only for the NP5 treatment, grazing reduced by 42 % the proportion of graminoids in total APP (Figure 3.3).

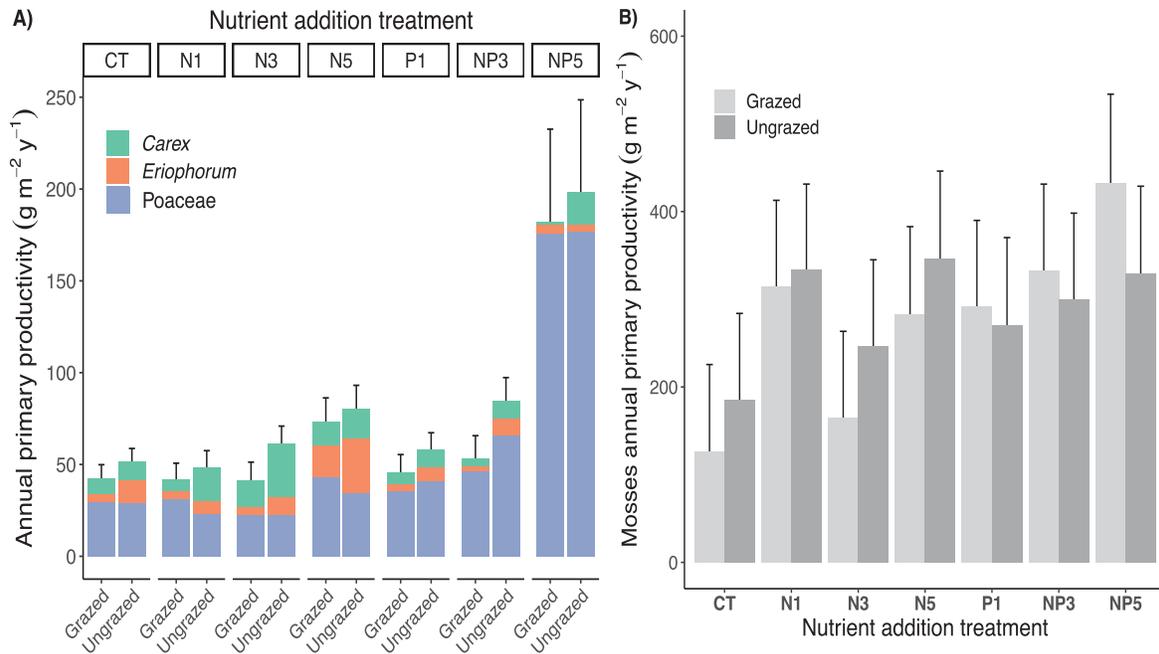


Figure 3.2 A) Annual primary productivity of graminoids separated by taxonomic groups and B) Annual primary productivity of mosses according to fertilization treatments after 17 years of nutrient addition and in presence of absence of goose grazing in the tundra wetlands of Bylot Island (Nunavut, Canada). Least-square means + SE of fertilization and taxonomic group interactions are presented. See methods for definition of treatments.

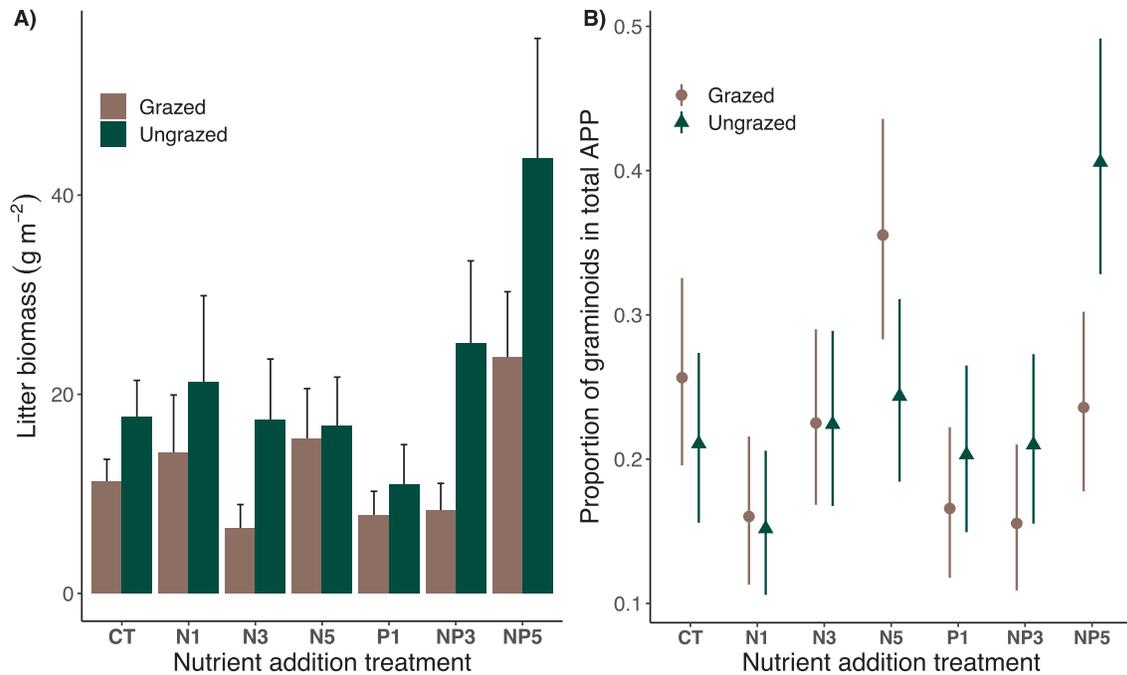


Figure 3.3 A) Litter biomass and B) Proportion of graminoids in total APP (graminoid and moss combined) according to fertilization treatments after 17 years of nutrient addition and in presence of absence of goose grazing in the tundra wetlands of Bylot Island (Nunavut, Canada). Least-square means + SE and \pm SE of grazing and fertilization in interaction are presented. See methods for definition of treatments.

Table 3.1 Results of linear mixed models to evaluate the effect of fertilization, grazing, graminoid taxonomic group (*Carex*, *Eriophorum*, *Poaceae*), two-way and three-way interactions on the net annual primary productivity (APP) of graminoid plants and mosses, on the litter biomass and on the proportion of graminoids in total APP in an experiment conducted in the tundra wetlands of Bylot Island (Nunavut, Canada). Significant *P*-values (*P* < 0.05) are indicated in bold.

	Graminoid			Moss			Litter			Proportion of graminoids in total APP		
	APP			APP			Biomass					
	<i>F</i>	<i>P</i>	df	<i>F</i>	<i>P</i>	df	<i>F</i>	<i>P</i>	df	<i>F</i>	<i>P</i>	df
Fertilization (F)	4.3	<.0001	6,518	2.0	0.1	6,206	5.8	<.0001	5,178	4.0	0.002	6,65
Grazing (G)	6.7	0.008	1,518	0.2	0.7	1,206	19.0	<.0001	1,178	0.3	0.6	1,65
F X G	0.4	0.9	6,518	0.8	0.6	6,206	1.0	0.5	6,178	1.7	0.13	6,65
Taxonomic groups (Tx)	103.8	<.0001	2,518									
F x Tx	7.3	<.0001	12,518									
G X Tx	1.2	0.3	2,518									
F X G X Tx	0.8	0.6	12,518									

Plant abundance and diversity

E. scheuzeri is the only graminoid species whose mean cover was significantly modified by the presence of goose grazing as its cover in the grazed subplots was about 5 % lower than in the ungrazed subplots after 17 years ($t = 3.0$, $P = 0.003$, Figure 3.4). Among mosses, the mean cover of *S. revolvens* ($t = -3.5$, $P = 0.0006$), *P. cinclidioides* ($t = -4.2$, $P = 0.00006$), and *C. giganteum* ($t = -3.5$, $P = 0.0009$), were significantly higher in the grazed subplots compared to the ungrazed ones (respectively 6 %, 5 %, 3 % of increase) (Figure 3.4). In contrast, the average cover of *A. turgidum* ($t = 3.3$, $P = 0.001$) was significantly lower in the grazed subplots compared to the ungrazed plots (Figure 3.4).

Overall, fertilization slightly decreased species diversity as species richness, Shannon and Simpson indices decreased at high doses of NP (Tables 3.2, Appendix 3, Figure 1). Moreover, the vegetation that received NP5 fertilization treatments had 24 % less species richness than the control (Table 3.2). Again, for the NP5 treatment, fertilization reduced the Shannon index by 16 % (Table 3.2). However, species richness or the Shannon and Simpson indices did not differ between grazed and ungrazed subplots (Table 3.2; Appendix 3, Figure 1). There was no interactive effect between fertilization treatments and grazing on the different diversity indices (Table 3.2; Appendix 3, Figure 1).

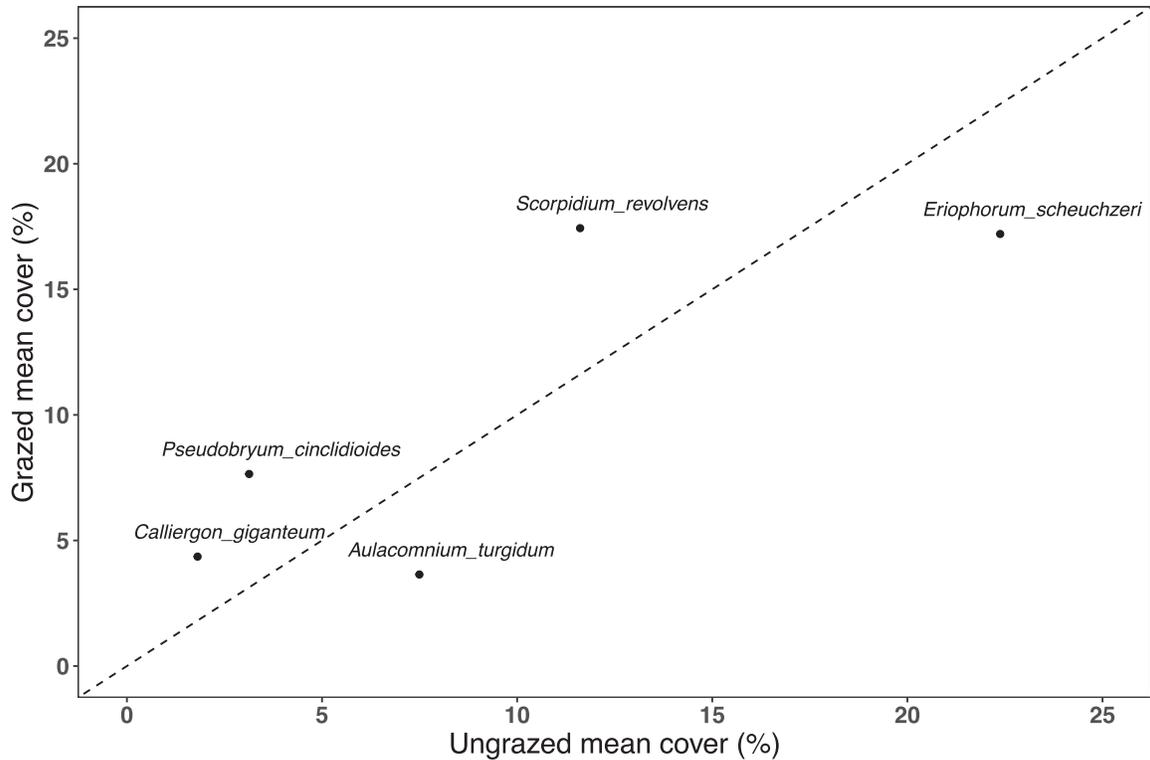


Figure 3.4 Mean species or taxonomic group cover between subplots accessible or protected from goose grazing after 14 years (n = 84 subplots) in the tundra wetlands at Bylot Island (Nunavut, Canada). Only species with a significant change in vegetation cover are presented (paired t-test, $P < 0.005$). Species above the line were present in greater proportion in the grazed subplot compared to ungrazed one, and the converse was true below the line.

Table 3.2 Results of linear mixed models to evaluate the effect of fertilization, grazing, and two-way interactions on the species richness, the Shannon and Simpson indexes in an experiment conducted in the tundra wetlands of Bylot Island (Nunavut, Canada). Significant P -values ($P < 0.05$) are indicated in bold.

	Species richness			Shannon index			Simpson index		
	<i>F</i>	<i>P</i>	df	<i>F</i>	<i>P</i>	df	<i>F</i>	<i>P</i>	df
Fertilization (F)	7.5	<.0001	6,149	9.2	<.0001	6,149	4.2	0.0006	6,149
Grazing (G)	0.4	0.5	1,149	0.03	0.9	1,149	0.1	0.7	1,149
F X G	0.4	0.9	6,149	0.9	0.5	6,149	0.4	0.9	6,149

Nitrogen concentration

Cyperaceae had N concentration on average 6 % higher than Poaceae, and the addition of nutrients increased the N concentration of graminoid plants equally in both plant families (Figure 3.5; Table 3.3). Goose grazing, either independently or in interaction with other factors (Fertilization and Plant family), did not affect the N concentration of graminoid plants (Figure 3.5; Table 3.3).

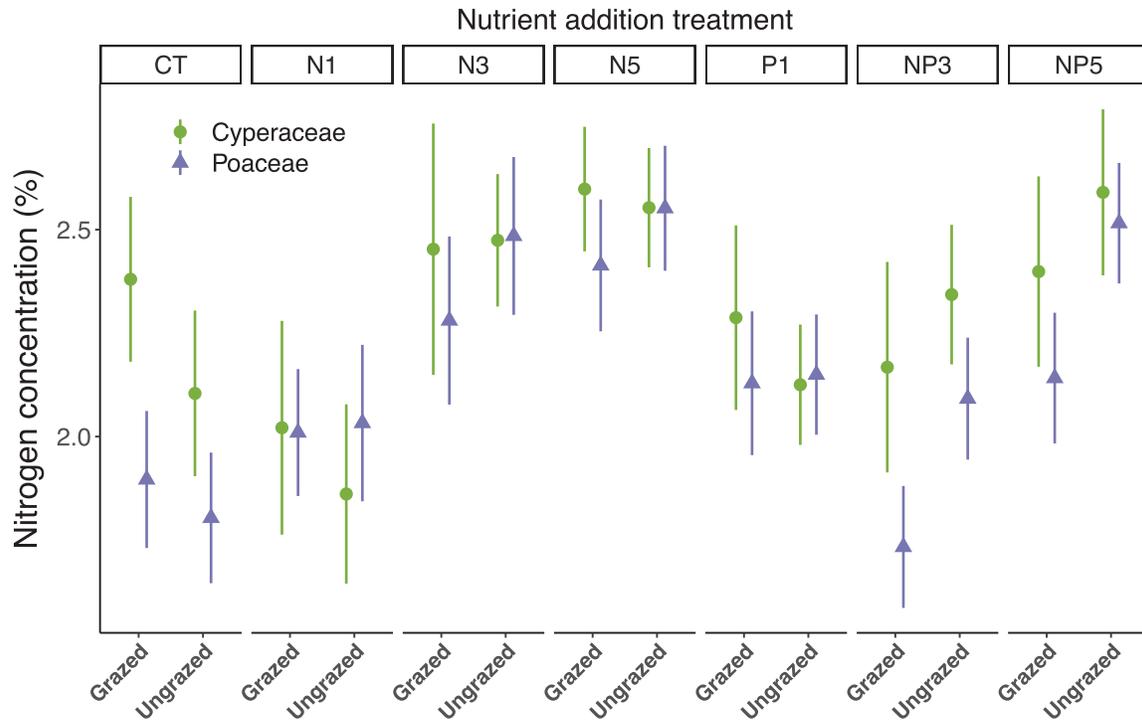


Figure 3.5 Nitrogen concentration of the two graminoid families according to fertilization treatments after 17 years of fertilization and in presence and absence of goose grazing in the tundra wetlands of Bylot Island (Nunavut, Canada). Least-square mean \pm SE of grazing and fertilization in interaction are presented. See methods for definition of treatments.

