

Université de Montréal

**Effet de la végétation sur la variabilité de la profondeur de dégel
à petite échelle dans un paysage de tourbières en forêt boréale
dans les Territoires du Nord-Ouest**

par Kellina Leslie Higgins

Département de géographie, Faculté des arts et des sciences

Mémoire présenté à la Faculté des arts et des sciences en vue de
l'obtention du grade de M. Sc. en géographie physique

Août 2015

© Kellina Leslie Higgins 2015

Ce mémoire intitulé :

**Effet de la végétation sur la variabilité de la profondeur de dégel
à petite échelle dans un paysage de tourbières en forêt boréale
dans les Territoires du Nord-Ouest**

présenté par Kellina Leslie Higgins

a été évalué par un jury composé des personnes suivantes :

François CAVAYAS, président-rapporteur

Oliver SONNENTAG, directeur de recherche

Esther LEVESQUE, co-directrice de recherche

Paul COMTOIS, membre du jury

© Kellina Leslie Higgins 2015

Résumé (français)

Afin de mieux comprendre les effets des changements climatiques sur le pergélisol, il s'avère essentiel d'obtenir une meilleure connaissance des facteurs physiques et biologiques l'influençant. Même si plusieurs études font référence à l'influence de la végétation sur le pergélisol à grande échelle, l'effet de la végétation sur la profondeur du front de dégel du pergélisol à l'échelle de mètres, tel qu'exploré ici, est peu connu. L'étude s'est effectuée dans une forêt boréale tourbeuse dans la zone à pergélisol discontinu au sud des Territoires du Nord-Ouest (N61°18', O121°18'). Nous avons comparé la profondeur de dégel aux mesures du couvert végétal suivantes : densité arborescente, couvert arbustif, indice de surface foliaire et présence de cryptogames (lichens et bryophytes). Nous avons trouvé qu'une plus grande densité arborescente menait à une moins grande profondeur de dégel tandis que le couvert arbustif (<50cm de hauteur) n'avait aucune influence. De plus, la profondeur de dégel dépendait de l'espèce des cryptogames et des microformes. Cette recherche quantifie l'influence de la végétation par strate sur la dégradation du pergélisol. Ultimement, les résultats pourront être pris en considération dans la mise en place des modèles, afin de valider les paramètres concernant la végétation, la dégradation du pergélisol et le flux du carbone.

Mots clés : pergélisol; transfert de chaleur; plateau tourbeux; forêt boréale; espèces; plantes; écologie végétale; microtopographie; microforme (9)

Abstract (English)

In order to better understand the impacts of climate change on permafrost degradation, it is important to understand the influence of abiotic and biotic factors on permafrost dynamics. While studies allude to the effect of broad vegetation groups on permafrost dynamics at landscape-scale, the role vegetation plays in affecting the spatial variability of active-layer development on the scale of metres, as explored here, is largely unknown. The study was carried out in a boreal forest-peatland landscape in the discontinuous permafrost zone in the southern Northwest Territories (N61°18', W121°18'). We examined the influence of the following vegetation characteristics on the spatial variability of thaw depth: tree density, shrub cover, leaf area index, and cryptogam presence (lichen and bryophyte). We found that greater tree density was associated with shallower thaw depths while shrub cover (<50cm height) had a negligible influence. Furthermore, thaw depth depended on the cryptogam species cover and microform. This research quantifies the impact of vegetation by strata on thaw depth and may ultimately serve to refine vegetation parameters in ecosystem models and land surface schemes as part of climate models.

Key words : permafrost; heat transfer; peat plateau; boreal forest; species; plants; vegetation ecology; microtopography; microform (9)

Table des matières

Résumé (français)	iii
Abstract (English).....	iv
Liste des tableaux	vii
Liste des figures	viii
Liste des sigles et des abréviations.....	x
I. Section : Introduction et méthodologie de la recherche	1
Introduction.....	3
Influence de la végétation et de la microtopographie sur le régime thermique du pergélisol : revue de littérature.....	12
Régime thermique du pergélisol : théorie.....	12
Régime thermique du pergélisol : Rôle de la végétation, de la microtopographie et du sol	16
Mécanismes régissant le régime thermique des cryptogames	21
Objectifs	30
Méthodologie	32
Région d'étude et dispositif expérimental	32
Approches analytiques.....	33
II. Section: Article	35
Rôle de l'étudiant et des co-auteurs	37
Article Abstract	38
Introduction.....	39
Materials and Methods	46
Study area and sampling design	46
Field methods.....	49
Data Analysis.....	53
Results.....	59
Vegetation description.....	59
Thaw depth and plant communities	62
Contribution of each vegetation and microtopography variable to thaw depth	63
Vascular vegetation characteristics: distance to trees, DBH, shrub cover and LAI	63
Cryptogam point-level analyses	64

Microtopography point-level analyses.....	66
Explanatory variables: soil temperature and snow depth.....	68
Discussion.....	70
Acknowledgements.....	79
References.....	80
Appendix 1	89
III. Section : Discussion et conclusions.....	91
Discussion générale.....	93
<i>Influence de la végétation vasculaire sur la profondeur de dégel en contexte</i>	93
<i>Études futures</i>	98
<i>Ouverture sur les possibilités d'application en télédétection</i>	100
Conclusions.....	103
Sources documentaires	105
Annexe 1 : Placement aléatoire des placettes de microformes	123
Annexe 2 : Raisonnement pour le partitionnement K centroïdes	124

Liste des tableaux

Table II-1	55
List of environmental, vegetation, and microtopography characteristics measured with sampling scale and associated data analysis.	
Table II-2	63
R ² partitioned by averaging over order for each variable in the relative importance metric analysis.	
Table II-3	64
Results from simple linear regression analyses on each vascular vegetation variable (distance-to-trees, diameter-at-breast-height [DBH], and shrub cover) against thaw depth for these plant communities.	
Table A-1	89
Tree variables (DBH, distance-to-trees) and average percent cover by species over 25cm x 25cm quadrats for each plant community determined by k-means partitioning of raw species cover split by functional groups. Author abbreviations of taxonomic names follow the International Plant Names Index (2012). Taxonomy follows Brouillet <i>et al.</i> (2010+), Faubert (2012, 2013, 2014), and Esslinger (2014) for vascular plants, bryophytes and lichens respectively.	

Liste des figures

Figure II-1	47
Study region (●) at 61°18'N, 121°18'W illustrated with respect to North American continent, permafrost distribution (continuous, >90%; discontinuous, 10-90%; and sporadic, <10%) and ecoregions (boreal forests/taiga and tundra). Permafrost distribution taken from Gruber <i>et al.</i> 2012 and ecoregions from Olson <i>et al.</i> 2001.	
Figure II-2	48
Location of 78 study sites (●) randomly distributed in the landscape. Land cover classification used with permission (Chasmer <i>et al.</i> 2014). Map projection NAD 1983 UTM Zone 10.	
Figure II-3	49
Field experimental design layout. A: Site layout of six plots. Four fixed plots (●) were located at the corners of a 2m x 2m central square (---). Two microform plots (●, Hm=Hummock, Hl=Hollow) were located randomly within a 3m search radius of site centre (- - -). B: Detailed layout of the six plots shown with one of four tree quadrants illustrated. At the centre of each plot (X) illustrated by the point in A, we measured thaw depth, soil temperature (T_s), relative elevation, cryptogam height, and observed dominant cryptogam species. In a 25cm x 25cm quadrat (□) around plot centre, we estimated percent cover of all species. In each quarter circle quadrant a 3m radius (---) around plot centre (NE, NW, SW, SE) delimited by dashed line (·····), we measured the distance to the nearest tree.	
Figure II-4	61
Correspondence analysis of vegetation composition using the chi-square dissimilarity measure among sites based on raw species percent cover. Shapes indicate k-means group. Labels show indicator species for each group (VaccOxy = <i>Vaccinium oxycoccos</i> , ChamCal = <i>Chamaedaphne calyculata</i> , AndrPol = <i>Andromeda polvifolia</i> , DrosRot = <i>Drosera rotundifolia</i> , EquiSyl = <i>Equisetum sylvaticum</i> , SphaFus = <i>Sphagnum fuscum</i> , HyloSpl = <i>Hylocomium splendens</i> , MyliAno = <i>Leiomylia anomala</i> , FlavNiv = <i>Flavocetraria nivalis</i> ; SphaCap = <i>Sphagnum capillifolium</i> ; CladSte = <i>Cladonia stellaris</i> ; IcmaEri = <i>Icmadophila ericetorum</i> ; PleuSch = <i>Pleurozium schreberi</i> , PeltAph = <i>Peltigera aphthosa</i>).	
Figure II-5	62
Mean thaw depth (error bars show the 95% confidence intervals of the mean) in each plant community where the groups are determined by k-means partitioning of raw species percent cover. The groups were significantly different from each other ($P \leq 0.0001$; one-way unbalanced ANOVA). Bars with different letters are significantly different ($P \leq 0.05$; pair-wise t-test with Holm's correction for multiple tests).	
Figure II-6	66
Mean thaw depth (residual plus mean by plant community) for dominant cryptogam species point cover at thaw depth sampling location. A represents <i>Sphagnum fuscum</i> and <i>Cladonia</i> communities	

(n = 347 plots) and **B** represents feathermoss communities (n = 84 plots). Error bars are 95% confidence intervals around the mean. Bars with different letters are significantly different ($P \leq 0.05$; TukeyHSD). SF=*Sphagnum fuscum*; SC=*Sphagnum capillifolium*; LI=Litter; PS=*Pleurozium schreberi*; CSe=*Cladonia stellaris*; CM=*Cladonia mitis*; CSy=*Cladonia Stygia*; PC=*Ptilidium ciliare*; HS=*Hylocomium splendens*.

Figure II-7	67
Thaw depth by microform for <i>Sphagnum</i> and <i>Cladonia</i> (the two dominant genera). Dark symbols (■, ▣) indicate the mean value for each microform type (error bars are 95% confidence interval around the mean) and pale symbols (□, □) indicate individual measurement points.	
Figure II-8	69
Relationship between thaw depth and temperature at 15cm for four cryptogam taxa (S= <i>Sphagnum</i> (n = 4); C= <i>Cladonia</i> (n = 6); PC= <i>Ptilidium ciliare</i> (n = 2); HS= <i>Hylocomium splendens</i> (n = 1)) and litter (LI, n = 1) point cover. Vertical and horizontal error bars are 95% confidence intervals around the mean for thaw depth and temperature/TDD(thaw degree days) /FDD(freezing degree days) respectively. A: Relationship between thaw depth and TDD. B: Relationship between thaw depth and FDD C: Relationship between thaw depth and average annual temperature.	
Figure II-9	74
Schematic illustrating the influence of cryptogams and microforms (hollow, flat, side hummock and hummock) on thaw depth (~50cm). Solid lines (—, —) illustrate surface while dashed lines (---, ---) illustrate frost table for <i>Cladonia</i> and <i>Sphagnum</i> respectively.	
Figure III-1	99
<i>Peltigera neopolydactyla</i> (vert) et <i>P. apthosa</i> (gris foncé) démontrant leur morphologie semblable et couleurs contrastantes.	

Liste des sigles et des abréviations

AIC = Akaike's Information Criteria (Critère d'information d'Akaike)

ANOVA = ANALYs Of VARiance (analyse de variance)

cm = centimètre

DBH = Diameter at breast height (1.3m)

DHP = Diamètre hauteur poitrine (1,3m)

GPS = Global positioning system (Système de positionnement global)

km = kilomètre

LAI = Leaf area index

ISF = Indice de surface foliaire

m = mètre

NE = Nord-est (Northeast)

NO = Nord-ouest

NW = Northwest

PVC = PolyVinylChloride (polychlorure de vinyle)

SE = Sud-est (Southeast)

SO = Sud-ouest

SW = Southwest

I. Section :
Introduction et méthodologie de la recherche

Introduction

Le paysage nordique est à la fois unique et en transformation majeure. Fortement influencé par la présence du pergélisol et des températures froides, plusieurs zones de végétations s'y côtoient qui se retrouvent seulement dans les régions froides : le subarctique caractérisé par les forêts ouvertes, la toundra d'arbustes prostrées sans arbres, et la cortège végétale associée aux polygones avec coins de glace (Dearden & Mitchell 2012). Les tourbières ont une présence particulièrement importante en régions froides, surtout dans le subarctique et dans la forêt boréal où se trouvent la plupart (75-80%) des tourbières à l'échelle mondiale (Andriessse 1988; Lappalainen 1996). Puisque les plus importantes hausses de températures avec les changements climatiques seront ressenties dans le Nord, les écosystèmes nordiques subissent les plus grands changements (IPCC 2013). Ces augmentations de températures ont des impacts majeurs déjà notés chez la faune et la flore nordique (Glig *et al.* 2012; Post *et al.* 2009) et entraînent une dégradation marquée du pergélisol (Hinzman *et al.* 2005; Camill 2005). Étant donné ces caractéristiques particulières et intéressantes du Nord, il s'avère important de se pencher sur ces milieux.

Quoique le pergélisol soit une caractéristique particulière du Nord (il couvre environ $4 \cdot 10^6$ km² au Canada), il n'est pas uniforme à travers le paysage (Gruber 2012). L'étendue du pergélisol sur le territoire est soit continue, là où le pergélisol occupe plus de 90% du territoire, ou discontinue, là où le pergélisol occupe moins de 90% du territoire (van Everdingen 1998). Généralement, le pergélisol ne peut être présent que si les températures moyennes annuelles sont en dessous de 1.5°C-2°C (Smith & Riseborough 2002). Dans une

région donnée avec les mêmes conditions climatiques, la profondeur de la couche active (la partie du sol qui gèle et dégèle annuellement) varie significativement et le pergélisol ne couvre qu'une portion du paysage (Woo 2012). Cette variabilité est liée à plusieurs facteurs : le niveau de la nappe phréatique, les propriétés du sol, l'humidité du sol, le couvert nival, la microtopographie et la radiation au sol (Shur & Jorgenson 2007). Ces facteurs sont tous influencés d'une façon ou d'une autre par la végétation. Par exemple, un couvert végétal important limite la radiation qui atteint le sol, ce qui diminue le transfert de chaleur au niveau du sol (Woo 2012). Aussi, le couvert végétal influence les propriétés du sol tel que sa capacité à retenir l'eau et, par ricochet, l'humidité du sol. Malgré son importance, l'influence de la végétation sur la profondeur de la couche active est peu étudiée (Jorgenson *et al.* 2010).

Avec le réchauffement climatique dans le Nord (IPCC 2013), le pergélisol subit une dégradation marquée, à la fois en étendue dans les régions de pergélisol discontinu (Hinzman *et al.* 2005; Camill 2005; Baltzer *et al.* 2014) et en épaisseur partout là où il est présent (Smith *et al.* 2010). Cette dégradation entraîne des boucles de rétroaction positives et négatives complexes avec le climat (Grosse *et al.* 2011) et le paysage (Vitt *et al.* 2000; Rowland *et al.* 2010). Une boucle de rétroaction positive est un phénomène où les processus tendent à amplifier les perturbations, par exemple, dans le contexte des systèmes climatiques, une hausse de température mène à une libération de carbone qui augmente les températures à leur tour. À l'opposé, lors d'une boucle de rétroaction négative, les processus tendent à diminuer les perturbations pour revenir à un équilibre stable, par exemple, une hausse de température augmente la capacité du système à stocker du carbone qui tend à diminuer les

températures. D'un côté, cette dégradation du pergélisol libère du carbone stocké dans le sol car ce carbone qui était gelé dans le sol peut être maintenant décomposé (Schuur *et al.* 2008). D'autre part, une hausse des températures pourrait augmenter le carbone stocké dans la végétation vivante en lien avec une plus grande productivité annuelle des plantes (Verheijen *et al.* 2015; Myneni *et al.* 1997). Cependant, cette augmentation de la productivité au cours du printemps pourrait être dépassée par des pertes accrues de carbone par la respiration à l'automne (Piao *et al.* 2008). En plus de la concentration de carbone dans l'atmosphère qui influence les températures globales via l'effet de serre, les changements dans le paysage qui influencent les propriétés biophysiques de la surface de la Terre peuvent avoir un effet direct sur le climat. Par exemple, dans une région de tourbières présentant des plateaux tourbeux forestiers reposant sur le pergélisol et des tourbières humides sans pergélisol, le pergélisol sous les plateaux se dégrade et le paysage se transforme en tourbières ombrotrophes humides sans arbres. Cette boucle de rétroaction biophysique régionale augmente l'albédo du paysage sans les arbres foncés et constitue une rétroaction négative à l'échelle régionale. De plus, la dégradation du pergélisol a des impacts majeurs sur le paysage tels les glissements rétro-régressifs dus au dégel observés dans les régions côtières (Lantz & Kokelj 2008; Lantuit & Pollard 2008) et l'endommagement des infrastructures anthropiques (Allard & Lemay 2012). Puisque la composition de la végétation joue un rôle important dans le régime thermique du sol et ainsi sur le pergélisol en dégradation, il s'avère important de bien comprendre comment elle l'influence surtout dans le contexte actuel où sa composition elle-même change, tel que décrit par la suite.

En plus des impacts sur le pergélisol, la végétation arctique change avec le réchauffement climatique (Swann *et al.* 2010). Cette réponse au réchauffement diffère par groupe fonctionnel (Elmendorf *et al.* 2012a). Les arbres colonisent au Nord de leur limite historique avec des températures plus douces dans la moitié des cas étudiés (Harsch *et al.* 2009). Toutefois, cette expansion est décalée par rapport au réchauffement climatique dû au fait que les arbres se dispersent lentement (Harsch *et al.* 2009). Les changements particuliers observés au cours des dernières décennies sont l'établissement de semis au-delà de leur limite historique et une augmentation de la densité des semis près de la limite des arbres et non la présence d'arbres matures puisqu'ils prennent des décennies à pousser (e.g. Dufour-Tremblay *et al.* 2012). À la limite historique des arbres, une croissance en hauteur et en diamètre est aussi observée (Gamache & Payette 2004; Johnstone *et al.* 2010; Dufour-Tremblay *et al.* 2012). Par contre, cette réponse varie selon les espèces comme au Nunavik où une augmentation de la croissance du mélèze laricin (*Larix laricina*) a été observée tandis qu'aucun changement n'a été observé pour l'épinette noire (*Picea mariana*) (Dufour-Tremblay *et al.* 2012).