Table 3.3 Results of linear mixed models to evaluate the effect of fertilization, grazing, graminoid families (Cyperaceae and, Poaceae), two-way and three-way interactions on the nitrogen concentration of the aerial parts in an experiment conducted in the tundra wetlands of Bylot Island (Nunavut, Canada). Significant P -values ($P < 0.05$) are indicated in bold.

	Nitrogen concentration		
	%		
	F	P	df
Fertilization (F)	7,5	<.0001	6,75
Grazing (G)	1.9	0.2	1,75
F X G	1.5	0.2	6,75
Families (Fa)	5.2	0.02	1,75
F x Fa	0.7	0.7	6,75
G X Fa	1.1	0.3	1,75
F X G X Fa	0.8	0.5	6,75

Discussion

Our results showed that goose grazing attenuated the increase in graminoid productivity promoted by fertilization. This supports our first hypothesis that the Greater Snow Goose has the potential to maintain the moss-dominated tundra wetlands or slow their transition to a graminoid-dominated community, which should be promoted by nutrient availability through global warming and N deposition. Regarding our second hypothesis that herbivory would help maintain plant diversity (both vascular and moss diversity), our results allow us to reject this hypothesis. Our results also did not support our third hypothesis that chronic goose grazing would increase N concentration of graminoid leaves.

Annual primary productivity (APP) and litter biomass

Grazing has the potential to decrease the APP of graminoid plants, but it can also lead, under some circumstances, to an overcompensation of the loss of aerial parts to grazing, including in some arctic plants (Wegener & Odasz 1997). However, overcompensation in response to goose grazing was not detected at our study site in previous studies using either natural or experimentally-controlled grazing levels (Beaulieu et al. 1996). On the contrary, chronic grazing by geese reduced graminoid APP of tundra wetlands even in presence of nutrient additions. Furthermore, no significant interaction was observed between the different fertilization treatments and the reduction of APP due to grazing, which suggests expected increase in nutrient availability due to increased N deposition or global warming may not be sufficient to attenuate the negative impact of grazing on graminoids regrowth in this ecosystem. Grogan & Zamin (2018) also observed that the growth response of *Eriophorum vaginatum* L. to simulated grazing was independent of tundra soil N availability, and they proposed that compensatory growth may be limited by other factors like carbon limitation or soil moisture.

Goose grazing equally reduced the APP of the three graminoid taxa (*Carex*, *Eriophorum*, and Poaceae), although we note that *Eriophorum* cover decreased in the grazed plots. A higher impact of goose grazing on *Eriophorum* than other graminoids was already reported in this ecosystem (Gauthier et al. 1995, Valery et al. 2010). It has been shown that Greater Snow Goose selects *Eriophorum* over Poaceae and *Carex* because *Eriophorum* has more N and less fiber in their tissues than these other groups (Gauthier et al. 1995).

Not surprisingly, the removal of plant tissues by geese significantly reduced the biomass of plant litter across all fertilization treatments even though plant production greatly increased in the high NP treatment. Moreover, geese collected a greater proportion of litter biomass in higher NP treatments suggesting that they concentrated their grazing on the fertilized plots and removed more biomass from these plots than from the less fertilized

ones. The decrease in plant litter and graminoid APP by grazing should limit the competition of mosses with graminoid plants for nutrients and light (Virtanen et al. 2000) and promote the growth of mosses (van der Wal et al. 2005). However, we did not observe any significant change in moss APP following grazing. A possible explanation of this result may be related to the feeding pattern of the geese. Besides feeding on the aerial parts of graminoid plants, geese also grub for their belowground stems and rhizomes, damaging the moss mat. Although we observed limited grubbing in and around the plots in the year of sampling, this feeding behavior tends to be patchy and unpredictable, often responding to the snow-melt pattern. Thus, we cannot exclude that grubbing, which can have a lasting effect on mosses, may have been more intense in other years of our long-term experiment. However, herbivory by large herbivores may also limit the moss APP due to trampling, which is known to damage mosses (Sørensen et al. 2009). Suppose geese increased their feeding activity on our fertilized plots due to the enhanced N concentration of graminoids. In that case, increased trampling might also have negatively affected mosses, especially early in the season when the soil is waterlogged.

The absence of effects of grazing on the proportion of graminoids in total APP (and inversely the proportion of mosses in total APP), except in NP5 treatment, is probably explained by the combination of these antagonistic mechanisms on moss growth. Although the presence of herbivory favors moss growth by decreasing competition for light and nutrients from graminoids, these effects are probably counterbalanced by negative impacts on moss primary productivity through mainly trampling and, to a lesser extent grubbing by geese. However, we observed a more significant proportion of mosses APP with increasing fertilization levels for plots grazed by geese (NP5 treatment). One explanation is that these more nutrient-rich plots appear more attractive to geese, especially goslings, in summer, thus increasing grazing pressure. In these plots, where graminoid APP and litter biomass were very high, the beneficial effects of grazing on moss growth seem to outweigh the damaging impact of grubbing and trampling, leading to an increase in the proportion of mosses in total APP. Another explanation is that the high APP of graminoid and their litter biomass in NP5 treatment led to over 17 years to a greater accumulation of organic matter. Over time, this surface raising in NP5 treatment offers less humid conditions. More mesic brown moss species such as *Aulacomnium* spp. and *Tomenthypnum nitens* (Hedw.) Loeske can establish themselves more easily (chapter 1). This explanation is further supported by the fact that grazing increased *Scorpdium* spp. cover while *A. turgidum* cover decreased. Thus, grazing preserves wetter soil conditions by reducing APP of graminoids, decreasing litter accumulation, and trampling.

Plant diversity

Although there was a decrease in the species richness and diversity indices in response to fertilization, goose grazing, and grubbing did not increase plant diversity. Several factors can affect plant diversity, but the most

important one is that increased competition for light resulting from eutrophication decreases plant diversity (Hautier et al. 2009). In addition to the increased competition for light, according to van der Wal et al. (2005), the toxicity produced by high N concentrations and mainly NH_4^+ may be as important for mosses. Increasing NH_4^+ concentrations can lead to severe toxicity if the NH_4^+ uptake rate exceeds the rate at which the ion can be assimilated into organic compounds (Fangmeier et al. 1994). This supra-optimal NH_4^+ concentration could lead to reduced mosses growth and tissue cation concentrations (Paulissen et al. 2005). Therefore, since goose herbivory have no effect on this toxicity (and may even increase it via feces), this may partly explain why we do not observe an increase in plant diversity indices following grazing. It is more surprising that no effect of herbivory on plant diversity was observed given that on the same wetlands, Jasmin et al. (2008) found that herbivory leads to an increase in moss species richness in fine scale. However, our spatial scale (25 x 25 cm) was much larger than the one used by Jasmin et al. (2008) (2 x 2 cm), and they also reported a small effect of geese on species richness at a larger scale. Jasmin et al. (2008) also suggested that grubbing could promote the bryophyte community by breaking monospecific patches of mosses. Yet, as mentioned earlier, we observed limited grubbing during the sampling year, and thus, the low impact of geese on plant diversity might suggest that this was the case over much of the experiment.

Nitrogen concentration

We hypothesized that chronic grazing should increase forage quality by promoting a shorter growth form and thus a higher leaf nitrogen concentration. In Alaska, Person et al. (2003) showed that high and sustained grazing pressure by geese on *Carex subspathacea* transforms the high biomass, low nitrogen concentration, tall growth form of this species into low biomass, high nitrogen concentration, and short growth form. However, our results suggest that graminoids grazed by Greater Snow Geese in freshwater tundra wetlands do not show this response. Although chronic goose grazing reduces graminoid APP, this reduction was slight and did not increase N concentration of leaf tissues.

Long-term nutrient addition promoted N concentration in tissues of both Cyperaceae and Poaceae. This result could have important implications for herbivores such as geese that preferentially feed on *E. scheuchzeri* because of this higher nitrogen concentration and low fiber content (Gauthier 1993, Manseau & Gauthier 1993). However, the abundance of Cyperaceae is expected to decrease in favor of Poaceae if global warming promotes nutrient mineralization in soils (chapter 1). As the N concentration of Poaceae becomes more similar to that of Cyperaceae when N availability in soil is increased, geese may have access to a greater range of graminoid plants with high nutritional value in tundra wetlands.

Conclusion

Grazing by Greater Snow Geese may contribute to the persistence of wetlands dominated by mosses in a tundra ecosystem exposed to indirect effects of global warming. While global warming, through increasing nutrient availability (N and P), should favor a transition toward graminoid-dominated tundra (chapter 1), geese indirectly favor mosses by reducing the primary productivity of graminoids and competition for light by preventing litter accumulation. However, under scenarios of slight increases in graminoid APP following little increases in nutrient availability, herbivory activity and primarily trampling could also negatively impact moss growth to the extent that it offsets the positive effects of reduced graminoid APP and litter. In contrast, chronic grazing does not promote plant diversity and does not increase the N concentration of the graminoid plants consumed by the geese. Therefore, without totally counterbalancing the transition from the humid tundra plant community dominated by mosses to the one dominated by graminoid plants due to indirect effects of global warming, Greater Snow Goose herbivory may promote the persistence of this ecosystem under pressure for some time. However, more research would be needed to determine if this stabilization by geese is only short-term and that they are not simply delaying an inevitable change. Also, one should be cautious not to extrapolate these conclusions to the whole Arctic as they may depend on site-specific characteristics. Nonetheless, a buffering effect by geese on moss-graminoid transition has also been found in Svalbard (Gornall et al. 2009) and Greenland (Madsen et al. 2011), where goose grazing promoted mosses biomass and reduced graminoid productivity.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Synthèse

L'objectif de ce mémoire a été d'étudier les effets à long terme (*c.-à-d.* sur une période de 17 ans) d'un apport supplémentaire en nutriments simulant l'influence directe des dépôts azotés et indirecte du réchauffement climatique, en plus de l'impact de l'herbivorisme de la Grande oie des neiges, sur les communautés végétales des milieux humides de toundra du Haut-Arctique. Une fertilisation annuelle entre 2003 et 2019 a dans un premier temps montré que l'apport en nutriments simulant un réchauffement climatique a un impact plus soutenu sur la végétation des milieux humides de la toundra que l'apport simulant des dépôts azotés atmosphériques. En plus d'augmenter la productivité primaire annuelle des plantes graminoides, le réchauffement simulé par l'ajout de nutriments combinés en azote et en phosphore favorise davantage la croissance des espèces de la famille des Poaceae. En outre, le réchauffement modifie la composition de la végétation des milieux humides et favorise la croissance d'espèces caractéristiques des habitats mésiques et riches en nutriments de l'île. Ce phénomène, qui a aussi été observé par De Schrijver et al. (2011), Elmendorf et al. (2012) et Ravolainen et al. (2020), démontre que le réchauffement climatique favorise la transition de la toundra humide dominée par les mousses à une toundra dominée par les plantes graminoides. La présente étude a également permis de déterminer qu'il y avait un délai pouvant atteindre 17 années de la réponse des plantes graminoides à la fertilisation simulant les effets indirects du réchauffement climatique et que ce délai serait causé par l'absorption des nutriments par un tapis de mousse dans les premières années suivant une augmentation de la disponibilité des nutriments.

L'utilisation d'un dispositif combinant à la fois la fertilisation annuelle et des exclos empêchant le broutement de la Grande Oie des neiges a également permis de déterminer que la présence des oies favorisait le maintien d'un habitat de la toundra humide dominée par les mousses en présence d'un ajout de nutriments combinés en azote et en phosphore simulant le réchauffement climatique. Dans ces parcelles fertilisées en azote et en phosphore, en absence de compensation ou de surcompensation des plantes graminoides, leur productivité primaire diminuait significativement en présence de broutement chronique par les oies, ce qui favorisait indirectement la proportion de productivité primaire des mousses. Par ailleurs, la diminution de l'accumulation de litière au sol à la suite du broutement favorise également les mousses en réduisant la compétition pour la lumière. Cependant, l'herbivorisme des oies ne se limitant pas seulement au broutement, le grubbing ou encore le piétinement par les oies peuvent aussi réduire la croissance des mousses de façon importante. Cet effet négatif du piétinement en particulier pourrait expliquer l'absence d'effet généralisé sur la proportion de productivité primaire des mousses en présence du broutement des oies. De plus, la présence d'herbivorisme ne favorise pas la biodiversité végétale et n'augmente pas les teneurs en azotes des plantes graminoides continuellement broutées par les oies. Par conséquent, sans pour autant contrebalancer la transition de la

toundra humide dominée par les mousses à celle dominée par les graminoides sous l'influence du réchauffement climatique, l'herbivorisme de la Grande Oie des neiges pourrait favoriser tout de même la stabilité de cet écosystème. Cependant, d'autres recherches seraient nécessaires afin de déterminer si cette stabilisation par les oies n'est que de courte durée et que celles-ci ne font pas que retarder un changement inévitable.

Limites de l'étude

En plus d'étudier la croissance, l'abondance et les teneurs en nutriments de la végétation, nous voulions également mesurer les différences dans les taux de décomposition et de concentration en nutriments dans le sol selon les différents traitements de fertilisation. Ainsi, à l'été 2019, des sacs de décomposition ont été insérés dans les différentes parcelles et auraient dû être récupérés en 2020. Cependant, en raison de la pandémie de COVID-19 qui a débuté au printemps 2020, ils nous ont été impossibles de retourner à l'île Bylot pendant l'été 2020 afin de récupérer les sacs de décomposition. Heureusement, ces échantillons ont été récupérés lors de la saison de terrain en août 2021. Les données de décomposition ont pu être utilisées dans le premier chapitre de ce mémoire, cependant, les données de concentration en azote et en phosphore sont en cours d'analyses au laboratoire de chimie et pourront servir à la publication d'un article scientifique. Sur un plan plus théorique, une grande limite de cette étude concerne la méthode de fertilisation utilisée pour simuler les effets indirects du réchauffement climatique sur la disponibilité en nutriments. Alors que dans la présente étude, l'ajout en nutriments s'est fait en surface, le réchauffement de la couche active du sol augmente la disponibilité en nutriments directement dans le sol via la décomposition et la minéralisation et court-circuite donc d'une certaine façon l'absorption par les mousses (Oulehle et al. 2016). Ce problème vient du fait que le dispositif expérimental a été initialement conçu pour simuler les effets fertilisants des fèces et des urines des oies qui sont appliqués en surface. En revanche, à long terme, une fois le tapis de mousse saturé en nutriments, l'infiltration de ces nutriments ou la décomposition du tapis de mousse devrait permettre aux plantes graminoides d'avoir accès à ces nutriments. Par ailleurs, les résultats obtenus par nos sacs de décomposition indiquent bien une augmentation de la décomposition dans le sol parallèlement avec l'augmentation de la fertilisation. Une autre limitation de notre étude est l'impact du piétinement anthropique sur le dispositif expérimental. Bien que de nombreuses précautions aient été prises afin de limiter le piétinement sur le pourtour des parcelles expérimentales, principalement à l'aide de planche de bois pour répartir la charge, après près de deux décennies, nous avons commencé à constater un léger affaissement des mousses sur le pourtour. Cette perturbation pourrait peut-être modifier le régime hydrique sur la bordure des parcelles. Cependant, nous nous sommes assurés de prendre les mesures le plus près du centre des parcelles et ainsi, éviter un certain biais produit par cet effet de bordure. Par ailleurs, une autre limite de cette étude pourrait être la taille des unités expérimentales.

Bien qu'initialement (en 2003), la superficie des unités expérimentales (2 x 2 m) était plus qu'adéquate, l'effet de la fertilisation à long terme aurait pu être mitigé par une superficie trop restreinte. En effet, plusieurs espèces de plantes graminoides sont pourvues de rhizomes qui peuvent s'étendre au-delà des unités expérimentales. Ainsi, un effet de translocation des nutriments hors des unités expérimentales ne peut pas être exclu. Finalement, bien que ce maintien de l'intégrité des écosystèmes de milieux humides de toundra par les oies ait également été observé au Svalbard (Gornall et al. 2009) et au Groenland (Madsen et al. 2011), il est difficile de généraliser cet effet de conservation des herbivores et de les appliquer pour l'ensemble du Haut-Arctique. Une spécificité de l'île Bylot est l'absence de grands herbivores comme les caribous et les bœufs musqués (Gauthier et al. 2011). L'interaction entre la Grande Oie des neiges et ces herbivores peut avoir des conséquences différentes sur les milieux humides de toundra ailleurs en Arctique.

Apports et implications

À notre connaissance, il s'agit de la première étude qui s'intéresse à la fois à la réponse des communautés végétales aux effets directs des dépôts azotés et indirects du réchauffement climatique dans un contexte proprement arctique. De plus, en raison des coûts élevés et de la logistique complexe inhérente avec la recherche en Arctique, peu d'études sont en mesure d'évaluer la réponse sur plusieurs années de la toundra face aux différentes pressions de l'environnement. La transformation à long terme des milieux humides de toundra dominés par les mousses à ceux dominés par les plantes graminoides sous l'influence du réchauffement climatique pourrait jouer un rôle dans l'amplification polaire du réchauffement climatique. Un changement majeur dans la structure des communautés végétales via l'augmentation du couvert de plantes graminoides pourrait avoir des impacts considérables sur les émissions de gaz dans l'atmosphère. En effet, plusieurs études ont montré qu'en Arctique, les milieux humides dominés par les plantes graminoides libèrent de plus grandes quantités de méthane (CH₄) dans l'atmosphère (Olefeldt et al. 2013, Strack et al. 2017). Le méthane étant un gaz à effet de serre 30 fois plus puissant que le dioxyde de carbone (CO₂) (Forster et al. 2007), cela pourrait avoir pour effet de favoriser une rétroaction positive sur le réchauffement. En revanche, les résultats suggèrent également que les populations d'oies actuelles, qui sont à des niveaux très élevés en partie à cause des subsides alimentaires qu'elles obtiennent en hiver en s'alimentant dans les milieux agricoles (Gauthier et al. 1995, Jefferies et al. 2011) pourraient être en mesure de ralentir cette transition. Ainsi, la gestion faunique pourrait s'avérer un outil essentiel à la lutte aux changements climatiques. Cependant, comme cela a été mentionné auparavant, d'autres recherches seraient nécessaires afin de déterminer si ce ralentissement de la transition par les oies n'est pas que de courte durée. Cela est d'autant plus vrai sachant que nous avons observé un délai d'au moins 6 années dans la réponse de la végétation à la fertilisation simulant les effets

indirects du réchauffement climatique et que notre expérience n'a pas été en mesure de capter la réponse temporelle à la fertilisation simulant les effets directs des dépositions azotées. Ainsi, de futures recherches pourraient déterminer qu'au contraire, l'herbivorisme par les oies ne fait que retarder la transition mousses-graminoïdes de la toundra humide en présence des effets additifs ou même synergiques des dépositions azotées et de l'augmentation de la disponibilité en nutriments dans la couche active du sol. Finalement, les milieux humides de toundra de l'île Bylot sont des habitats essentiels pour la Grande Oie des neiges, car ils sont sélectionnés pour l'alimentation et pour l'élevage des jeunes (Gauthier et al. 1996). Or, rien ne semble indiquer que la transition mousses-graminoïdes de ces milieux puisse avoir des effets négatifs sur les oies et que le réchauffement climatique ne devrait pas modifier la capacité de support limite des milieux humides de toundra de l'île Bylot.

Bibliographie

- Aerts, R., P. M. van Bodegom, and J. H. C. Cornelissen. 2012. Litter stoichiometric traits of plant species of high-latitude ecosystems show high responsiveness to global change without causing strong variation in litter decomposition. *New Phytologist* **196**:181-188.
- Ågren, G. I., and F. Andersson. 2011. *Terrestrial ecosystem ecology : principles and applications*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Alatalo, J. M., C. J. Little, A. K. Jagerbrand, and U. Molau. 2015. Vascular plant abundance and diversity in an alpine heath under observed and simulated global change. *Scientific Reports* **5**:11.
- Arens, S. J. T., P. F. Sullivan, and J. M. Welker. 2008. Nonlinear responses to nitrogen and strong interactions with nitrogen and phosphorus additions drastically alter the structure and function of a high arctic ecosystem. *Journal of Geophysical Research-Biogeosciences* **113**:10.
- Armitage, H. F., A. J. Britton, S. J. Woodin, and R. van der Wal. 2011. Assessing the recovery potential of alpine moss-sedge heath: Reciprocal transplants along a nitrogen deposition gradient. *Environmental Pollution* **159**:140-147.
- Asada, T., and B. G. Warner. 2003. Growth of mosses in relation to climate factors in a hypermaritime coastal peatland in British Columbia, Canada. *Bryologist* **106**:516-527.
- Baldassarre, G. 2014. *Ducks, Geese, and Swans of North America* Guy Baldassarre. 2014. *Wildlife Management Institute, Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD. xxvii + 1027 pages. ISBN: 9781421407517. . Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, USA.*
- Bao, T., G. S. Jia, and X. Y. Xu. 2021. Wetland Heterogeneity Determines Methane Emissions: A Pan- Arctic Synthesis. *Environmental Science & Technology* **55**:10152-10163.
- Bassin, S., J. Schallajda, A. Vogel, and M. Suter. 2012. Different types of sub-alpine grassland respond similarly to elevated nitrogen deposition in terms of productivity and sedge abundance. *Journal of Vegetation Science* **23**:1024-1034.
- Bates, D., M. Machler, B. M. Bolker, and S. C. Walker. 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software* **67**:1-48.
- Batt, B. D. 1998. *The Greater Snow Goose: report of the arctic goose habitat working group*. U.S. Fish and Wildlife Service, Washington, D.C. and Canadian Wildlife Service, Ottawa, Ontario.
- Beaulieu, J., G. Gauthier, and L. Rochefort. 1996. The growth response of graminoid plants to goose grazing in a High Arctic environment. *Journal of Ecology* **84**:905-914.
- Belanger, L., and J. Bedard. 1994. Role of ice scouring and goose grubbing in marsh plant-dynamics. *Journal of Ecology* **82**:437-445.
- Bernes, C., K. A. Brathen, B. C. Forbes, J. D. M. Speed, and J. Moen. 2015. What are the impacts of reindeer/caribou (*Rangifer tarandus* L.) on arctic and alpine vegetation? A systematic review. *Environmental Evidence* **4**:26.

- Béty, J., G. Gauthier, E. Korpimäki, and J. F. Giroux. 2002. Shared predators and indirect trophic interactions: lemming cycles and arctic-nesting geese. *Journal of Animal Ecology* **71**:88-98.
- Béty, J., M. Graham-Sauvé, P. Legagneux, M. C. Cadieux, and G. Gauthier. 2014. Fading indirect effects in a warming arctic tundra. *Current Zoology* **60**:189-202.
- Billings, W. D., and H. A. Monney. 1968. The ecology of arctic and alpine plants. *Biological Reviews* **43**:481-529.
- Bjorkman, A. D., M. G. Criado, I. H. Myers-Smith, V. Ravolainen, I. S. Jonsdottir, K. B. Westergaard, J. P. Lawler, M. Aronsson, B. Bennett, H. Gardfjell, S. Heidmarsson, L. Stewart, and S. Normand. 2020. Status and trends in Arctic vegetation: Evidence from experimental warming and long-term monitoring. *Ambio* **49**:678-692.
- Bobbink, R., K. Hicks, J. Galloway, T. Spranger, R. Alkemade, M. Ashmore, M. Bustamante, S. Cinderby, E. Davidson, F. Dentener, B. Emmett, J. W. Erisman, M. Fenn, F. Gilliam, A. Nordin, L. Pardo, and W. De Vries. 2010. Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: a synthesis. *Ecological Applications* **20**:30-59.
- Bowman, W. D., J. R. Gartner, K. Holland, and M. Wiedermann. 2006. Nitrogen critical loads for alpine vegetation and terrestrial ecosystem response: Are we there yet? *Ecological Applications* **16**:1183-1193.
- Bräthen, K. A., and J. Oksanen. 2001. Reindeer reduce biomass of preferred plant species. *Journal of Vegetation Science* **12**:473-480.
- Bräthen, K. A., V. T. Ravolainen, A. Stien, T. Tveraa, and R. A. Ims. 2017. Rangifer management controls a climate-sensitive tundra state transition. *Ecological Applications* **27**:2416-2427.
- Britton, A. J., and J. M. Fisher. 2007. Interactive effects of nitrogen deposition, fire and grazing on diversity and composition of low-alpine prostrate *Calluna vulgaris* heathland. *Journal of Applied Ecology* **44**:125-135.
- Cahoon, S. M. P., P. F. Sullivan, E. Post, and J. M. Welker. 2012. Large herbivores limit CO₂ uptake and suppress carbon cycle responses to warming in West Greenland. *Global Change Biology* **18**:469-479.
- Callaghan, T. V., B. A. Carlsson, M. Sonesson, and A. Temesváry. 1997. Between-year variation in climate-related growth of circumarctic populations of the moss *Hylocomium splendens*. *Functional Ecology* **11**:157-165.
- Cargill, S. M., and R. L. Jefferies. 1984. Nutrient limitation of primary production in a sub-arctic salt marsh. *Journal of Applied Ecology* **21**:657-668.
- CEN. 2020. Données des stations climatiques de l'île Bylot au Nunavut, Canada, v. 1.11 in CEN, editor. Nordicana D2.
- Chagnon, C., and S. Boudreau. 2019. Shrub canopy induces a decline in lichen abundance and diversity in Nunavik (Quebec, Canada). *Arctic Antarctic and Alpine Research* **51**:521-532.
- Chapin, F. S. 1991. Integrated responses of plants to stress *Bioscience* **41**:29-36.
- Chapin, F. S., D. A. Johnson, and J. D. McKendrick. 1980. Seasonal movement of nutrients in plants of differing growth form in an alaskan tundra ecosystem: implications for herbivory. *Journal of Ecology* **68**:189-209.

- Chapin, F. S., E. Rincon, and P. Huante. 1993. Environmental responses of plants and ecosystems as predictors of the impact of global change. *Journal of Biosciences* **18**:515-524.
- Chapin, F. S., and G. R. Shaver. 1996. Physiological and growth responses of arctic plants to a field experiment simulating climatic change. *Ecology* **77**:822-840.
- Chapin, F. S., M. Sturm, M. C. Serreze, J. P. McFadden, J. R. Key, A. H. Lloyd, A. D. McGuire, T. S. Rupp, A. H. Lynch, J. P. Schimel, J. Beringer, W. L. Chapman, H. E. Epstein, E. S. Euskirchen, L. D. Hinzman, G. Jia, C. L. Ping, K. D. Tape, C. D. C. Thompson, D. A. Walker, and J. M. Welker. 2005. Role of land-surface changes in Arctic summer warming. *Science* **310**:657-660.
- Chen, I. C., J. K. Hill, R. Ohlemuller, D. B. Roy, and C. D. Thomas. 2011. Rapid Range Shifts of Species Associated with High Levels of Climate Warming. *Science* **333**:1024-1026.
- Choudhary, S., A. Blaud, A. M. Osborn, M. C. Press, and G. K. Phoenix. 2016. Nitrogen accumulation and partitioning in a High Arctic tundra ecosystem from extreme atmospheric N deposition events. *Science of the Total Environment* **554**:303-310.
- Christie, K. S., J. P. Bryant, L. Gough, V. T. Ravolainen, R. W. Ruess, and K. D. Tape. 2015. The Role of Vertebrate Herbivores in Regulating Shrub Expansion in the Arctic: A Synthesis. *Bioscience* **65**:1123-1133.
- Clarke, G. C. S., S. W. Greene, and D. M. Greene. 1971. Productivity of bryophytes in polar regions. *Annals of Botany* **35**:99-&.
- Clymo, R. S. 1963. Ion exchange in Sphagnum and its relation to bog ecology. *Annals of Botany* **27**:309-&.
- Clymo, R. S. 1970. Growth of sphagnum - methods of measurement. *Journal of Ecology* **58**:13-&.
- Cooper, E. J., and P. A. Wookey. 2001. Field measurements of the growth rates of forage lichens, and the implications of grazing by Svalbard Reindeer. *Symbiosis* **31**:173-186.
- Côté, S. D., T. P. Rooney, J. P. Tremblay, C. Dussault, and D. M. Waller. 2004. Ecological impacts of deer overabundance. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* **35**:113-147.
- Crawley, M., and S. Louda. 1997. *Plant Ecology* (2nd edn). *Trends in Ecology and Evolution* **12**:496-496.
- Cromsigt, J., and M. te Beest. 2014. Restoration of a megaherbivore: landscape-level impacts of white rhinoceros in Kruger National Park, South Africa. *Journal of Ecology* **102**:566-575.
- Cromsigt, J., M. te Beest, G. I. H. Kerley, M. Landman, E. le Roux, and F. A. Smith. 2018. Trophic rewilding as a climate change mitigation strategy? *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* **373**:12.
- Cusell, C., A. Kooijman, and L. P. M. Lamers. 2014. Nitrogen or phosphorus limitation in rich fens? - Edaphic differences explain contrasting results in vegetation development after fertilization. *Plant and Soil* **384**:153-168.
- CWS. 2020. Population Status of Migratory Game Birds in Canada. November 2019.
- Cyr, H., and M. Pace. 1993. Magnitude and patterns of herbivory in aquatic and terrestrial ecosystems. *Nature* **361**:148-150.