La densification et l'augmentation du couvert arbustif sont encore plus marquées (Myers-Smith *et al.* 2011; Forbes *et al.* 2010; Fraser *et al.* 2014). Cette augmentation est dominée par les arbustes feuillus, surtout des genres *Betula*, *Salix* et *Alnus* (Myers-Smith *et al.* 2011). Selon des études expérimentales et des observations, les plantes herbacées, quant à elles, deviennent de plus en plus abondantes (Elmendorf *et al.* 2012a; Elmendorf *et al.* 2012b). Dans l'Arctique, les plantes qui diminuent en abondance et en diversité sont les cryptogames, le groupe de plantes qui inclue les lichens et les bryophytes (Elmendorf *et al.*

2012a). Selon certaines études l'abondance des lichens, à l'exception des espèces crustacées, devrait diminuer significativement avec un réchauffement climatique (Cornelissen *et al.* 2001; Lang *et al.* 2011). La même tendance est anticipée pour les bryophytes sauf pour le genre *Sphagnum* qui est plus résistant aux changements (Cornelissen *et al.* 2001; Lang *et al.* 2011). Il est clair par ces études qu'une tendance se dessine quant aux changements du couvert végétal avec les hausses de température et que ces changements iraient en s'accéléralant dans les années qui viennent.

Parmi les milieux communs dans le Nord, les tourbières possèdent des caractéristiques remarquables dans leur formation et leur fonctionnement. Une tourbière est définie comme : « un habitat dont le développement est influencé par un substrat généralement mal drainé, où la tourbe s'accumule plus qu'elle ne décompose » (Payette 2001a) avec une couche minimale de 30 à 40cm de tourbe (Kivinen & Pakarinen 1981; Wells & Zoltai 1985; Pararinen 1995). L'entourbement d'un site est une réponse de la végétation à un stimulus externe des conditions hydrauliques qui contrôlent aussi l'apport en nutriments (Payette 2001a). À son tour, la végétation qui s'installe influence les conditions tel le processus de l'acidification par les sphaignes (Gagnon & Glime 1992; Kooijman & Bakker 1994). Les tourbières abritent une flore particulière qui peut faire face aux conditions extrêmes en eau et/ou nutriments telles les plantes carnivores comme *Drosera rotundifolia* qui tirent 20 à 60% de son apport en N des insectes (Millett *et al.* 2015). La végétation typique des tourbières minérotrophes est généralement dominée par les mousses brunes, les Cyperacées, les arbustes décidus et les mélèzes tandis que celle des tourbières ombrotrophes est composée de sphaignes, de linaigrettes, d'arbustes éricacées sempervirentes et

d'épinettes noires (Rocheffort *et al.* 2012). Parmi les multiples types de tourbières présents mondialement, celui des plateaux tourbeux reposant sur pergélisol entourés de tourbières humides ombrotrophes et minérotrophes se retrouvent uniquement dans le Nord (Payette 2001b). Ceux-ci se retrouvent dans les zones de pergélisol sporadique et discontinu (Allard & Séguin 1987). Il est à noter que les plateaux tourbeux subissent une dégradation particulièrement marquée là où les bords sont « mangés » par les tourbières humides (sans pergélisol) avoisinantes (Baltzer *et al.* 2014). D'ailleurs, les tourbières jouent un rôle important dans le cycle de carbone (C) mondial (Gorham 1991). Le stock de carbone (C) dans les tourbières nordiques est énorme. En effet, selon une étude récente ce stock est évalué à 500 ± 100 gigatonnes de C (Yu 2012). La séquestration annuelle de carbone par les tourbières non-perturbées en région non-tropicale est estimée à $\sim 0,1$ Pg (pétagrammes) CO_2C et l'émanation annuelle de méthane (CH_4) est $\sim 0,03$ Pg CH_4 et celle du protoxyde d'azote (N_2O) est $\sim 0,00002$ Pg $\text{N}_2\text{O-N}$ (Frolking *et al.* 2011). En somme, les tourbières sont des systèmes qui méritent une attention toute particulière dans le contexte des changements climatiques.

Les cryptogames, présents dans les tourbières en tapis recouvrant la majorité du sol, jouent un rôle important dans les écosystèmes nordiques : ils contribuent aux cycles du carbone (C) et de l'azote (N), ils influencent l'hydrologie et ils servent de nourriture et d'habitat pour les mammifères et les arthropodes (Cornelissen *et al.* 2007; Lindo & Gonzalez 2010). Premièrement, les bryophytes absorbent une quantité importante de carbone dans les écosystèmes nordiques (Turetsky 2003; Lindo *et al.* 2013). À titre d'exemples, Douma *et al.* (2007) ont évalué la contribution de bryophytes à 14-96% du C du système selon le couvert vasculaire en Suède et à Svalbard, et Wardle *et al.* (2012) ont attribué 30% de la

production primaire net aux mousses pleurocarpes dans la forêt boréale. Du côté de l'azote (N), les bryophytes en association avec les cyanobactéries fixent une proportion importante de le N dans les écosystèmes nordiques (Zielke *et al.* 2002). Par exemple, dans la forêt boréale, une seule espèce de mousse a été estimée à contribuer à la moitié de la fixation de N dans l'écosystème avec un taux de $1,6 \text{ kg N ha}^{-1}\text{an}^{-1}$ (DeLuca *et al.* 2002). La fixation a été observée chez plusieurs espèces de bryophytes avec des taux différents (Egorov 2007; Line 1992; Smith & Russell 1982; Solheim *et al.* 1996). Deuxièmement, le couvert de lichens et de bryophytes intercepte l'eau des pluies, surtout lors des fines précipitations, et garde le sol humide (Woo 2012). Bello & Arama (1989) rapportent que dans le cas des lichens, seulement 39% du volume des précipitations s'écoule vers le sol et cela baisse à 0% lors des fines pluies. Santeford (1979) pour sa part rapporte que chez les bryophytes, les 30 premiers millimètres de pluie ont été absorbés par la couverture de mousse. À l'inverse, une couverture de cryptogames peut aussi garder le sol jusqu'à 40% plus humide (Rouse & Kershaw 1971). En plus de contribuer aux cycles biogéochimiques et hydrologiques, les cryptogames fournissent de la nourriture et de l'habitat dans la chaîne alimentaire (Lindo & Gonzalez 2010). Par exemple, les lichens sont mangés en quantité importante par les caribous (Dannell *et al.* 2006; Hell & Aspi 1983) et les bryophytes sont une source de nourriture pour des arthropodes (Lindo & Gonzalez 2010), des organismes unicellulaires (Hodkinson 1996; Anderson 2006) et des champignons (Kausrud 2008). De plus, les bryophytes créent des habitats très riches, même dans le haut des arbres (Lindo & Winchester 2007; Jönsson 2003).

Les tourbières sont non seulement caractérisées par une couverture extensive en cryptogames sur le sol organique, mais aussi par une microtopographie de buttes et de dépressions (Rydin *et al.* 2006). Celles-là sont le résultat d'une interaction complexe entre l'hydrologie, la production de biomasse et le taux de décomposition (Morris *et al.* 2013) et exercent une influence sur l'eau (e.g. Belyea & Clymo 2001) et sur le bilan de carbone des milieux tourbeux (e.g. Sullivan *et al.* 2008). Généralement, les buttes sont définies comme des structures élevées de plus de 20cm par rapport au voisinage (e.g. Pouliot *et al.* 2011). Morris *et al.* (2013) soulignent l'importance de l'interaction entre la décomposition de la tourbe et de la conductivité hydraulique où la végétation est une réflexion de l'état hydraulique antérieur du milieu. Sur le plan de l'eau, les buttes (élevée par rapport à la nappe phréatique) ont une faible conductivité hydraulique et agissent un peu comme des éponges tandis que les dépressions ont une forte conductivité hydraulique (Belyea & Clymo 2001). Sur plan du carbone (C), une plus grande densité de racines est observée dans les buttes que les dans les dépressions (Rydin 1995; Luken 1996; Sullivan *et al.* 2008). Généralement les buttes sont un puits de carbone (surtout CO₂-C) tandis que les dépressions mouillées sont une source de carbone (surtout CH₄-C) (e.g. Sullivan *et al.* 2008; Johansson *et al.* 2006). D'ailleurs, ces microformes ne sont pas des structures statiques du paysage : les buttes rétrécissent et les dépressions prennent de l'expansion lorsque le niveau de la nappe phréatique monte avec une augmentation des précipitations et/ou avec moins de drainage et, à l'inverse, les dépressions rétrécissent si la nappe phréatique descend (Belyea & Clymo 2001). Des changements dans le paysage ont été documentés au cours des dernières décennies : les buttes qui cèdent la place aux dépressions (Johansson *et al.* 2006) mais aussi, à l'inverse, une augmentation de la superficie des buttes (Pedrotti *et al.* 2014).