- De Schrijver, A., P. De Frenne, E. Ampoorter, L. Van Nevel, A. Demey, K. Wuyts, and K. Verheyen. 2011. Cumulative nitrogen input drives species loss in terrestrial ecosystems. *Global Ecology and Biogeography* **20**:803-816.
- Doiron, M., G. Gauthier, and E. Levesque. 2014. Effects of experimental warming on nitrogen concentration and biomass of forage plants for an arctic herbivore. *Journal of Ecology* **102**:508-517.
- Durant, J. M., D. O. Hjermann, G. Ottersen, and N. C. Stenseth. 2007. Climate and the match or mismatch between predator requirements and resource availability. *Climate Research* **33**:271-283.
- Eerens, H. C. 2001. Grootchalige luchtverontreiniging en depositie in de Nationale Milieuverkenning 5.
- Ellis, C. J., and L. Rochefort. 2004. Century-scale development of polygon-patterned tundra wetland, Bylot Island (73° N, 80°W). *Ecology* **85**:963-978.
- Elmendorf, S. C., G. H. R. Henry, R. D. Hollister, R. G. Bjork, A. D. Bjorkman, T. V. Callaghan, L. S. Collier, E. J. Cooper, J. H. C. Cornelissen, T. A. Day, A. M. Fosaa, W. A. Gould, J. Gretarsdottir, J. Harte, L. Hermanutz, D. S. Hik, A. Hofgaard, F. Jarrad, I. S. Jonsdottir, F. Keuper, K. Klanderud, J. A. Klein, S. Koh, G. Kudo, S. I. Lang, V. Loewen, J. L. May, J. Mercado, A. Michelsen, U. Molau, I. H. Myers-Smith, S. F. Oberbauer, S. Pieper, E. Post, C. Rixen, C. H. Robinson, N. M. Schmidt, G. R. Shaver, A. Stenstrom, A. Tolvanen, O. Totland, T. Troxler, C. H. Wahren, P. J. Webber, J. M. Welker, and P. A. Wookey. 2012. Global assessment of experimental climate warming on tundra vegetation: heterogeneity over space and time. *Ecology Letters* **15**:164-175.
- Eskelinen, A., E. I. Kaarlejarvi, and J. Olofsson. 2017. Herbivory and nutrient limitation protect warming tundra from lowland species' invasion and diversity loss. *Global Change Biology* **23**:245-255.
- Estes, J. A., J. Terborgh, J. S. Brashares, M. E. Power, J. Berger, W. J. Bond, S. R. Carpenter, T. E. Essington, R. D. Holt, J. B. C. Jackson, R. J. Marquis, L. Oksanen, T. Oksanen, R. T. Paine, E. K. Pikitch, W. J. Ripple, S. A. Sandin, M. Scheffer, T. W. Schoener, J. B. Shurin, A. R. E. Sinclair, M. E. Soule, R. Virtanen, and D. A. Wardle. 2011. Trophic Downgrading of Planet Earth. *Science* **333**:301-306.
- Fangmeier, A., A. Hadwigerfangmeier, L. Vandereerden, and H. J. Jager. 1994. Effects of atmospheric ammonia on vegetation - a review. *Environmental Pollution* **86**:43-82.
- Fischelli, N., L. E. Frelich, and P. B. Reich. 2012. Sapling growth responses to warmer temperatures 'cooled' by browse pressure. *Global Change Biology* **18**:3455-3463.
- Forsius, M., M. Posch, J. Aherne, G. J. Reinds, J. Christensen, and L. Hole. 2010. Assessing the Impacts of Long-Range Sulfur and Nitrogen Deposition on Arctic and Sub-Arctic Ecosystems. *Ambio* **39**:136-147.
- Forster, P., V. Ramaswamy, P. Artaxo, T. Berntsen, R. Betts, D. Fahey, J. Haywood, J. Lean, D. Lowe, G. Myhre, J. Nganga, R. Prinn, G. Raga, M. Schulz, R. Dorland, G. Bodeker, O. Boucher, W. Collins, T. Conway, and T. Whorf. 2007. *Changes in Atmospheric Constituents and in Radiative Forcing*. Cambridge Univ. Press, 2007.
- Foster, B. L., and K. L. Gross. 1998. Species richness in a successional grassland: Effects of nitrogen enrichment and plant litter. *Ecology* **79**:2593-2602.
- Fox, J., and S. Weisberg. 2018. *An R companion to applied regression*. Sage publications.

- Gallego-Sala, A. V., D. J. Charman, S. Brewer, S. E. Page, I. C. Prentice, P. Friedlingstein, S. Moreton, M. J. Amesbury, D. W. Beilman, S. Bjorck, T. Blyakharchuk, C. Bochicchio, R. K. Booth, J. Bunbury, P. Camill, D. Carless, R. A. Chimner, M. Clifford, E. Cressey, C. Courtney-Mustaphi, F. De Vleeschouwer, R. de Jong, B. Fialkiewicz-Koziel, S. A. Finkelstein, M. Garneau, E. Githumbi, J. Hribljan, J. Holmquist, P. D. M. Hughes, C. Jones, M. C. Jones, E. Karofeld, E. S. Klein, U. Kokfelt, A. Korhola, T. Lacourse, G. Le Roux, M. Lamentowicz, D. Large, M. Lavoie, J. Loisel, H. Mackay, G. M. MacDonald, M. Makila, G. Magnan, R. Marchant, K. Marcisz, A. M. Cortizas, C. Massa, P. Mathijssen, D. Mauquoy, T. Mighall, F. J. G. Mitchell, P. Moss, J. Nichols, P. O. Oksanen, L. Orme, M. S. Packalen, S. Robinson, T. P. Roland, N. K. Sanderson, A. B. K. Sannel, N. Silva-Sanchez, N. Steinberg, G. T. Swindles, T. E. Turner, J. Uglow, M. Valiranta, S. van Bellen, M. van der Linden, B. van Geel, G. P. Wang, Z. C. Yu, J. Zaragoza-Castells, and Y. Zhao. 2018. Latitudinal limits to the predicted increase of the peatland carbon sink with warming. *Nature Climate Change* **8**:907-+.
- Gamon, J. A., G. P. Kershaw, S. Williamson, and D. S. Hik. 2012. Microtopographic patterns in an arctic baydjarakh field: do fine-grain patterns enforce landscape stability? *Environmental Research Letters* **7**:6.
- Gauthier, G. 1993. Feeding ecology of nesting Greater Snow Geese. *The Journal of Wildlife Management* **57**:216-223.
- Gauthier, G., and J. Bédard. 1990. The role of phenolic compounds and nutrients in determining food preference in Greater Snow Geese. *Oecologia* **84**:553-558.
- Gauthier, G., D. Berteaux, J. Bêty, A. Tarroux, J. F. Therrien, L. McKinnon, P. Legagneux, and M. C. Cadieux. 2011. The tundra food web of Bylot Island in a changing climate and the role of exchanges between ecosystems. *Ecoscience* **18**:223-235.
- Gauthier, G., J. Bêty, M. C. Cadieux, P. Legagneux, M. Doiron, C. Chevallier, S. Lai, A. Tarroux, and D. Berteaux. 2013. Long-term monitoring at multiple trophic levels suggests heterogeneity in responses to climate change in the Canadian Arctic tundra. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* **368**:20120482.
- Gauthier, G., J. Bêty, J.-F. Giroux, and L. Rochefort. 2004. Trophic interactions in a High Arctic Snow Goose Colony. *Integrative and Comparative Biology* **44**:119-129.
- Gauthier, G., and M. C. Cadieux. 2020. Biomasse aérienne des plantes graminoides à l'intérieur et à l'extérieur des exclos de broutement par les oies dans les milieux humides de l'Île Bylot, Nunavut, Canada. v. 1.0 (1990-2019). Nordicana D55.
- Gauthier, G., J.-F. Giroux, A. Reed, A. Bechet, and L. Belanger. 2005. Interactions between land use, habitat use, and population increase in greater snow geese: what are the consequences for natural wetlands? *Global Change Biology* **11**:856-868.
- Gauthier, G., J.-F. Giroux, and L. Rochefort. 2006. The impact of goose grazing on arctic and temperate wetlands. *Acta Zoologica Sinica* **52**:108-111.
- Gauthier, G., J. Hughes, A. Reed, J. Beaulieu, and L. Rochefort. 1995. Effect of grazing by Greater Snow Geese on the production of graminoids at an arctic site (Bylot Island, NWT, Canada). *Journal of Ecology* **83**:653-664.
- Gauthier, G., L. Rochefort, and A. Reed. 1996. The exploitation of wetland ecosystems by herbivores on Bylot island. *Geoscience Canada* **23**:253-259.

- Gharajehdaghpour, T., J. D. Roth, P. M. Fafard, and J. H. Markham. 2016. Arctic foxes as ecosystem engineers: increased soil nutrients lead to increased plant productivity on fox dens. *Scientific Reports* **6**.
- Gianinazzi-Pearson, V., and S. Gianinazzi. 1983. The physiology of vesicular-arbuscular mycorrhizal roots. *Plant and Soil* **71**:197-209.
- Giesler, R., C. Esberg, A. Lagerstrom, and B. J. Graae. 2012. Phosphorus availability and microbial respiration across different tundra vegetation types. *Biogeochemistry* **108**:429-445.
- Gignac, L. D., D. H. Vitt, S. C. Zoltai, and S. E. Bayley. 1991. Bryophyte response surfaces along climatic, chemical, and physical gradients in peatlands of Western Canada. *Nova Hedwigia* **53**:27-71.
- Giroux, J.-F., and J. Bédard. 1987. The effects of grazing by Greater Snow Geese on the vegetation of tidal marshes in the St Lawrence estuary. *Journal of Applied Ecology* **24**:773-788.
- Gordon, C., J. M. Wynn, and S. J. Woodin. 2001. Impacts of increased nitrogen supply on high Arctic heath: the importance of bryophytes and phosphorus availability. *New Phytologist* **149**:461-471.
- Gornall, J. L., S. J. Woodin, I. S. Jonsdottir, and R. Van der Wal. 2009. Herbivore impacts to the moss layer determine tundra ecosystem response to grazing and warming. *Oecologia* **161**:747-758.
- Grogan, P., and T. J. Zamin. 2018. Growth responses of the common arctic graminoid *Eriophorum vaginatum* to simulated grazing are independent of soil nitrogen availability. *Oecologia* **186**:151-162.
- Gruner, D. S., M. E. S. Bracken, S. A. Berger, B. K. Eriksson, L. Gamfeldt, B. Matthiessen, S. Moorthi, U. Sommer, and H. Hillebrand. 2017. Effects of experimental warming on biodiversity depend on ecosystem type and local species composition. *Oikos* **126**:8-17.
- Gunnarsson, U. 2005. Global patterns of Sphagnum productivity. *Journal of Bryology* **27**:269-279.
- Harsem, O., A. Eide, and K. Heen. 2011. Factors influencing future oil and gas prospects in the Arctic. *Energy Policy* **39**:8037-8045.
- Hartley, S. E., and R. J. Mitchell. 2005. Manipulation of nutrients and grazing levels on heather moorland: changes in *Calluna* dominance and consequences for community composition. *Journal of Ecology* **93**:990-1004.
- Heal, O., P. W. Flanagan, D. D. French, and J. MacLean, S. F. 1981. Decomposition and accumulation of organic matter in tundra. Pages 587-633 *Tundra Ecosystems : A Comparative Analysis*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Hedenas, L., and A. Vanderpoorten. 2007. The Amblystegiaceae and Calliergonaceae. Pages 163-+ in A. E. Newton and R. S. Tangney, editors. *Pleurocarpous Mosses: Systematics and Evolution*. Crc Press-Taylor & Francis Group, Boca Raton.
- Heijmans, M., F. Berendse, W. J. Arp, A. K. Masselink, H. Klees, W. de Visser, and N. van Breemen. 2001. Effects of elevated carbon dioxide and increased nitrogen deposition on bog vegetation in the Netherlands. *Journal of Ecology* **89**:268-279.
- Held, I. M., and B. J. Soden. 2006. Robust responses of the hydrological cycle to global warming. *Journal of climate* **19**:5686-5699.

- Hik, D. S., and R. L. Jefferies. 1990. Increase in the net aboveground primary production of a salt-marsh forage grass: a test of the predictions of the herbivore-optimization. *Journal of Ecology* **78**:180-195.
- Hjálten, J. k., K. Danell, and L. Ericson. 1993. Effects of simulated herbivory and intraspecific competition on the compensatory ability of birches. *Ecology* **74**:1136-1142.
- Hobbie, J. E., G. R. Shaver, E. B. Rastetter, J. E. Cherry, S. J. Goetz, K. C. Guay, W. A. Gould, and G. W. Kling. 2017. Ecosystem responses to climate change at a Low Arctic and a High Arctic long-term research site. *Ambio* **46**:S160-S173.
- Hobbie, S. E., and F. S. Chapin. 1998. Response of tundra plant biomass, aboveground production, nitrogen, and CO₂ flux to experimental warming. *Ecology* **79**:1526-1544.
- Hobbie, S. E., and L. Gough. 2002. Foliar and soil nutrients in tundra on glacial landscapes of contrasting ages in northern Alaska. *Oecologia* **131**:453-462.
- Hobbie, S. E., L. Gough, and G. R. Shaver. 2005. Species compositional differences on different-aged glacial landscapes drive contrasting responses of tundra to nutrient addition. *Journal of Ecology* **93**:770-782.
- Hobbie, S. E., K. J. Nadelhoffer, and P. Hogberg. 2002. A synthesis: The role of nutrients as constraints on carbon balances in boreal and arctic regions. *Plant and Soil* **242**:163-170.
- Holm, S. 1979. A simple sequentially rejective multiple test procedure. *Scandinavian Journal of Statistics* **6**:65-70.
- Hugelius, G., J. Loisel, S. Chadburn, R. B. Jackson, M. Jones, G. MacDonald, M. Marushchak, D. Olefeldt, M. Packalen, M. B. Siewert, C. Treat, M. Turetsky, C. Voigt, and Z. C. Yu. 2020. Large stocks of peatland carbon and nitrogen are vulnerable to permafrost thaw. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **117**:20438-20446.
- Hugelius, G., C. Tarnocai, G. Broll, J. G. Canadell, P. Kuhry, and D. K. Swanson. 2013. The Northern Circumpolar Soil Carbon Database: spatially distributed datasets of soil coverage and soil carbon storage in the northern permafrost regions. *Earth System Science Data* **5**:3-13.
- IPCC. 2013. *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.* Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- Isaac, R. A., and W. C. Johnson. 1976. Determination of total nitrogen in plant-tissue, using a block digester. *Journal of the Association of Official Analytical Chemists* **59**:98-100.
- Iversen, C. M., V. L. Sloan, P. F. Sullivan, E. S. Euskirchen, A. D. McGuire, R. J. Norby, A. P. Walker, J. M. Warren, and S. D. Wullschleger. 2015. The unseen iceberg: plant roots in arctic tundra. *New Phytologist* **205**:34-58.
- Jagerbrand, A. K., K. E. M. Lindblad, R. G. Bjork, J. M. Alatalo, and U. Molau. 2006. Bryophyte and lichen diversity under simulated environmental change compared with observed variation in unmanipulated alpine tundra. *Biodiversity and Conservation* **15**:4453-4475.
- Jasmin, J. N., L. Rochefort, and G. Gauthier. 2008. Goose grazing influences the fine-scale structure of a bryophyte community in arctic wetlands. *Polar Biology* **31**:1043-1049.