Ce mémoire poursuit une question de recherche qui relie tous ces éléments dont il a été question précédemment : le Nord, le pergélisol, la végétation en transition, les milieux tourbeux, le rôle des cryptogames et de la microtopographie. L'accent est mis sur l'influence de la végétation et de la microtopographie sur le régime thermique du pergélisol.

Structure du mémoire

Le mémoire est subdivisé en trois parties. La première partie comprend une revue de littérature sur l'état des connaissances concernant l'influence de la végétation et de la microtopographie sur les caractéristiques du pergélisol sous-jacent, l'énoncée des objectifs spécifiques et les hypothèses de notre recherche ainsi qu'une courte description de la méthodologie et des outils analytiques utilisés. La deuxième partie présente, sous la forme d'un article scientifique, la zone à l'étude, notre approche méthodologique, et les principaux résultats de notre recherche. Cet article sera soumis à la revue *Permafrost and Periglacial Processus*. Finalement, la troisième partie reprend d'une façon plus détaillée la discussion générale des résultats et les conclusions présentées dans l'article ainsi que les perspectives de recherche.

Influence de la végétation et de la microtopographie sur le régime thermique du pergélisol : revue de littérature

Régime thermique du pergélisol : théorie

Au cours du cycle annuel de gel-dégel, le dégel estival du sol en régions de pergélisol s'effectue de la surface au front de dégel et le gel hivernal de la couche active s'effectue des deux côtés : de la surface vers le bas et aussi du front de gel vers le haut (Carey & Woo 2005). Lors du dégel estival, l'eau coule vers le front de dégel créant une zone riche en glace à la base de la couche active au fil du temps, appelée *zone de transition* (Shur *et al.* 2005). Lors du gel hivernal, l'eau en forme liquide migre vers les deux fronts de gel (haut et bas) laissant la partie centrale sèche (Woo 1986). Au début de chaque saison et au front de dégel/gel au cours de l'année, la température du sol demeure à 0°C pendant plusieurs jours sous l'effet du « rideau zéro » (Outcalt *et al.* 1990). Lors de cette période et à la base de la couche active, au lieu de traduire l'échange de chaleur entre le sol et l'air en un changement de température (chaleur sensible), l'échange de chaleur sert à un changement de phase (chaleur latente) (Outcalt *et al.* 1990). Par exemple, en été le gain de chaleur dans le sol est d'abord utilisé pour dégeler la glace dans le sol avant que la température puisse augmenter au-dessus de 0°C (Outcalt *et al.* 1990). Ainsi, les processus de gel et de dégel déclenchent le mouvement de l'eau dans le sol et la proportion de chaleur correspondant à la chaleur sensible et à la chaleur latente n'est pas stable au cours de l'année. Ce cycle annuel de gel-dégel est contrôlé par le transfert de chaleur de l'air au sol et en profondeur via les trois modes de transfert de chaleur : radiation, convection et conduction.

Le régime thermique du pergélisol dépend d'abord des températures de l'air et de la surface. Celles-ci sont contrôlées par le transfert de chaleur par radiation où la chaleur est transmise via des ondes électromagnétiques qui ne nécessitent pas de médium physique ainsi que le transfert de chaleur par convection où la chaleur est transmise via le mécanisme du mouvement des molécules (ici l'air) qui s'échangent la chaleur directement par leurs surfaces (Modest 2013). Premièrement, l'énergie livrée par le soleil constitue l'apport dominant en chaleur radiative sur terre (Thomas & Stamnes 2002). Le bilan de radiation (Q^*) reçue à la surface dépend de l'énergie solaire absorbée (\downarrow) et de celle réfléchie (\uparrow) (Howell *et al.* 2011) :

$$Q^* = K^* + L^* \quad (\text{Eq. 1})$$

La proportion de la radiation solaire de courtes longueurs d'ondes absorbée par une surface dépend de son albédo (α), c'est-à-dire la proportion du spectre lumineux qui est réfléchie (Modest 2013). Ainsi, la radiation nette de courtes longueurs d'ondes (K^*) est décrite par l'équation suivante :

$$K^* = \downarrow K - \uparrow K = (1 - \alpha) \downarrow K \quad (\text{Eq. 2})$$

La radiation de grandes longueurs d'ondes qui entre dans l'atmosphère ($\downarrow L$) provient de la radiation solaire et la radiation de grandes longueurs d'ondes qui quittent ($\uparrow L$) est la radiation émise par les corps terrestres tel que décrit par l'équation de Stefan-Boltzmann (Baldocchi 2012) :

$$\uparrow L = \varepsilon \sigma T^4 \quad (\text{Eq. 3})$$

L'émissivité (ε) est la fraction du rayonnement émis par un corps qui lui est caractéristique, σ est la constante Stefan-Boltzmann, et T est la température en Kelvin. Ainsi, le bilan de la

radiation dépend non seulement de la radiation solaire, mais aussi des propriétés de surface et des objets qui reçoivent le rayonnement.

Au bilan de radiation, il faut ajouter le transfert de chaleur par convection qui est un échange directe de chaleur par contact. Les masses d'air se mélangent où l'air chaud partage sa chaleur avec l'air froid. Finalement, l'énergie radiative de l'air et à la surface est partitionnée en chaleur sensible (Q_H) qui réchauffe l'air et la surface, en chaleur latente (Q_E) qui est responsable des changements de phase, surtout l'évaporation de l'eau, et en énergie qui est transférée au sol (Q_G) (Woo 2012).

$$Q^* = Q_H + Q_E + Q_G \quad (\text{Eq. 4})$$

Cette énergie transférée au sol est propagée en profondeur, et ainsi au front de gel/dégel du pergélisol, via le transfert de chaleur par conduction et par convection.

Rendue au sol, la chaleur se propage à travers la colonne de sol via les deux autres modes de transfert de chaleur . La conduction s'effectue par contact direct sans déplacement de molécules. Le taux de transfert dépend des propriétés des matériaux et de leur teneur en eau. La convection s'effectue par l'eau qui se déplace dans le sol (Morris 2013). Les changements de température et/ou de phase dans le sol par conduction dépendent de la conductivité thermique (κ) et de la capacité calorifique (C) des matériaux. Ceci est décrit par l'équation de Fourier où T est la température, t est le temps et z est la profondeur (Arya 2001) :

$$\frac{\partial T}{\partial t} = \frac{\kappa}{C} \frac{\partial^2 T}{\partial z^2} \quad (\text{Eq. 5})$$

Plus précisément, la conductivité thermique (κ) est la quantité de chaleur qui passe à travers une surface de sol par unité de temps et tend à augmenter avec la teneur en eau du sol. La capacité calorifique (C) est la quantité de chaleur nécessaire pour augmenter de 1 degré la température d'un volume ou d'une masse précis de matériel et tend à augmenter avec la teneur en eau jusqu'à un certain seuil. La vitesse de propagation des changements de température est l'effet cumulatif de ces deux propriétés du sol, connu comme la diffusion thermique (v) où $v=\kappa/C$ (Hillel 1982). Dans les sols, la conductivité thermique et la capacité thermique du sol peuvent être estimés à partir des fractions de sol minéral et de sol organique ainsi que la teneur en eau, glace et air (Farouki 1981). De plus, il ne faut pas négliger l'importance du transfert de chaleur par convection dans les sols en région de pergélisol où l'eau qui pénètre verticalement et latéralement contribue à changer la température du sol (Kane *et al.* 2001). L'infiltration de l'eau dans le sol est particulièrement importante lors de la fonte des neiges (Kane *et al.* 2001). Aussi, l'écoulement latéral de l'eau souterraine peut prendre de l'importance selon la topographie (Deming *et al.* 1992). Selon certains auteurs, le transfert de chaleur par convection peut contribuer 50% de l'apport en chaleur (e.g. Cahill & Parlange 1998). Il faut aussi noter que la chaleur contribue non seulement aux changements de températures, mais aussi aux changements de phase (glace à eau liquide et l'inverse) ce qui peut consommer 15% de la chaleur selon Rouse (1984). En somme, ces processus de transfert de chaleur par conduction et convection se résument

bien par l'équation utilisée par Fan *et al.* (2011) dans leur modélisation du régime du pergélisol:

$$C_p \frac{\partial T}{\partial t} + L_o \frac{\partial \theta_v}{\partial t} - L_f \rho_i \frac{\partial \theta_i}{\partial t} = \kappa_t \frac{\partial^2 T}{\partial z^2} - C_w \frac{\partial q_L T}{\partial z} - L_o \frac{\partial q_v}{\partial z} - C_v \frac{\partial q_v T}{\partial z} \quad (\text{Eq. 6})$$

Où T est la température du sol (K); t est le temps (jour); C_p , C_w , C_v sont la capacité calorifique volumétrique ($\text{J cm}^{-3} \text{K}^{-1}$) respectivement du sol, de l'eau et la vapeur d'eau; L_o et L_f sont la chaleur latente de la vaporisation de l'eau liquide et du gel de l'eau (J cm^{-3}); θ_v et θ_i sont la fraction volumétrique de la vapeur d'eau et de la glace; ρ_i est la densité de la glace; κ_t est la conductivité thermique du sol ($\text{J cm}^{-1} \text{jour}^{-1} \text{K}^{-1}$); z est la profondeur (m); et q_v et q_L sont la vitesse de l'eau liquide et de la vapeur (cm jour^{-1}).