- Jefferies, R., R. Rockwell, K. Abraham, C. Rockwell, and Ontario. 2011. The embarrassment of riches: Agricultural food subsidies, high goose numbers, and loss of Arctic wetlands - A continuing saga. *Environmental Reviews* **11**.
- Jefferies, R. L., R. F. Rockwell, and K. E. Abraham. 2004. Agricultural food subsidies, migratory connectivity and large-scale disturbance in arctic coastal systems: A case study. *Integrative and Comparative Biology* **44**:130-139.
- Jiang, J., Y. P. Wang, Y. H. Yang, M. X. Yu, C. Wang, and J. H. Yan. 2019. Interactive effects of nitrogen and phosphorus additions on plant growth vary with ecosystem type. *Plant and Soil* **440**:523-537.
- Jiang, Y. Y., A. V. Rocha, E. B. Rastetter, G. R. Shaver, U. Mishra, Q. L. Zhuang, and B. L. Kwiatkowski. 2016. C-N-P interactions control climate driven changes in regional patterns of C storage on the North Slope of Alaska. *Landscape Ecology* **31**:195-213.
- Johnson, D. R., M. J. Lara, G. R. Shaver, G. O. Batzli, J. D. Shaw, and C. E. Tweedie. 2011. Exclusion of brown lemmings reduces vascular plant cover and biomass in Arctic coastal tundra: resampling of a 50+ year herbivore exclosure experiment near Barrow, Alaska. *Environmental Research Letters* **6**:8.
- Jonsdottir, I. S., B. Magnusson, J. Gudmundsson, A. Elmarsdottir, and H. Hjartarson. 2005. Variable sensitivity of plant communities in Iceland to experimental warming. *Global Change Biology* **11**:553-563.
- Ju, J. C., and J. G. Masek. 2016. The vegetation greenness trend in Canada and US Alaska from 1984-2012 Landsat data. *Remote Sensing of Environment* **176**:1-16.
- Kaarlejarvi, E., A. Eskelinen, and J. Olofsson. 2017. Herbivores rescue diversity in warming tundra by modulating trait-dependent species losses and gains. *Nature Communications* **8**:8.
- Kaarlejarvi, E., K. S. Hoset, and J. Olofsson. 2015. Mammalian herbivores confer resilience of Arctic shrub-dominated ecosystems to changing climate. *Global Change Biology* **21**:3379-3388.
- Kerbes, R. H., P. M. Kotanen, and R. L. Jefferies. 1990. Destruction of wetland habitats by lesser snow geese - a keystone species on the west-coast of hudson-bay *Journal of Applied Ecology* **27**:242-258.
- Kielland, K. 1994. Amino-acid absorption by arctic plants - implication for plant nutrition and nitrogen cycling. *Ecology* **75**:2373-2383.
- Kotanen, P. M. 2002. Fates of added nitrogen in freshwater arctic wetlands grazed by Snow Geese: The role of mosses. *Arctic Antarctic and Alpine Research* **34**:219-225.
- Kuhnel, R., M. P. Bjorkman, C. P. Vega, A. Hodson, E. Isaksson, and J. Strom. 2013. Reactive nitrogen and sulphate wet deposition at Zeppelin Station, Ny-Alesund, Svalbard. *Polar Research* **32**:14.
- Lamarre, A., M. Garneau, and H. Asnong. 2012. Holocene paleohydrological reconstruction and carbon accumulation of a permafrost peatland using testate amoeba and macrofossil analyses, Kuujuarapik, subarctic Quebec, Canada. *Review of Palaeobotany and Palynology* **186**:131-141.
- Lameris, T. K., F. Jochems, A. J. van der Graaf, M. Andersson, J. Limpens, and B. A. Nolet. 2017. Forage plants of an Arctic-nesting herbivore show larger warming response in breeding than wintering grounds, potentially disrupting migration phenology. *Ecology and Evolution* **7**:2652-2660.

- Lang, S. I., J. H. C. Cornelissen, G. R. Shaver, M. Ahrens, T. V. Callaghan, U. Molau, C. J. F. Ter Braak, A. Holzer, and R. Aerts. 2012. Arctic warming on two continents has consistent negative effects on lichen diversity and mixed effects on bryophyte diversity. *Global Change Biology* **18**:1096-1107.
- Lefebvre, J., G. Gauthier, J. F. Giroux, A. Reed, E. T. Reed, and L. Belanger. 2017. The greater snow goose *Anser caerulescens atlanticus*: Managing an overabundant population. *Ambio* **46**:262-274.
- Legagneux, P., G. Gauthier, D. Berteaux, J. Bêty, M.-C. Cadieux, F. Bilodeau, L. Bolduc, L. McKinnon, A. Tarroux, J.-F. Therrien, L. Morissette, and J. Krebs. 2012. Disentangling trophic relationships in a High Arctic tundra ecosystem through food web modeling. *Ecology* **93**:1707-1716.
- Legendre, P., and E. D. Gallagher. 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* **129**:271-280.
- Lett, S., and A. Michelsen. 2014. Seasonal variation in nitrogen fixation and effects of climate change in a subarctic heath. *Plant and Soil* **379**:193-204.
- Limpens, J., F. Berendse, and H. Klees. 2004. How phosphorus availability affects the impact of nitrogen deposition on Sphagnum and vascular plants in bogs. *Ecosystems* **7**:793-804.
- Limpens, J., G. Granath, U. Gunnarsson, R. Aerts, S. Bayley, L. Bragazza, J. Bubier, A. Buttler, L. J. L. van den Berg, A. J. Francez, R. Gerdol, P. Grosvernier, M. Heijmans, M. R. Hoosbeek, S. Hotes, M. Ilomets, I. Leith, E. A. D. Mitchell, T. Moore, M. B. Nilsson, J. F. Nordbakken, L. Rochefort, H. Rydin, L. J. Sheppard, M. Thormann, M. M. Wiedermann, B. L. Williams, and B. Xu. 2011. Climatic modifiers of the response to nitrogen deposition in peat-forming Sphagnum mosses: a meta-analysis. *New Phytologist* **191**:496-507.
- Liu, X., Z. Wang, X. M. Li, and W. K. Bao. 2020. Nitrogen and phosphorus translocation of forest floor mosses as affected by a pulse of these nutrients. *Journal of Plant Ecology* **13**:633-640.
- Mack, M. C., E. A. G. Schuur, M. S. Bret-Harte, G. R. Shaver, and F. S. Chapin. 2004. Ecosystem carbon storage in arctic tundra reduced by long-term nutrient fertilization. *Nature* **431**:440-443.
- Madan, N. J., L. J. Deacon, and C. H. Robinson. 2007. Greater nitrogen and/or phosphorus availability increase plant species' cover and diversity at a High Arctic polar semidesert. *Polar Biology* **30**:559-570.
- Madsen, J., C. Jaspers, M. Tamstorf, C. E. Mortensen, and F. Riget. 2011. Long-Term Effects of Grazing and Global Warming on the Composition and Carrying Capacity of Graminoid Marshes for Moulting Geese in East Greenland. *Ambio* **40**:638-649.
- Magnan, G., N. K. Sanderson, S. Piilo, S. Pratte, M. Valiranta, S. van Bellen, H. Zhang, and M. Garneau. 2021. Widespread recent ecosystem state shifts in high-latitude peatlands of northeastern Canada and implications for carbon sequestration. *Global Change Biology*.
- Mainguy, J., G. Gauthier, J. F. Giroux, and J. Bety. 2006. Gosling growth and survival in relation to brood movements in Greater Snow Geese (*Chen caerulescens atlantica*). *Auk* **123**:1077-1089.
- Manseau, M., and G. Gauthier. 1993. Interactions between Greater Snow Geese and their rearing habitat. *Ecology* **74**:2045-2055.
- Manseau, M., J. Huot, and M. Crete. 1996. Effects of summer grazing by caribou on composition and productivity of vegetation: Community and landscape level. *Journal of Ecology* **84**:503-513.

- Marchand-Roy, M. 2009. L'effet fertilisant de la Grande Oie des neiges : cinq ans de suivi de l'azote et du phosphore dans les polygones de tourbe de l'Île Bylot au Nunavut. Université Laval, Québec, Qc, Canada.
- Maron, J. L., and E. Crone. 2006. Herbivory: effects on plant abundance, distribution and population growth. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **273**:2575-2584.
- Massé, H., L. Rochefort, and G. Gauthier. 2001. Carrying capacity of wetland habitats used by breeding greater snow geese. *Journal of Wildlife Management* **65**:271-281.
- McGuire, A. D., L. G. Anderson, T. R. Christensen, S. Dallimore, L. D. Guo, D. J. Hayes, M. Heimann, T. D. Lorenson, R. W. Macdonald, and N. Roulet. 2009. Sensitivity of the carbon cycle in the Arctic to climate change. *Ecological Monographs* **79**:523-555.
- McGuire, A. D., J. S. Clein, J. M. Melillo, D. W. Kicklighter, R. A. Meier, C. J. Vorosmarty, and M. C. Serreze. 2000. Modelling carbon responses of tundra ecosystems to historical and projected climate: sensitivity of pan-Arctic carbon storage to temporal and spatial variation in climate. *Global Change Biology* **6**:141-159.
- McManus, K. M., D. C. Morton, J. G. Masek, D. D. Wang, J. O. Sexton, J. R. Nagol, P. Ropars, and S. Boudreau. 2012. Satellite-based evidence for shrub and graminoid tundra expansion in northern Quebec from 1986 to 2010. *Global Change Biology* **18**:2313-2323.
- McNaughton, S. J. 1979. Grazing as an optimization process: grass-ungulate relationships in the serengeti. *The American Naturalist* **113**:691-703.
- McNaughton, S. J., R. W. Ruess, and S. W. Seagle. 1988. Large mammals and process dynamics in african ecosystems. *Bioscience* **38**:794-800.
- Melin, M., J. Matala, L. Mehtätalo, A. Suvanto, and P. Packalen. 2016. Detecting moose (*Alces alces*) browsing damage in young boreal forests from airborne laser scanning data. *Canadian Journal of Forest Research* **46**:10-19.
- Menu, S., G. Gauthier, and A. Reed. 2002. Changes in survival rates and population dynamics of Greater Snow Geese over a 30-year period: implications for hunting regulations. *Journal of Applied Ecology* **39**:91-102.
- Metcalfe, D. B., and J. Olofsson. 2015. Distinct impacts of different mammalian herbivore assemblages on arctic tundra CO₂ exchange during the peak of the growing season. *Oikos* **124**:1632-1638.
- Mikan, C. J., J. P. Schimel, and A. P. Doyle. 2002. Temperature controls of microbial respiration in arctic tundra soils above and below freezing. *Soil Biology & Biochemistry* **34**:1785-1795.
- Miller, O. K. 1982. Mycorrhizae, mycorrhizal fungi and fungal biomass in subalpine tundra at Eagle Summit. *Holarctic Ecology* **5**:125-134.
- Mipam, T. D., L. L. Zhong, J. Q. Liu, G. Miehe, and L. M. Tian. 2019. Productive Overcompensation of Alpine Meadows in Response to Yak Grazing in the Eastern Qinghai-Tibet Plateau. *Front Plant Sci* **10**:925.
- Morrisette-Boileau, C., S. Boudreau, J. P. Tremblay, and S. D. Cote. 2018. Simulated caribou browsing limits the effect of nutrient addition on the growth of *Betula glandulosa*, an expanding shrub species in Eastern Canada. *Journal of Ecology* **106**:1256-1265.

- Mosbacher, J. B., A. Michelsen, M. Stelvig, H. Hjermstad-Sollerud, and N. M. Schmidt. 2019. Muskoxen Modify Plant Abundance, Phenology, and Nitrogen Dynamics in a High Arctic Fen. *Ecosystems* **22**:1095-1107.
- Mowbray, T. B., F. Cooke, and B. Ganter. 2000. Snow Goose (*Anser caerulescens*). in A. F. Poole and F. B. Gill, editors. *The Birds of North America*, Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA.
- Myers-Smith, I. H., B. C. Forbes, M. Wilmking, M. Hallinger, T. Lantz, D. Blok, K. D. Tape, M. Macias-Fauria, U. Sass-Klaassen, E. Levesque, S. Boudreau, P. Ropars, L. Hermanutz, A. Trant, L. S. Collier, S. Weijers, J. Rozema, S. A. Rayback, N. M. Schmidt, G. Schaepman-Strub, S. Wipf, C. Rixen, C. B. Menard, S. Venn, S. Goetz, L. Andreu-Hayles, S. Elmendorf, V. Ravolainen, J. Welker, P. Grogan, H. E. Epstein, and D. S. Hik. 2011. Shrub expansion in tundra ecosystems: dynamics, impacts and research priorities. *Environmental Research Letters* **6**:15.
- Myers-Smith, I. H., M. M. Grabowski, H. J. D. Thomas, S. Angers-Blondin, G. N. Daskalova, A. D. Bjorkman, A. M. Cunliffe, J. J. Assmann, J. S. Boyle, E. McLeod, S. McLeod, R. Joe, P. Lennie, D. Arey, R. R. Gordon, and C. D. Eckert. 2019. Eighteen years of ecological monitoring reveals multiple lines of evidence for tundra vegetation change. *Ecological Monographs* **89**:21.
- Myers-Smith, I. H., J. T. Kerby, G. K. Phoenix, J. W. Bjerke, H. E. Epstein, J. J. Assmann, C. John, L. Andreu-Hayles, S. Angers-Blondin, P. S. A. Beck, L. T. Berner, U. S. Bhatt, A. D. Bjorkman, D. Blok, A. Bryn, C. T. Christiansen, J. H. C. Cornelissen, A. M. Cunliffe, S. C. Elmendorf, B. C. Forbes, S. J. Goetz, R. D. Hollister, R. de Jong, M. M. Loranty, M. Macias-Fauria, K. Maseyk, S. Normand, J. Olofsson, T. C. Parker, F. J. W. Parmentier, E. Post, G. Schaepman-Strub, F. Stordal, P. F. Sullivan, H. J. D. Thomas, H. Tommervik, R. Treharne, C. E. Tweedie, D. A. Walker, M. Wilmking, and S. Wipf. 2020. Complexity revealed in the greening of the Arctic. *Nature Climate Change* **10**:106-117.
- Nadelhoffer, K. J., A. E. Giblin, G. R. Shaver, and J. A. Laundre. 1991. Effects of temperature and substrate quality on element mineralization in 6 arctic soils. *Ecology* **72**:242-253.
- Nadelhoffer, K. J., A. E. Giblin, G. R. Shaver, and A. E. Linkins. 1992. Microbial processes and plant nutrient availability in arctic soils. *Arctic Ecosystems in a Changing Climate*. Academic Press, Inc., San Diego, California.
- Naiman, R. 1988. Animal influences on ecosystem dynamics. *BioScience* **38**:750-752.
- Naito, A. T., and D. M. Cairns. 2011. Patterns and processes of global shrub expansion. *Progress in Physical Geography-Earth and Environment* **35**:423-442.
- Natali, S. M., E. A. G. Schuur, and R. L. Rubin. 2012. Increased plant productivity in Alaskan tundra as a result of experimental warming of soil and permafrost. *Journal of Ecology* **100**:488-498.
- Neff, J. C., A. R. Townsend, G. Gleixner, S. J. Lehman, J. Turnbull, and W. D. Bowman. 2002. Variable effects of nitrogen additions on the stability and turnover of soil carbon. *Nature* **419**:915-917.
- Ngai, J. T., and R. L. Jefferies. 2004. Nutrient limitation of plant growth and forage quality in Arctic coastal marshes. *Journal of Ecology* **92**:1001-1010.
- Nishizawa, K., L. Deschamps, V. Maire, J. Bety, E. Levesque, R. Kitagawa, S. Masumoto, I. Gosselin, A. Morneau, L. Rochefort, G. Gauthier, Y. Tanabe, M. Uchida, and A. S. Mori. 2021. Long-term consequences of goose exclusion on nutrient cycles and plant communities in the High-Arctic. *Polar Science* **27**:13.