Cela est un survol des principaux mécanismes par lesquels la chaleur est transférée dans la colonne de sol. Il est évident que plusieurs facteurs abiotiques et biotiques interviennent pour changer les paramètres des équations (κ , α , θ , ...) et ainsi la chaleur propagée dans le sol.

Régime thermique du pergélisol : Rôle de la végétation, de la microtopographie et du sol

Différentes communautés végétales (assemblage d'espèces ligneuses, herbacées et cryptogames) sont associées à différentes profondeurs de dégel (Gugliemi *et al.* 2008; Cannone & Gugliemi 2009; Minke *et al.* 2009; Gugliemi *et al.* 2012). De plus, dans un paysage de polygones, les mesures de profondeur de dégel sont plus variables dans les assemblages d'espèces avec le plus de différences entre placettes à l'échelle de mètres (Minke *et al.* 2009). Par exemple, la communauté *Tomentypnum nitens-Aulacomium turgidum* avait la plus petite (9cm) et aussi la plus grande (63cm) profondeur de dégel (Minke *et al.* 2009). Dans cette communauté, il y avait aussi beaucoup de variabilité spatiale en ce qui concerne les espèces présentes (Minke *et al.* 2009). Cela suggère que les espèces elles-mêmes à l'intérieur de la

communauté peuvent être importantes, non seulement les assemblages d'espèces. Des études menées en Antarctique maritime et continental ont aussi trouvé des différences de profondeur de dégel de 5-15cm à l'échelle de 10-100m selon les communautés végétales, qui sont marquées surtout par l'espèce de cryptogame couvrant le sol (Gugliemi *et al.* 2008; Cannone & Gugliemi 2009; Gugliemi *et al.* 2012). Par exemple, la profondeur de la couche active des sites à *Sanionia uncinata* (mouillé et épais) était moins profonde que les sites à *Andreaea* sp (sec et mince) (Gugliemi *et al.* 2012). Une étude récente dans le subarctique du Québec a également trouvé des différences entre les sites selon la végétation dominante à l'échelle de 10m (Jean & Payette 2014).

La présence de couvert arborescent dans une même région climatique avec les conditions hydrologiques semblables paraît être reliée à la présence du pergélisol. Dans la zone discontinue du pergélisol au nord du Manitoba, la formation du pergélisol a été observée surtout près (à l'échelle de 1-2m) des grands *Picea mariana* arborescents (Camill 2000). De plus, la dégradation du pergélisol a été observée lors de l'enlèvement anthropique des arbres sur les lignes sismiques (Williams *et al.* 2013). D'ailleurs, une plus mince couche active a été observée sous le couvert forestier dans le subarctique comparée aux zones arbustives et/ou ouvertes (Jean & Payette 2014). D'autre part, la profondeur de dégel est plus mince dans la toundra comparée à la forêt à proximité de la limite des arbres (Palmer *et al.* 2012). La présence des arbres peut avoir deux effets sur le régime thermique : un effet estival d'ombrage du sol et un effet hivernal sur le régime de neige. Le couvert arborescent réduit la radiation solaire au niveau du sol dû au feuillage qui absorbe ou réfléchit la radiation avant qu'elle ne se rende au sol (Baldocchi 2012). Ainsi, le couvert forestier peut réduire les

températures estivales du sol (Jean & Payette 2014). L'hiver, la neige est interceptée par les branches d'arbres où elle s'évapore au lieu de s'accumuler au sol (Lundberg & Halldin 2001). La densité moyenne des cimes et la flexibilité des branches influencent la quantité de neige qui est interceptée (McNay *et al.* 1988). Par exemple, 20% à 50% de la neige peut être interceptée par les branches (Lundberg & Halldin 2001). Cependant, les arbres peuvent aussi protéger la neige du vent (Palmer *et al.* 2012) et retarder le dégel printanier lors de la fonte des neiges (Jean & Payette 2014). Le couvert nival est important car la neige a une très faible conductivité thermique liée à sa haute proportion d'air et agit comme isolant entre l'air et le sol (Goodrich *et al.* 1982). Ainsi, le couvert arborescent semble généralement protéger le pergélisol et réduire la profondeur de dégel mais l'effet dépend aussi des conditions nivales particulières.

L'impact des arbustes sur la profondeur de dégel n'est pas encore bien connu (Myers-Smith *et al.* 2011; Epstein *et al.* 2013). Blok et collaborateurs (2010) ont observé une profondeur de dégel qui diminuait avec une augmentation du couvert de l'arbuste décidue *Betula nana* de 20cm d'hauteur (Blok *et al.* 2010). Suite à l'enlèvement expérimental d'arbustes dans un diamètre de 10m, la profondeur de dégel augmente (Blok *et al.* 2010; Nauta *et al.* 2015). De plus, l'écart de la profondeur de dégel entre les sites avec arbustes et les sites sans arbustes avait augmenté de 5cm à 15cm au cours de cinq ans avec le dégel progressif du pergélisol et la fonte de la zone riche en glace à la base de la couche active (« zone de transition ») (Nauta *et al.* 2015). Dans ce cas, l'enlèvement des arbustes a déclenché un effondrement des secteurs antérieurement surélevés pour créer des dépressions mouillées qui accumulent la neige (Nauta *et al.* 2015). D'autre part, ce même

couvert végétal peut retenir la neige, ce qui augmente le couvert nival et isole le sol du froid durant l'hiver (Sturm & Douglas 2005; Sturm *et al.* 2005). Pelletier *et al.* (en prep) démontrent que cet effet isolant de la neige accumulée autour des arbustes augmente la profondeur de la couche active. Des résultats de modélisation suggèrent aussi que le couvert d'arbustes entraîne une augmentation de la profondeur de dégel due à la capacité de retenir la neige l'hiver (Bonfils *et al.* 2012) et à l'augmentation de l'albédo printanier avec les tiges qui dépassent la neige (Lawrence & Swenson 2011). En somme, l'influence du couvert arbustif (soit augmenter ou diminuer la profondeur de dégel) dépend de plusieurs facteurs climatiques y compris l'efficacité des arbustes à ombrager le sol et la neige.

Certaines études ont démontré l'effet des bryophytes et des lichens au niveau des groupes taxonomiques sur la profondeur de dégel (Gornall *et al.* 2007; Wright *et al.* 2009, Blok *et al.* 2011), mais, à ma connaissance, aucune étude empirique n'a examiné l'effet des différentes espèces de cryptogames sur la profondeur de dégel. Une plus grande épaisseur de bryophytes par-dessus le sol minéral (manipulée expérimentalement entre 3cm et 12cm d'épaisseur) diminue la température du sol l'été à 2cm sous le sol minéral, ainsi que la profondeur de dégel en début de saison à Svalbard, Norvège (Gornall *et al.* 2007). Dans cette étude, l'espèce principale est la mousse pleurocarpe *Tomentypnum nitens* et il n'y a pas de distinction entre les effets de différentes espèces de bryophytes ni de comparaison avec les lichens. De plus, la présence de bryophytes sur le sol a maintenu une température du sol plus basse comparée à des endroits où les bryophytes ont été enlevées expérimentalement où la température du sol était mesurée à 2,5cm sous le niveau initial du sol ou 8cm en dessus de la surface de la mousse (Blok *et al.* 2011). La couche de bryophytes semble diminuer la

température du sol puisque celle-ci agit comme barrière physique qui empêche le transfert de chaleur par convection de l'air au sol et comme isolant puisque la conductivité thermique (surtout lorsque sec) est relativement faible. Les lichens semblent créer une barrière d'isolation encore plus efficace. En comparant les lichens aux bryophytes dans une région avec de la tourbe profonde, Wright *et al.* (2009) ont trouvé que les mousses (principalement *Sphagnum* spp) étaient associées à des profondeurs de dégel plus grandes que les lichens (principalement *Cladonia* spp) de 10cm (soit 20% de différence). Cet écart est attribué aux différences de conductivité thermique et d'albédo entre les types de cryptogames (Wright *et al.* 2009).

En général, le niveau du front de dégel suit la surface du sol, mais cela n'est pas réparti de façon uniforme et la microtopographie a une influence sur la profondeur de dégel (Wright *et al.* 2009; Minke *et al.* 2009). Dans un paysage de polygones avec le pergélisol continu, Minke *et al.* (2009) ont trouvé une profondeur de dégel plus grande sous les crêtes que dans les zones humides plus basses. La position du front de dégel était fortement reliée avec la surface du sol. En comparant des buttes de 10-30cm de haut et 30-50cm de largeur, deux études ont trouvé que la température tend à être plus élevée dans les buttes comparées aux dépressions (pergélisol continu : Biasi *et al.* 2005; pergélisol discontinu : Sullivan *et al.* 2008). Par contre, dans un paysage de tourbières, Wright *et al.* (2009) ont trouvé une profondeur de dégel extrêmement profonde (20cm et 40cm de plus que buttes avoisinantes) dans deux dépressions particulièrement bien définies que les auteurs attribuent à une accumulation accrue d'eau qui augmente le transfert de chaleur.

En dessous de la surface, la profondeur de dégel est aussi fortement influencée par les propriétés du sol en dessous des cryptogames. Chaque type de sol a sa propre conductivité thermique et capacité calorifique (Farouki 1981). En particulier, le sol organique agit comme isolant l'été surtout lorsque le sol est sec et, suite à la pluie automnale, comme conducteur l'hiver puisque la glace facilite la pénétration du froid (Woo 2012). Ceci est dû au fait que la conductivité thermique du sol dépend de l'humidité du sol tel que discuté pour les cryptogames (Farouki 1981). Le sol minéral, lui, conduit la chaleur plus efficacement l'été que le sol organique (Woo 2012). Alors, la présence d'une couche épaisse de tourbe favorise la présence du pergélisol (Shur & Jorgenson 2007). Le type de sol et l'épaisseur de la couche organique font ainsi partie des propriétés les plus importantes dans le régime thermique. Dans la région à l'étude (voir plus loin), l'épaisseur de la couche organique est plus profonde que l'épaisseur de la couche active : ainsi, la variabilité spatiale de l'épaisseur est négligeable et le sol minéral à plusieurs mètres en dessous de la couche active influencerait peu les conditions de surface.

Dans la section qui suit nous discuterons avec plus de détail le rôle des cryptogames qui comme on le verra plus loin constitue le principal type de plantes examinés dans notre recherche.

Mécanismes régissant le régime thermique des cryptogames

Plusieurs mécanismes jouent un rôle dans le régime thermique des cryptogames. Comme tout matériel physique, la conductivité thermique et la capacité calorifique dépendent de la structure spécifique de la plante et le taux de transfert de chaleur de la surface de la plante à travers la colonne de sol est influencé par ces propriétés. Sur la surface

elle-même, la quantité de chaleur absorbée du rayonnement solaire dépend en partie des propriétés spectrales de l'espèce de cryptogame. Dans ce qui suit, nous examinerons en premier lieu comment ces mécanismes varient selon l'espèce (conductivité thermique, capacité calorifique, et absorption de chaleur par rayonnement solaire) et en deuxième lieu, nous ferons un survol des études présentant des mesures de température de cryptogames en lien avec ces mécanismes.

La conductivité thermique et la capacité calorifique contribuent au transfert de chaleur à travers une colonne de sol. La présence du coussin de cryptogames vivant affecterait ainsi la profondeur de dégel en région de pergélisol. Les études des O'Donnell *et al.* (2009) et Soudzilovskaia *et al.* (2013) démontrent l'importance de l'humidité volumétrique (du coussin vivant et du sol) pour la conductivité thermique et la capacité calorifique. O'Donnell *et al.* (2009) ont étudié la conductivité thermique de la partie vivante et du sol organique en décomposition pour *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi* et *Sphagnum fuscum* à différents taux d'humidité. Soudzilovskaia *et al.* (2013) ont examiné la conductivité thermique et la capacité calorifique de la partie vivante pour 23 espèces y compris *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Ptidilium ciliare* et *Sphagnum fuscum*. Les deux études ont noté que la conductivité thermique et la capacité calorifique dépendent du contenu en eau pour toutes les espèces et pour tous les taux de décomposition du sol : la conductivité thermique augmente et la capacité calorifique diminue avec l'humidité (O'Donnell *et al.* 2009; Soudzilovskaia *et al.* 2013). Cependant, les analyses statistiques ne montrent pas des différences significatives entre les différentes espèces (O'Donnell *et al.* 2009; Soudzilovskaia *et al.* 2013). Aucune étude connue n'a été effectuée sur les lichens,

mais on peut s'attendre que les tendances soient similaires puisque ce groupe taxonomique partage plusieurs traits avec les bryophytes (e.g. manque de vascularisation, habilité d'absorber l'eau rapidement et reprendre sa forme lorsque mouillé après dessiccation). Ainsi, l'humidité volumétrique semble être la variable la plus importante qui contribue à la conductivité thermique et à la capacité calorifique chez les cryptogames.

Puisque la conductivité thermique et la capacité calorifique dépendent de l'humidité volumétrique, il est pertinent de porter attention à la capacité de rétention de l'eau des différentes espèces de cryptogames. Cette capacité diffère beaucoup entre les différentes espèces de bryophytes (Elumeeva *et al.* 2011). Notamment, *Sphagnum* démontre une plus grande capacité à retenir l'eau par rapport à d'autres bryophytes en laboratoire (Elumeeva *et al.* 2011) et sur le terrain (Skre *et al.* 1983). Aussi, les combinaisons d'espèces peuvent retenir plus d'eau que chacune des espèces individuellement qui composent ces mélanges (Michel *et al.* 2012). Une étude a aussi déterminé que la capacité de rétention de l'eau diffère entre la couche vivante de bryophytes et le sol organique en décomposition (O'Donnell *et al.* 2009). Les lichens sèchent généralement très rapidement sur le terrain : le temps à sécher est de l'ordre d'heures pour les lichens comparé à des jours ou des semaines chez les bryophytes (Bello & Arama 1989; Rouse & Kershaw 1971). Ainsi, la capacité à retenir l'eau varie entre les espèces qui, de ce fait, peuvent influencer le régime thermique puisque la conductivité thermique est fortement reliée à l'humidité du sol.

La température de la surface des cryptogames est fortement reliée à son albédo. Comme pour tout matériau exposé au rayonnement solaire, la température de sa surface dépend de sa capacité d'absorber et de réfléchir le rayonnement solaire incident. L'albédo

exprime bien cette capacité car elle nous renseigne sur la proportion du flux du rayonnement solaire (ensemble du spectre solaire) incident qui est réfléchi dans l'espace ambiant particulièrement dans les courtes longueurs d'onde où le flux du rayonnement est le plus intense (Modest 2013). Ainsi, la couleur d'un matériau est un indicateur de l'albédo de surface. Un matériau pâle possède un albédo plus grand et donc la quantité du rayonnement solaire absorbée est faible. À l'inverse, un matériau foncé a un albédo plus faible et ainsi la quantité du rayonnement solaire absorbée est plus grande. Cette relation entre albédo et températures de surface se vérifie aussi pour les cryptogames tel que suggéré dans les articles documentés ci-dessous qui ont mesuré les températures de surface de différentes espèces en lien avec leur couleur.

Selon les propriétés spectrales et la capacité de rétention de l'eau, plusieurs études ont noté des différences de température de surface entre les espèces surtout l'été (Lange 1954; Kershaw 1975; Coxson *et al.* 1983; Kershaw 1983; Gauslaa 1984; Lewis Smith 1988; Gold *et al.* 2001; Carter & Viles 2004; Stoy *et al.* 2012). Chez les espèces de morphologie semblable, les différences de température sont attribuables aux différences d'albédo, soit évalué visuellement par la couleur ou mesuré précisément. Entre des espèces de structure différente, l'humidité du sol est citée comme le facteur influençant les différences de température, surtout en ce qui a trait à l'atténuation des variations diurnes. Finalement, la différence de température entre espèces est parfois expliquée par la combinaison des deux propriétés.

Les espèces plus foncées ont une température de surface plus élevée que les espèces plus pâles de morphologie semblable (Kershaw 1975; Gauslaa 1984; Carter & Viles 2004).

Une comparaison de deux espèces de lichens foliacés (*Verrucaria baldensis* et *V. nigrescens*) qui diffèrent seulement par leur couleur a montré que la température de roche sous une espèce de couleur foncée de quelques millimètres d'épaisseur est 2°C plus chaude (en mi-journée) que sous une espèce de couleur plus pâle (Carter & Viles 2004). Les valeurs de « lightness » et de « chroma » de *V. baldensis* (qui est plus pâle visuellement) étaient plus grandes que celles de *V. nigrescens*. Chez deux lichens terricoles fruticuleux, *Alectoria ochroleurca* et *Cornicularia divergens* de couleurs contrastées, des différences de 20°C de température de surface ont été observées entre les espèces en plein soleil, soient 60°C et 40°C respectivement comparée à la température de l'air de 20°C (Gauslaa 1984). Selon les mesures spectrales, *A. ochroleurca* de couleur jaune pâle réfléchit 29% de la lumière tandis que *C. divergens* de couleur noire ne réfléchit que 9% de la lumière (Gauslaa 1984). Kershaw (1975) a aussi comparé la température de surface des lichens *A. ochroleura* (jaune pâle) avec *A. nitidula* (brun foncée) de même forme morphologique et a trouvé une différence de 2-3°C entre les espèces sous les mêmes conditions sur le terrain en été. Des écarts de températures entre espèces de lichens de différentes couleurs ont également été mesurés sur la surface d'un tronc d'arbre (Coxson *et al.* 1983 cité dans Kershaw 1983).