- Nkonge, C., and G. M. Ballance. 1982. A sensitive colorimetric procedure for nitrogen determination in micro-kjeldahl digests. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* **30**:416-420.
- Okasen, F., G. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, P. R. Minchin, R. B. O'Hara, and H. Wagner. 2015. *vegan*: Community Ecology Package.
- Olefeldt, D., M. R. Turetsky, P. M. Crill, and A. D. McGuire. 2013. Environmental and physical controls on northern terrestrial methane emissions across permafrost zones. *Global Change Biology* **19**:589-603.
- Olofsson, J., P. E. Hulme, L. Oksanen, and O. Suominen. 2004. Importance of large and small mammalian herbivores for the plant community structure in the forest tundra ecotone. *Oikos* **106**:324-334.
- Olofsson, J., L. Oksanen, T. Callaghan, P. E. Hulme, T. Oksanen, and O. Suominen. 2009. Herbivores inhibit climate-driven shrub expansion on the tundra. *Global Change Biology* **15**:2681-2693.
- Ophof, A. A., K. W. Oldeboer, and J. Kumpula. 2013. Intake and chemical composition of winter and spring forage plants consumed by semi-domesticated reindeer (*Rangifer tarandus tarandus*) in Northern Finland. *Animal Feed Science and Technology* **185**:190-195.
- Oulehle, F., E. C. Rowe, O. Myska, T. Chuman, and C. D. Evans. 2016. Plant functional type affects nitrogen use efficiency in high-Arctic tundra. *Soil Biology & Biochemistry* **94**:19-28.
- Overland, J., E. Dunlea, J. E. Box, R. Corell, M. Forsius, V. Kattsov, M. S. Olseng, J. Pawlak, L. O. Reiersen, and M. Y. Wang. 2019. The urgency of Arctic change. *Polar Science* **21**:6-13.
- Park, T., S. Ganguly, H. Tommervik, E. S. Euskirchen, K. A. Hogda, S. R. Karlson, V. Brovkin, R. R. Nemani, and R. B. Myneni. 2016. Changes in growing season duration and productivity of northern vegetation inferred from long-term remote sensing data. *Environmental Research Letters* **11**:11.
- Pauli, H., M. Gottfried, S. Dullinger, O. Abdaladze, M. Akhalkatsi, J. L. B. Alonso, G. Coldea, J. Dick, B. Erschbamer, R. F. Calzado, D. Ghosn, J. I. Holten, R. Kanka, G. Kazakis, J. Kollar, P. Larsson, P. Moiseev, D. Moiseev, U. Molau, J. M. Mesa, L. Nagy, G. Pelino, M. Puscas, G. Rossi, A. Stanisci, A. O. Syverhuset, J. P. Theurillat, M. Tomaselli, P. Unterluggauer, L. Villar, P. Vittoz, and G. Grabherr. 2012. Recent Plant Diversity Changes on Europe's Mountain Summits. *Science* **336**:353-355.
- Paulissen, M., L. E. Besalu, H. De Bruijn, P. J. M. Van der Ven, and R. Bobbink. 2005. Contrasting effects of ammonium enrichment on fen bryophytes. *Journal of Bryology* **27**:109-117.
- Paulissen, M., P. J. M. van der Ven, A. J. Dees, and R. Bobbink. 2004. Differential effects of nitrate and ammonium on three fen bryophyte species in relation to pollutant nitrogen input. *New Phytologist* **164**:451-458.
- Person, B. T., C. A. Babcock, and R. W. Ruess. 1998. Forage variation in brood-rearing areas used by Pacific black brant geese on the Yukon-Kuskokwim delta, Alaska. *Journal of Ecology* **86**:243-259.
- Pimentel, D. 1988. Herbivore population feeding pressure on plant hosts: feedback evolution and host conservation. *Oikos* **53**:289-302.
- Pineau, C. 1999. Facteurs limitant la croissance des plantes graminoides et des mousses dans les polygones de tourbe utilisés par la Grande Oie des neiges. Université Laval, Québec, Qc, Canada.

- Post, E., R. B. Alley, T. R. Christensen, M. Macias-Fauria, B. C. Forbes, M. N. Gooseff, A. Iler, J. T. Kerby, K. L. Laidre, M. E. Mann, J. Olofsson, J. C. Stroeve, F. Ulmer, R. A. Virginia, and M. Y. Wang. 2019. The polar regions in a 2 degrees C warmer world. *Science Advances* **5**:12.
- Post, E., and M. C. Forchhammer. 2008. Climate change reduces reproductive success of an Arctic herbivore through trophic mismatch. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* **363**:2369-2375.
- Post, E., M. C. Forchhammer, M. S. Bret-Harte, T. V. Callaghan, T. R. Christensen, B. Elberling, A. D. Fox, O. Gilg, D. S. Hik, T. T. Hoyer, R. A. Ims, E. Jeppesen, D. R. Klein, J. Madsen, A. D. McGuire, S. Rysgaard, D. E. Schindler, I. Stirling, M. P. Tamstorf, N. J. C. Tyler, R. van der Wal, J. Welker, P. A. Wookey, N. M. Schmidt, and P. Aastrup. 2009. Ecological Dynamics Across the Arctic Associated with Recent Climate Change. *Science* **325**:1355-1358.
- Post, E., and C. Pedersen. 2008. Opposing plant community responses to warming with and without herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **105**:12353-12358.
- Pouliot, R. 2006. Les effets fertilisants de la Grande Oie des Neiges sur la dynamique des milieux humides de l'Île Bylot au Nunavut : impact du tapis de bryophytes. Université Laval, Québec, Qc, Canada.
- Pouliot, R., M. Marchand-Roy, L. Rochefort, and G. Gauthier. 2010. Estimating moss growth in arctic conditions: a comparison of three methods. *Bryologist* **113**:322-332.
- Pouliot, R., L. Rochefort, and G. Gauthier. 2009. Moss carpets constrain the fertilizing effects of herbivores on graminoid plants in arctic polygon fens. *Botany* **87**:1209-1222.
- Prager, C. M., S. Naeem, N. T. Boelman, J. U. H. Eitel, H. E. Greaves, M. A. Heskell, T. S. Magney, D. N. L. Menge, L. A. Vierling, and K. L. Griffin. 2017. A gradient of nutrient enrichment reveals nonlinear impacts of fertilization on Arctic plant diversity and ecosystem function. *Ecology and Evolution* **7**:2449-2460.
- Prevey, J. S., C. Rixen, N. Ruger, T. T. Hoyer, A. D. Bjorkman, I. H. Myers-Smith, S. C. Elmendorf, I. W. Ashton, N. Cannone, C. L. Chisholm, K. Clark, E. J. Cooper, B. Elberling, A. M. Fosaa, G. H. R. Henry, R. D. Hollister, I. S. Jonsdottir, K. Klanderud, C. W. Kopp, E. Levesque, M. Mauritz, U. Molau, S. M. Natali, S. F. Oberbauer, Z. A. Panchen, E. Post, S. B. Rumpf, N. M. Schmidt, E. Schuur, P. R. Semenchuk, J. G. Smith, K. N. Suding, O. Totland, T. Troxler, S. Venn, C. H. Wahren, J. M. Welker, and S. Wipf. 2019. Warming shortens flowering seasons of tundra plant communities. *Nature Ecology & Evolution* **3**:45-52.
- Ravolainen, V., E. M. Soininen, I. S. Jonsdottir, I. Eischeid, M. Forchhammer, R. van der Wal, and A. O. Pedersen. 2020. High Arctic ecosystem states: Conceptual models of vegetation change to guide long-term monitoring and research. *Ambio* **49**:666-677.
- Reed, A., H. Boyd, P. Chagnon, and J. Hawkings. 1992. The numbers and distribution of Greater Snow Geese on Bylot Island and near Jungersen Bay, Baffin Island, in 1988 and 1983. *Arctic* **45**:115-119.
- Reed, A., J. Hughes, and H. Boyd. 2002. Patterns of distribution and abundance of Greater Snow geese on Bylot island, Nunavut, Canada. *Wildfowl* **53**:53-65.
- Remmert, H. 1980. Arctic animal ecology. Springer-Verlag, Berlin.

- Rheubottom, S. I., I. C. Barrio, M. V. Kozlov, J. M. Alatalo, T. Andersson, A. L. Asmus, C. Baubin, F. Q. Brearley, D. D. Egelkraut, D. Ehrich, G. Gauthier, I. S. Jonsdottir, S. Konieczka, E. Levesque, J. Olofsson, J. S. Prevey, G. Slevan-Tremblay, A. Sokolov, N. Sokolova, S. Sokovnina, J. D. M. Speed, O. Suominen, V. Zverev, and D. S. Hik. 2019. Hiding in the background: community-level patterns in invertebrate herbivory across the tundra biome. *Polar Biology* **42**:1881-1897.
- Rilov, G. 2016. Multi-species collapses at the warm edge of a warming sea. *Scientific Reports* **6**:14.
- Rockwood, L. 2006. Introduction to population ecology. Blackwell Pub, Malden, MA.
- Ruess, R. W., D. D. Uliassi, C. P. H. Mulder, and B. T. Person. 1997. Growth responses of *Carex ramenskii* to defoliation, salinity, and nitrogen availability: Implications for geese-ecosystem dynamics in western Alaska. *Ecoscience* **4**:170-178.
- Rustad, L. E., J. L. Campbell, G. M. Marion, R. J. Norby, M. J. Mitchell, A. E. Hartley, J. H. C. Cornelissen, J. Gurevitch, and N. Gcte. 2001. A meta-analysis of the response of soil respiration, net nitrogen mineralization, and aboveground plant growth to experimental ecosystem warming. *Oecologia* **126**:543-562.
- Sala, O. E., F. S. Chapin, J. J. Armesto, E. Berlow, J. Bloomfield, R. Dirzo, E. Huber-Sanwald, L. F. Huenneke, R. B. Jackson, A. Kinzig, R. Leemans, D. M. Lodge, H. A. Mooney, M. Oesterheld, N. L. Poff, M. T. Sykes, B. H. Walker, M. Walker, and D. H. Wall. 2000. Biodiversity - Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* **287**:1770-1774.
- Saucier, V., E. Champagne, S. D. Cote, and J. P. Tremblay. 2019. Combined effects of simulated browsing, warming and nutrient addition on forage availability for migratory caribou in Nunavik, Canada. *Polar Biology* **42**:1561-1570.
- Schmidt, I., S. Jonasson, G. Shaver, A. Michelsen, and A. Nordin. 2002. Mineralization and distribution of nutrients in plants and microbes in four arctic ecosystems: responses to warming. *Plant and Soil* **242**:93-106.
- Schütz, M., A. C. Risch, E. Leuzinger, B. O. Krusi, and G. Achermann. 2003. Impact of herbivory by red deer (*Cervus elaphus* L.) on patterns and processes in subalpine grasslands in the Swiss National Park. *Forest Ecology and Management* **181**:177-188.
- Schuur, E. A. G., A. D. McGuire, C. Schadel, G. Grosse, J. W. Harden, D. J. Hayes, G. Hugelius, C. D. Koven, P. Kuhry, D. M. Lawrence, S. M. Natali, D. Olefeldt, V. E. Romanovsky, K. Schaefer, M. R. Turetsky, C. C. Treat, and J. E. Vonk. 2015. Climate change and the permafrost carbon feedback. *Nature* **520**:171-179.
- Serreze, M. C., and J. A. Francis. 2006. The arctic amplification debate. *Climatic Change* **76**:241-264.
- Shane, M. W., G. R. Cawthray, M. D. Cramer, J. Kuo, and H. Lambers. 2006. Specialized 'dauciform' roots of Cyperaceae are structurally distinct, but functionally analogous with 'cluster' roots. *Plant Cell and Environment* **29**:1989-1999.
- Shaver, G. R., W. D. Billings, F. S. Chapin, A. E. Giblin, K. J. Nadelhoffer, W. C. Oechel, and E. B. Rastetter. 1992. Global change and the carbon balance of arctic ecosystems. *Bioscience* **42**:433-441.
- Shaver, G. R., F. Chapin, and B. L. Gartner. 1986. Factors limiting seasonal growth and peak biomass accumulation in *eriphorum vaginatum* in alaskan tussock tundra *Journal of Ecology* **74**:257-278.