Également, quelques études expérimentales ont démontré l'importance de la couleur pour la température de surface (Lange 1954; Kershaw 1975). Lange (1954) (cité dans Kershaw 1983) a peinturé le lichen *Cladonia rangiformis* noir et blanc. Il a trouvé un écart de température de 9°C entre celui qui était blanc comparé à celui qui était noir. Chez le lichen *Thamnolia vermicularis*, en laboratoire, des différences de 1 à 7°C (selon la quantité d'illumination) étaient remarquées entre le lichen dans son état naturel pâle comparé à ce

lichen peinturé noir (Kershaw 1975). En conditions de terrain, la même comparaison entre l'espèce à l'état naturel et celle peinte avait démontré une différence de 2-3°C (Kershaw 1975).

Bien que la couleur de la plante joue un rôle, la morphologie de la plante et ainsi sa capacité à retenir l'eau est tout aussi, sinon plus, importante. Gold *et al.* 2001 ont investigué l'environnement thermique des surfaces avec couvert de lichens, de sol couvert de croûtes cryptogamiques, et des surfaces de sol minéral nu aux Olympic Mountains dans l'état de Washington. Les croûtes cryptogamiques sont des couvertures de matières organiques de <2cm d'épaisseur composées principalement de bryophytes, de lichens, d'algues et de cyanobactéries vivant en interactions étroites (Gold *et al.* 2001). Avec une température de l'air de 25°C en plein soleil, la température des sols couverts de lichens de 3-10cm d'épaisseur était de 30°C, la température des croûtes de lichens et de bryophytes de <2cm d'épaisseur de 35°C et la température des surfaces sans croûtes de 40°C (Gold *et al.* 2001). Ces différences de température sont attribuées en partie à la couleur de surface avec les lichens un mélange de pâles et de foncés, les croûtes foncées et le sol nu plus ou moins foncé. De plus, l'humidité de la croûte était 6 fois plus grande que celle du sol non encroûté ce qui expliquerait que malgré la couleur foncée des croûtes dominées par les bryophytes leur température était plus basse (Gold *et al.* 2001). Aussi, les écarts de l'épaisseur de la matière organique (vivante et encroûtée) jusqu'à 10cm peuvent aussi avoir joué un rôle d'isolant pour le sol. Contrairement à la comparaison entre espèces de cryptogames (Gauslaa 1984; Kershaw 1975), la différence entre les surfaces encroûtées du mélange bryophytes-lichens et celles couvertes de lichens est marquée autant la nuit que le jour (Gold *et al.* 2001). Dans un autre site d'étude dans le

haut Arctique, les différences de température entre les surfaces encroûtées et nues sont à l'inverse. Ceci est attribué par les auteurs aux grands écarts d'albédo qui ont une plus grande influence que les différences d'humidité : la température de la surface encroûtée (albédo de 11%) est plus élevée de 4°C à 5°C que les surfaces non-encroûtées (albédo de 25%) (Gold 1998). Il est aussi important de mentionner que l'étude effectuée dans le haut arctique est dans des conditions de 24h de soleil qui influencent les variations de température diurne. Ainsi, il s'avère important de déterminer l'amplitude de l'influence de l'humidité et de l'albédo selon les écarts des propriétés (e.g. faible différence d'humidité et grande différence d'albédo) pour connaître l'effet cumulatif de ces propriétés sur la température.

Reliant tous ces facteurs ensemble, une étude a trouvé des différences de température maximale et des variations diurnes qui sont attribuables à la fois à la couleur et à la capacité à retenir l'eau pour des espèces de bryophytes et de lichens : *Sphagnum fuscum*, *Cladonia rangiferina* et *Pleurozium schreberi* (Stoy *et al.* 2012). En plein soleil du midi, *Pleurozium schreberi* avait les températures les plus élevées avec 55°C, comparé à *Sphagnum fuscum* et à *Cladonia rangiferina* qui avaient des températures de 30°C. La température de surface moins élevée chez *Cladonia rangiferina* est attribuée à sa valeur d'albédo comparativement élevée (Petzold & Rencz 1975). La température de surface moins élevée chez *Sphagnum fuscum* est attribuée à son humidité. Pour renforcer l'importance de la rétention d'eau sur la température, d'autres études ont trouvé les températures les plus élevées de *Sphagnum* lorsque celui-ci est sec (Rydin 1984 cité dans Glime 2007). De plus, *Sphagnum fuscum* démontrait le moins de variations diurnes, et ceci était attribué à sa capacité à retenir l'eau (Stoy *et al.* 2012). Il y avait aussi moins de différence de température

entre les espèces à l'état mouillé après un évènement de pluie et sous un couvert nuageux (Stoy *et al.* 2012).

Les propriétés de surface et l'humidité influence la température et les patrons de variations diurnes. Plusieurs études ont démontré que la température de surface est plus grande pour un cryptogame foncé que pour un cryptogame pâle; par contre, cette différence est négligeable sous couvert nuageux (Gauslaa 1984), en absence de radiation solaire la nuit (Carter & Viles 2004) et sous faible éclairage artificiel (Kershaw 1975). De plus, des différences marquées dans l'écart de la variation diurne de température ont été notées en Antarctique entre *Schistidium antarcticum* (plus sec) et *Ceratodon purpureus* (plus humide) (Lewis Smith 1988 cité dans Glime 2007). À titre d'exemple, pour *S. antarcticum*, la température en plein été variait de -9°C à +43°C durant une seule journée tandis que la température ne variait que de 10°C pour *C. purpureus* (Lewis Smith 1988 cité dans Glime 2007). Ainsi, il semble que les différences de température de surface sont reliées à l'absorption du rayonnement incident préférentielle des surfaces foncées et que l'influence du rayonnement solaire est atténuée par l'humidité de la plante.

En résumé, les études démontrent qu'il y a beaucoup de variabilité entre les espèces de cryptogames en ce qui concerne leur régime thermique. Le transfert de chaleur en profondeur dépend surtout de la conductivité thermique qui augmente avec la teneur en eau des plantes et de la capacité calorifique qui diminue avec la teneur en eau. Cette capacité calorifique dépend de la capacité de rétention de l'eau qui varie beaucoup selon l'espèce. En surface, la température est plus élevée sur une surface foncée que sur une surface pâle qui réfléchit la radiation solaire. Malgré la variabilité entre espèces et selon les conditions

ambiantes, certaines tendances générales émergent : la température de surface peut atteindre plus de 40°C au-dessus de la température de l'air; les écarts de la température de surface montent jusqu'à 20°C selon l'albédo des espèces, mais seulement sous l'effet du rayonnement solaire; la capacité de rétention d'eau peut avoir une plus grande influence sur la température de surface; et les variations diurnes sont atténuées par la teneur en eau. Il reste à déterminer le bilan thermique de ces différentes espèces puisque la plupart des études effectuées ne sont qu'en plein été et ne couvrent pas les autres saisons de l'année. Ainsi, il semble que des différences en profondeur de dégel pourraient être présentes entre les espèces de cryptogames puisque des différences en albédo mènent à des écarts de la température de surface et des différences en termes de capacité de rétention d'eau mènent à des écarts en teneur en eau qui influencent le transfert de chaleur en profondeur. Cependant, aucun lien n'a été établi entre les différences trouvées en surface et une influence en profondeur sur le front de dégel.

Objectifs

Cette recherche a pour but principal de comprendre l'influence de la végétation et de la microtopographie sur les variations à petite échelle ($<1\text{m}^2$) de la profondeur de dégel dans un paysage de tourbière forestier boréal à pergélisol discontinu. En observant les différences à petite échelle, il est possible d'isoler chaque variable et de comprendre l'influence de chaque strate séparément. La compréhension des mécanismes à cette échelle permettrait de mieux identifier les facteurs importants menant aux différences en profondeur de dégel. Pour atteindre ce but, nous avons fixé deux objectifs: quantifier l'effet de chaque strate de végétation sur la profondeur de dégel et établir le lien entre la microtopographie et la profondeur de dégel. Plus spécifiquement les questions de recherche que nous avons posées et les réponses attendues sont les suivantes :

1. *Quelle est l'influence relative du couvert arborescent et arbustif sur la profondeur de dégel?*

Si l'on se fie aux études de Camill (2000) et de Williams *et al.* (2000), on s'attend à ce qu'un plus grand couvert forestier en hauteur et en densité mènera à de plus petites profondeurs de dégel. Camill (2000) a établi qu'en zone de pergélisol discontinu la formation du pergélisol se situe près des arbres et Williams *et al.* (2013) ont noté la disparition du pergélisol avec l'enlèvement des arbres. À l'inverse, un plus grand couvert arbustif surtout en densité entrainera plus d'accumulation de neige qui augmentera la profondeur de dégel tel qu'observé par Pelletier *et al.* (en prep).