- Shaver, G. R., and F. S. Chapin. 1995. Long-term responses to factorial, NPK fertilizer treatment by alaskan wet and moist tundra sedge species. *Ecography* **18**:259-275.
- Shaver, G. R., A. E. Giblin, K. J. Nadelhoffer, K. K. Thielner, M. R. Downs, J. A. Laundre, and E. B. Rastetter. 2006. Carbon turnover in Alaskan tundra soils: effects of organic matter quality, temperature, moisture and fertilizer. *Journal of Ecology* **94**:740-753.
- Shaw, A. N., and C. C. Cleveland. 2020. The effects of temperature on soil phosphorus availability and phosphatase enzyme activities: a cross-ecosystem study from the tropics to the Arctic. *Biogeochemistry* **151**:113-125.
- Skogland, T. 1984. Wild reindeer foraging-niche organization. *Holarctic Ecology* **7**:345-379.
- Smith, T. J., and W. E. Odum. 1981. The effects of grazing by snow geese on coastal salt marshes. *Ecology* **62**:98-106.
- Sørensen, L. I., J. Mikola, M. M. Kytoviita, and J. Olofsson. 2009. Trampling and Spatial Heterogeneity Explain Decomposer Abundances in a Sub-Arctic Grassland Subjected to Simulated Reindeer Grazing. *Ecosystems* **12**:830-842.
- Speed, J. D. M., G. Austrheim, A. J. Hester, and A. Mysterud. 2011. Browsing interacts with climate to determine tree-ring increment. *Functional Ecology* **25**:1018-1023.
- Speed, J. D. M., G. Austrheim, A. J. Hester, and A. Mysterud. 2012. Elevational advance of alpine plant communities is buffered by herbivory. *Journal of Vegetation Science* **23**:617-625.
- Speed, J. D. M., S. J. Woodin, H. Tommervik, M. P. Tamstorf, and R. van der Wal. 2009. Predicting Habitat Utilization and Extent of Ecosystem Disturbance by an Increasing Herbivore Population. *Ecosystems* **12**:349-359.
- Strack, M., K. Mwakanyamale, G. H. Fard, M. Bird, V. Berube, and L. Rochefort. 2017. Effect of plant functional type on methane dynamics in a restored minerotrophic peatland. *Plant and Soil* **410**:231-246.
- Street, L. E., N. R. Burns, and S. J. Woodin. 2015. Slow recovery of High Arctic heath communities from nitrogen enrichment. *New Phytologist* **206**:682-695.
- Stribley, D. P., and D. J. Read. 1974. Biology of mycorrhiza in ericaceae 4. effect of mycorrhizal infection on uptake of N-15 from labeled soil by *Vaccinium macrocarpon* Ait. *New Phytologist* **73**:1149-1155.
- Strom, L., T. Tagesson, M. Mastepanov, and T. R. Christensen. 2012. Presence of *Eriophorum scheuchzeri* enhances substrate availability and methane emission in an Arctic wetland. *Soil Biology & Biochemistry* **45**:61-70.
- Stuble, K. L., S. Bewick, M. Fisher, M. L. Forister, S. P. Harrison, A. M. Shapir, A. M. Latimer, and L. R. Fox. 2021. The promise and the perils of resurveying to understand global change impacts. *Ecological Monographs* **91**:14.
- Sundqvist, M. K., J. Moen, R. G. Bjork, T. Vowles, M. M. Kytoviita, M. A. Parsons, and J. Olofsson. 2019. Experimental evidence of the long-term effects of reindeer on Arctic vegetation greenness and species richness at a larger landscape scale. *Journal of Ecology* **107**:2724-2736.

- Tandon, H. L. S., M. P. Cescas, and E. H. Tyner. 1968. An acid-free vanadate-molybdate reagent for determination of total phosphorus in soils. *Soil Science Society of America Proceedings* **32**:48-8.
- Team., R. C. 2020. R: A language and environment for statistical computing. *in* R. F. f. S. Computing, editor.
- Tinker, P. B. 1978. Effect of vesicular-arbuscular mycorrhizas on plant nutrition and plant-growth. *Physiologie Vegetale* **16**:743-751.
- Tuittila, E. S., H. Vasander, and J. Laine. 2004. Sensitivity of C sequestration in reintroduced Sphagnum to water-level variation in a cutaway peatland. *Restoration Ecology* **12**:483-493.
- Turetsky, M. R., B. Bond-Lamberty, E. Euskirchen, J. Talbot, S. Frolking, A. D. McGuire, and E. S. Tuittila. 2012. The resilience and functional role of moss in boreal and arctic ecosystems. *New Phytol* **196**:49-67.
- Vaisanen, M., H. Ylanne, E. Kaarlejarvi, S. Sjogersten, J. Olofsson, N. Crout, and S. Stark. 2014. Consequences of warming on tundra carbon balance determined by reindeer grazing history. *Nature Climate Change* **4**:384-388.
- Valéry, L., M. C. Cadieux, and G. Gauthier. 2010. Spatial heterogeneity of primary production as both cause and consequence of foraging patterns of an expanding Greater Snow Goose colony. *Ecoscience* **17**:9-19.
- van der Wal, R., and R. W. Brooker. 2004. Mosses mediate grazer impacts on grass abundance in arctic ecosystems. *Functional Ecology* **18**:77-86.
- van der Wal, R., I. Pearce, R. Brooker, D. Scott, D. Welch, and S. Woodin. 2003. Interplay between nitrogen deposition and grazing causes habitat degradation. *Ecology Letters* **6**:141-146.
- van der Wal, R., I. S. K. Pearce, and R. W. Brooker. 2005. Mosses and the struggle for light in a nitrogen-polluted world. *Oecologia* **142**:159-168.
- van der Wal, R., S. Sjogersten, S. J. Woodin, E. J. Cooper, I. S. Jonsdottir, D. Kuijper, T. A. D. Fox, and A. D. Huiskes. 2007. Spring feeding by pink-footed geese reduces carbon stocks and sink strength in tundra ecosystems. *Global Change Biology* **13**:539-545.
- van der Wal, R., S. M. J. van Lieshout, and M. Loonen. 2001. Herbivore impact on moss depth, soil temperature and arctic plant growth. *Polar Biology* **24**:29-32.
- van Wijk, M. T., M. Williams, L. Gough, S. E. Hobbie, and G. R. Shaver. 2003. Luxury consumption of soil nutrients: a possible competitive strategy in above-ground and below-ground biomass allocation and root morphology for slow-growing arctic vegetation? *Journal of Ecology* **91**:664-676.
- Vergés, A., T. Alcoverro, and E. Ballesteros. 2009. Role of fish herbivory in structuring the vertical distribution of canopy algae *Cystoseira* spp. in the Mediterranean Sea. *Marine Ecology Progress Series* **375**:1-11.
- Verhoeven, J. T. A., and M. B. Schmitz. 1991. CONTROL OF PLANT-GROWTH BY NITROGEN AND PHOSPHORUS IN MESOTROPHIC FENS. *Biogeochemistry* **12**:135-148.
- Virtanen, R., A. E. Johnston, M. J. Crawley, and G. R. Edwards. 2000. Bryophyte biomass and species richness on the Park Grass Experiment, Rothamsted, UK. *Plant Ecology* **151**:129-141.
- Vowles, T., C. Lovehav, U. Molau, and R. G. Bjork. 2017. Contrasting impacts of reindeer grazing in two tundra grasslands. *Environmental Research Letters* **12**:9.

- Vuorinen, K. E. M., A. L. Kolstad, L. De Vriendt, G. Austrheim, J. P. Tremblay, E. J. Solberg, and J. D. M. Speed. 2020. Cool as a moose: How can browsing counteract climate warming effects across boreal forest ecosystems? *Ecology* **101**:10.
- Vuorinen, K. E. M., L. Oksanen, T. Oksanen, A. Pyykonen, J. Olofsson, and R. Virtanen. 2017. Open tundra persist, but arctic features decline-Vegetation changes in the warming Fennoscandian tundra. *Global Change Biology* **23**:3794-3807.
- Walker, M. D., C. H. Wahren, R. D. Hollister, G. H. R. Henry, L. E. Ahlquist, J. M. Alatalo, M. S. Bret-Harte, M. P. Calef, T. V. Callaghan, A. B. Carroll, H. E. Epstein, I. S. Jonsdottir, J. A. Klein, B. Magnusson, U. Molau, S. F. Oberbauer, S. P. Rewa, C. H. Robinson, G. R. Shaver, K. N. Suding, C. C. Thompson, A. Tolvanen, O. Totland, P. L. Turner, C. E. Tweedie, P. J. Webber, and P. A. Wookey. 2006. Plant community responses to experimental warming across the tundra biome. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **103**:1342-1346.
- Wegener, C., and A. M. Odasz. 1997. Effects of laboratory simulated grazing on biomass of the perennial Arctic grass *Dupontia fisheri* from Svalbard: Evidence of overcompensation. *Oikos* **79**:496-502.
- Wickham, H. 2009. *ggplot2: Elegant graphics for data analysis*. Vienna, Austria, New York, New York: Springer-Verlag.
- Winther, M., J. H. Christensen, M. S. Plejdrup, E. S. Ravn, O. F. Eriksson, and H. O. Kristensen. 2014. Emission inventories for ships in the arctic based on satellite sampled AIS data. *Atmospheric Environment* **91**:1-14.
- Wolkovich, E. M., B. I. Cook, J. M. Allen, T. M. Crimmins, J. L. Betancourt, S. E. Travers, S. Pau, J. Regetz, T. J. Davies, N. J. B. Kraft, T. R. Ault, K. Bolmgren, S. J. Mazer, G. J. McCabe, B. J. McGill, C. Parmesan, N. Salamin, M. D. Schwartz, and E. E. Cleland. 2012. Warming experiments underpredict plant phenological responses to climate change. *Nature* **485**:494-497.
- Wust-Galley, C., M. Volk, and S. Bassin. 2020. Interaction of climate change and nitrogen deposition on subalpine pastures. *Journal of Vegetation Science*:12.
- Ylaine, H., S. Stark, and A. Tolvanen. 2015. Vegetation shift from deciduous to evergreen dwarf shrubs in response to selective herbivory offsets carbon losses: evidence from 19years of warming and simulated herbivory in the subarctic tundra. *Global Change Biology* **21**:3696-3711.
- Zamin, T. J., S. D. Cote, J. P. Tremblay, and P. Grogan. 2017. Experimental warming alters migratory caribou forage quality. *Ecological Applications* **27**:2061-2073.
- Zechmeister, H. G. 1995. Growth rates of five pleurocarpous moss species under various climatic conditions. *Journal of Bryology* **18**:455-468.
- Zona, D., D. A. Lipson, R. C. Zulueta, S. F. Oberbauer, and W. C. Oechel. 2011. Microtopographic controls on ecosystem functioning in the Arctic Coastal Plain. *Journal of Geophysical Research-Biogeosciences* **116**:12.

Annexe 1

Matériel supplémentaire de l'Introduction

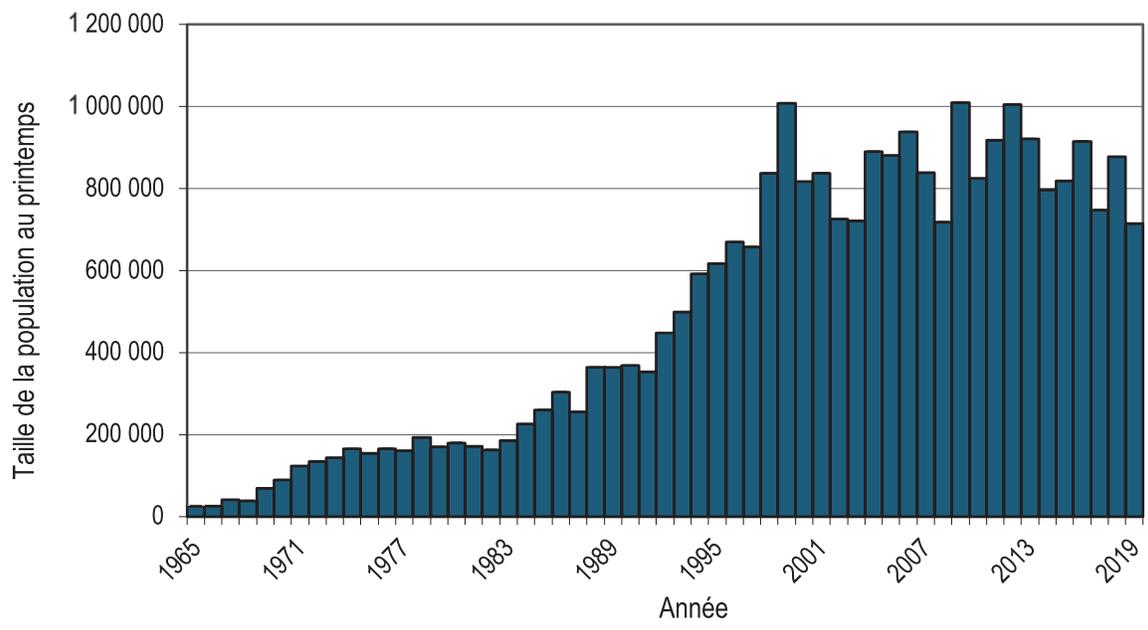


Figure 1. Estimation de la population de la Grande Oie des neiges pendant la période de halte migratoire printanière dans le sud du Québec (Adapté de (CWS 2020)).

Tableau 1. Évolution du projet avec l'ajout de l'effet du broutement et le délaissement de sept traitements de fertilisation pour la présente étude.

Expérience	Années d'expérimentation	Broutement	Nombre de traitements de fertilisation
Pouliot	2	Non	14
Marchand-Roy	5	Oui	14
Gignac	17	Oui	7

Annexe 2

Matériel supplémentaire du Chapitre 1

Table 1. List of plant species encountered in the surveyed plots of the tundra wetlands of the Qarlikturvik Glacial Valley on Bylot Island during summer 2019 (Nunavut, Canada).

Strata	Species	Authority
Vascular	<i>Salix arctica</i>	Pallas
	<i>Salix reticulata</i>	Linnaeus
	<i>Alopecurus magellanicus</i>	Lamarck
	<i>Arctagrostis latifolia</i>	(R. Brown) Grisebach
	<i>Cardamine pratensis</i>	Linnaeus
	<i>Carex aquatilis</i>	Wahlenberg
	<i>Cerastium arcticum</i>	Lange
	<i>Chrysosplenium tetrandrum</i>	Th. Fries
	<i>Draba</i> sp.	Linnaeus
	<i>Dupontia fisheri</i>	R. Brown
	<i>Eriophorum angustifolium</i>	Honckeney
	<i>Eriophorum Scheuchzerii</i>	Hoppe
	<i>Eutrema edwardsii</i>	R. Brown
	<i>Festuca brachyphylla</i>	Schultes & Schultes f
	<i>Hierochloa pauciflora</i>	R. Brown
	<i>Luzula confusa</i>	Lindeberg
	<i>Luzula nivalis</i>	(Laestadius) Sprengel
	<i>Melandrium apetalum</i>	Linnaeus
	<i>Pedicularis arctica</i>	R. Brown
	<i>Pedicularis sudetica</i>	Willdenow
	<i>Pleuropogon sabinei</i>	R. Brown
	<i>Poa arctica</i>	R. Brown
	<i>Saxifraga cernua</i>	Linnaeus
	<i>Saxifraga hirculus</i>	Linnaeus
	<i>Saxifraga oppositifolia</i>	Linnaeus
	<i>Senecio congestus</i>	(R. Brown) de Candolle
<i>Stellaria longipes</i>	Goldie	
Bryophyte	<i>Aneura pinguis</i>	(Linnaeus) Dumort
	<i>Aulacomnium acuminatum</i>	(Lindberg & Arnell) Kindberg
	<i>Aulacomnium palustre</i>	(Hedwig) Schwagrighen
	<i>Aulacomnium turgidum</i>	(Wahlenberg) Schwagrighen
	<i>Brachythecium turgidum</i>	(Hartman) Kindberg
	<i>Bryum cryophilum</i>	Mårtensson
	<i>Bryum pseudotriquetrum</i>	(Hedwig) Gaertner, Meyer & Scherbius
	<i>Calliergon giganteum</i>	(Schimper) Kindberg
	<i>Campylium stellatum</i>	(Hedwig) C. Jensen
	<i>Cinclidium arcticum</i>	(Bruch & Schimper) Schimper, Kongl
	<i>Meesia triquetra</i>	(Linnaeus ex Jolyclerc) Ångström
	<i>Oncophorus wahlenbergii</i>	Bridel
	<i>Pohlia nutans</i>	(Hedwig) Lindberg
	<i>Polytrichum commune</i>	Hedwig
	<i>Polytrichum swartzii</i>	Hartman
	<i>Scorpidium cossonii</i>	(Schimper) Hedenas
	<i>Scorpidium revolvens</i>	(Swartz) Rubers
	<i>Pseudobryum cinclidioides</i>	(Huebener) T.J. Kop.
	<i>Sphagnum</i> sp.	Linnaeus
<i>Tomenthypnum nitens</i>	(Hedwig) Loeske	
<i>Tritomaria quinquedentata</i>	(Hudson) H. Buch	

Table 2. Factor loading of each species analyzed by the PCA. Only the first four axes are shown.

Species	PC1	PC2	PC3	PC4
<i>Aulacomnium acuminatum</i>	0,5405890827	0,0936286546	0,3462194276	0,0765563144
<i>Scorpidium cossonii</i>	-0,4042223443	-0,2221750669	-0,1765373038	-0,0788386332
<i>Scorpidium revolvens</i>	-0,4171258168	-0,0064937577	0,2104042842	-0,0879025984
<i>Polytrichum swartzii</i>	0,0801671331	0,0312953625	0,3489433729	0,0014650988
<i>Meesia triquetra</i>	-0,1130207606	-0,1056727340	0,0970697161	0,0093342753
<i>Sphagnum</i> sp.	-0,0105341480	0,0509114508	-0,0214080789	-0,0687924126
<i>Aneura pinguis</i>	-0,0126918704	0,0058093962	0,0484709181	-0,0569534197
<i>Calliergon giganteum</i>	-0,1134589132	-0,0766764860	-0,0294757570	0,0745645908
<i>Tomenthypnum nitens</i>	0,0728159374	-0,1380611270	0,0579920410	-0,0422590479
<i>Campylium stellatum</i>	-0,1597287943	-0,2724879080	0,2514989370	0,0002242432
<i>Bryum pseudotriquetrum</i>	-0,2071241235	-0,1001484348	-0,0374555281	0,2445902686
<i>Cinclidium arcticum</i>	0,0307975411	-0,0949428992	-0,2752957423	0,1174632282
<i>Oncophorus wahlenbergii</i>	0,0015853670	0,0000000000	0,0000000000	0,0000000000
<i>Brachythecium turgidum</i>	0,0359278853	0,0735793693	0,0273430152	-0,1124241359
<i>Pohlia nutans</i>	0,0858865947	0,2018626693	-0,0531857113	0,0119590590
Lichen	0,1263904520	0,2397118445	0,0461466633	-0,1656566044
<i>Eriophorum scheuchzeri</i>	0,0170074167	0,3001418054	-0,5378187041	0,1580987418
<i>Carex aquatilis</i>	-0,2503604919	0,0749623904	0,3308016226	0,5006342315
<i>Dupontia fisheri</i>	-0,0713388222	0,2387504807	-0,0513571902	0,0238577935
<i>Salix arctica</i>	0,1178455809	0,1096611552	0,0174625694	-0,2371701233
<i>Pedicularis arctica</i>	-0,1072126917	0,0992713187	0,2255627516	0,0954059205
<i>Hierochloe pauciflora</i>	0,1287497131	-0,0492740806	-0,1909586201	0,5817678812
<i>Arctagrostis latifolia</i>	-0,1954618733	0,0904623644	-0,1055487385	-0,4036413814
<i>Poa arctica</i>	0,2991875921	-0,7199570155	-0,1356331695	-0,0690780359
<i>Ranunculus hyperboreus</i>	0,0293805120	0,0306434801	-0,0415450286	0,0559944111
<i>Chrysosplenium tetrandrum</i>	0,011085366	-0,0269232816	-0,0098502022	-0,01004541437

Table 3. Results of linear mixed models and *a priori* contrasts to evaluate the effect of fertilization on the decomposition rates of organic matter mosses in an experiment conducted in the tundra wetlands of Bylot Island (Nunavut, Canada). Significant *P*-values ($P < 0.05$) are indicated in bold.

	Decomposition rates		
	<i>F</i>	<i>P</i>	df
Fertilization (F)	2.54	0.02	6,161
Contrasts	<i>t</i>	<i>P</i>	df
Nitrogen linear	2.1	0.04	89
CT vs. N*	1.1	0.9	161
CT vs. NP*	2.7	0.008	161
CT vs P1	2.0	0.04	161
N vs. NP	2.2	0.03	161
P vs. NP	0.2	0.8	161

*Nitrogen-only treatments (N1, N3, and N5) are grouped under the term "N". For nitrogen and phosphorus treatments, these are grouped under the term "NP".

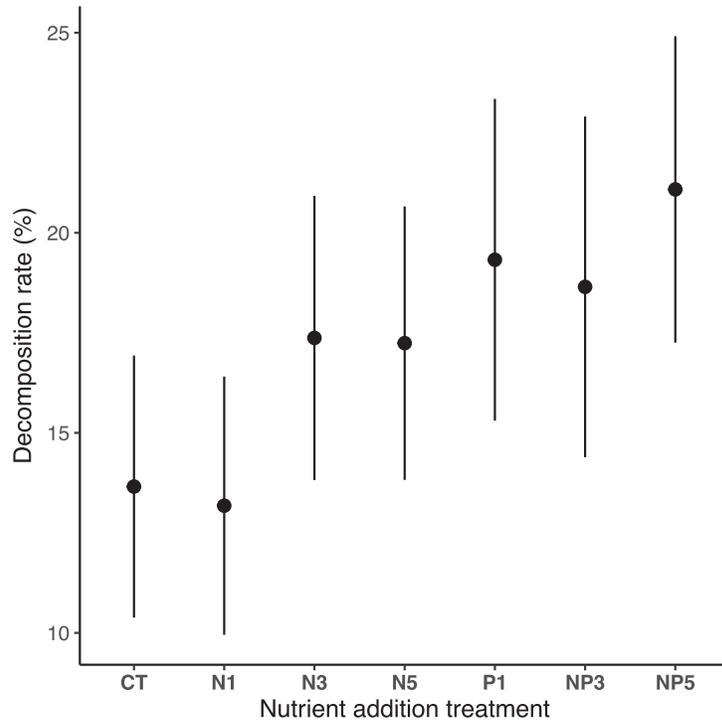


Figure 1. Decomposition rates of the organic matter according to fertilization treatments after 17 years of experimentation in the tundra wetlands at Bylot Island (Nunavut, Canada). Least-square means \pm SE are presented. See methods for definition of treatments.

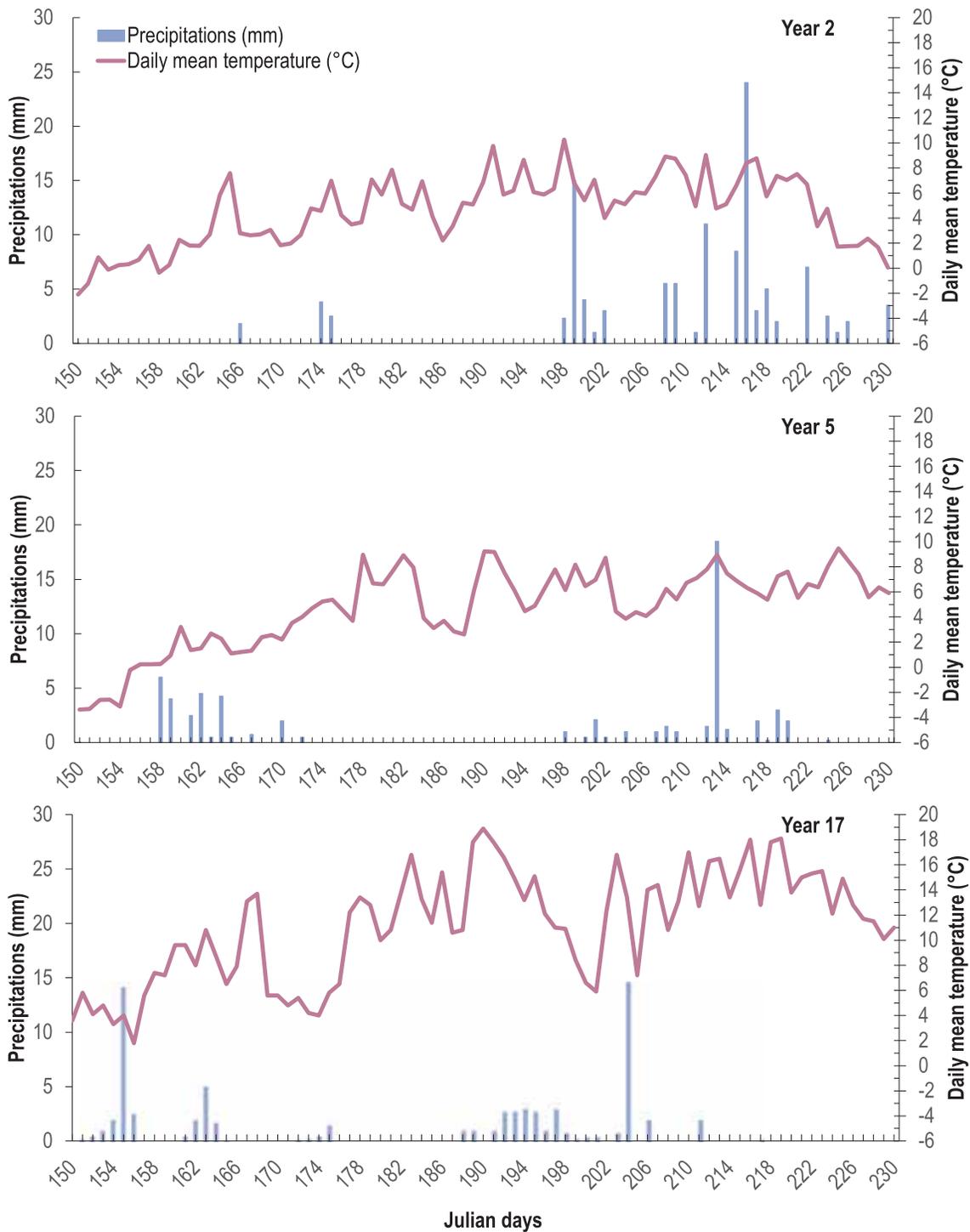


Figure 2. Precipitation (mm) and mean daily temperature (°C) for summer 2004 (Year 2), 2007 (Year 5) and 2019 (Year 16) at Bylot Island. The average daily temperature for the summer of 2004 was 3.6°C, for the summer of 2007 was 4.7°C and for the summer of 2019 was 11.1°C. Precipitation for the summer of 2004 was 141.5 mm for 30 rainy days, was 62.7 mm for 26 rainy days for the summer of 2007 and was 71.8 mm for 32 rainy days for the summer of 2019 (CEN 2020).

Annexe 3

Matériel supplémentaire du Chapitre 2

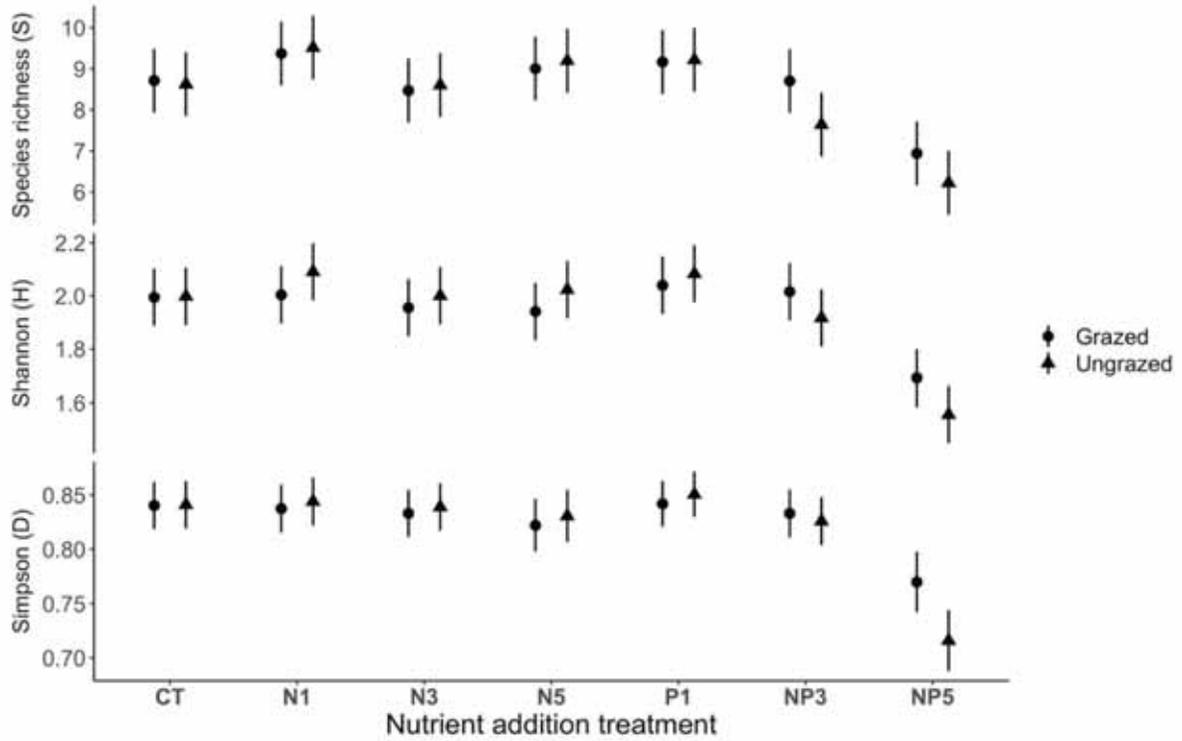


Figure 1. Species richness (S), Shannon index (H), and Simpson index (D) in according to fertilization treatments after 17 years of nutrient additions and in presence and absence of goose grazing in the tundra wetlands of Bylot Island (Nunavut, Canada). Least-square means \pm SE of grazing and fertilization in interaction are presented. See methods for definition of treatments.