2. *Est-ce que la profondeur de dégel varie selon l'espèce de bryophyte et de lichen?*

Tel que trouvé par Wright *et al.* (2009), la profondeur de dégel en dessous des lichens sera moindre que celle en dessous des bryophytes. Aussi, on s'attendrait à trouver des différences entre les espèces selon l'albédo et la capacité à retenir l'humidité du sol.

3. *Est-ce que les microformes et l'élévation relative ont une influence sur la profondeur de dégel?*

Tel qu'observé dans la plupart des études précédentes (Minke *et al.* 2009; Biasi *et al.* 2005; Sullivan *et al.* 2008), les buttes et des élévations relatives plus hautes seraient associées avec des profondeurs de dégel plus grandes.

Méthodologie

Région d'étude et dispositif expérimental

La région d'étude se situe au sud des Territoires du Nord-Ouest (N 61°18', O121°18') dans la portion Sud du bassin versant de Scotty Creek, dans l'écozone de la taïga des plaines en zone de pergélisol discontinu (Quinton *et al.* 2009). La région près de Fort Simpson, T.N.O. est caractérisée par un climat sec (388 mm de précipitations, 48% de neige), froid continental (température annuelle moyenne de -4.8°C) (Environnement Canada, 2014 pour 1981-2010). Le paysage est composé de plateaux tourbeux (40%), de tourbières ombrotrophes (25%), de tourbières minérotrophes (25%), et de lacs (10%) où seuls les plateaux tourbeux reposent sur du pergélisol (données de Chasmer *et al.* 2014).

L'aire d'étude s'étendait sur une région de 1,0km x 1,4km. Au total, il y avait 78 sites localisés aléatoirement sur les plateaux tourbeux. Chaque site de 6m de diamètre comprenait six points d'échantillonnage ou placettes. Quatre placettes étaient placées aux coins d'un carré intérieur principal de 2m x 2m au centre du site. Deux placettes étaient placées sur une butte et une dépression sélectionnées aléatoirement (voir en Annexe 1 pour la méthodologie complète).

Au centre de chacune des 468 placettes, nous avons mesuré la profondeur de dégel et le niveau d'eau. De plus, dans seulement quatorze placettes à différents sites (nombre plus limité dû aux contraintes budgétaires), des capteurs de température de type HOBO Pendant (Onset Computer Corp., Bourne, MA) ont été insérés dans le sol à 15cm sous la surface de la

tourbe pour mesurer la température du sol en profondeur. Nous avons aussi effectué des inventaires de neige en hiver à 15 sites.

Nous avons mesuré la distance moyenne des arbres autour de chaque placette et le diamètre à la hauteur de poitrine (DHP) de ces arbres afin d'estimer la densité (Cottam & Curtis 1956). Nous avons estimé visuellement le pourcentage de recouvrement dans un quadrat 25cm x 25cm centré sur chaque placette. Aussi, l'espèce de cryptogame dominante au centre a été notée. L'indice de surface foliaire (ISF) était mesuré optiquement avec un *LAI-2200 plant canopy analyzer* (Li-COR Biosciences, Lincoln, NE, USA).

Nous avons caractérisé la microtopographie selon le type de microforme et l'élévation relative. Chaque emplacement d'échantillonnage était décrit soit comme une dépression, un côté de butte, une butte ou une zone plane. Pour l'élévation relative, au centre de chacune des six placettes, nous avons suspendu une corde à une hauteur arbitraire entre deux tiges de métal (mise à niveau) et nous avons noté la distance entre la corde et la surface.

Approches analytiques

L'analyse de l'influence de la végétation sur la profondeur de dégel s'est effectuée à la fois à l'échelle de l'espèce individuelle et à l'échelle de la communauté végétale. Comme analyse à grande échelle, trois communautés végétales ont été délimitées par le partitionnement par la méthode des K centroïdes (voir en Annexe 2 pour plus de détails) (Legendre & Legendre 2012). Ensuite, la profondeur de dégel a été comparée entre ces communautés. À l'intérieur de chaque communauté végétale, nous avons évalué l'influence de chaque paramètre de végétation et les microformes avec une régression linéaire multiple : distance aux arbres,

DHP, le couvert total vasculaire (tous des arbustes), l'espèce de cryptogame présents au centre et la microforme. De plus, comme mesure complémentaire de la densité des arbres et du couvert arbustif, nous avons fait une régression linéaire simple avec l'indice de surface foliaire et la profondeur de dégel. Sur les résidus du modèle de régression linéaire des paramètres mesurés du couvert végétal (distance aux arbres, DHP et le couvert total vasculaire), nous avons comparé la profondeur de dégel par espèce de cryptogame. Aussi, nous avons effectué des analyses isolant le type de microforme et l'élévation relative. Ensemble, ces analyses ont permis d'évaluer l'influence de chaque strate séparément (arbres, arbustes et cryptogames) à l'intérieur de chaque communauté végétale. Au niveau du sol, l'analyse de la microtopographie a pris en considération cette autre influence à petite échelle pour la comparer à l'importance de l'influence de la végétation. Les autres paramètres (température du sol, niveau d'eau et profondeur de neige) ont été utilisés comme variables explicatives afin de tester comment la végétation influence le pergélisol en la reliant aux propriétés physiques.

II. Section: Article

Small-scale influences on permafrost dynamics in a boreal-forest
peatland landscape in the Northwest Territories, Canada:
Vegetation trumps microtopography

Auteurs : Higgins, K. L., Garon-Labrecque, M.-È., Lévesque, E. & Sonnentag, O.

Article en préparation pour soumission à la revue

Permafrost and Periglacial Processes

Rôle de l'étudiant et des co-auteurs

En tant qu'auteur principal de l'article, cette recherche représente mon travail de maîtrise. La formulation de la question de recherche et des objectifs vient de moi, le recensement de la littérature, l'élaboration des protocoles d'échantillonnage et le schéma d'échantillonnage sur le terrain, l'analyse des résultats et l'interprétation des résultats sont mon travail.

Marie-Ève Garon-Labrecque m'a supporté sur le terrain en tant d'aide quotidienne dans l'exécution des protocoles de collecte de données. De plus, elle a suggéré des changements importants au protocole durant la campagne de terrain et a apporté des interprétations aux résultats.

Dre. Esther Lévesque m'a encadré dans son rôle de co-directrice de recherche.

Dr. Oliver Sonnentag m'a encadré dans son rôle de directeur de recherche et a fourni l'instrumentation et du financement pour couvrir une partie des coûts du travail de terrain.

Article Abstract

In order to better understand the impacts of climate change on permafrost degradation, it is important to understand the influence of abiotic and biotic factors on permafrost dynamics. While studies allude to the effect of broad vegetation groups on permafrost dynamics at landscape-scale, the role vegetation plays in affecting the spatial variability of thaw depth on the scale of metres, as explored here, is largely unknown. The study was carried out in a boreal forest-peatland landscape in the discontinuous permafrost zone in the southern Northwest Territories. We examined the influence of the following vegetative characteristics on the spatial variability of thaw depth: tree density, shrub cover, leaf area index, and cryptogam presence (lichen and bryophyte). We found that greater tree density was associated with shallower thaw depths while shrub cover (<50cm height) had a negligible influence. Furthermore, thaw depth depended on the cryptogam species cover and microform. This research quantifies the impact of vegetation by strata on thaw depth and may ultimately serve to refine vegetation parameters in ecosystem models and land surface schemes as part of climate models.

Key words : permafrost; heat transfer; peat plateau; boreal forest; species; plants; vegetation ecology; microtopography; microform (9)

Introduction

Climate change impacts are considered to be most pronounced at high latitudes (e.g. the Boreal, Subarctic and Arctic in Canada) where the highest rates of air temperature increases have been observed and projected (IPCC 2013). With a warming climate, the active layer (i.e., the seasonally thawed and biogeochemically active layer above permafrost) is increasing as permafrost thaws (Smith *et al.* 2010) while permafrost is disappearing almost completely along its southern limit (Hinzman *et al.* 2005; Camill 2005; Baltzer *et al.* 2014). This degradation of permafrost in response to increasingly warmer air temperatures may lead to complex feedbacks to regional and global climate systems (Grosse *et al.* 2011) including the potential release of additional carbon dioxide and/or methane as permafrost continues to thaw (Schuur *et al.* 2008). In addition, permafrost thaw has major impacts on high-latitude landscapes such as retrogressive thaw slumps observed in coastal areas (Lantz & Kokelj 2008; Lantuit & Pollard 2008) and damaged anthropogenic infrastructures (Allard & Lemay 2012). Given these impacts of climate change on permafrost, a greater understanding of its vulnerability to degradation is crucial to the development of socio-economic and cultural adaptation plans for the changes taking place in the Arctic (Hinzman *et al.* 2005).

Overall, climate has been considered to be the primary limiting factor for permafrost presence where mean annual temperature (MAAT) is below 1.5°C-2°C (Smith and Riseborough 2002; Shur and Jorgenson 2007). In addition, particularly along the southern limit of permafrost distribution where permafrost only underlies portions of the landscape

(i.e., sporadic and discontinuous permafrost zones with <50% and 50-90% in areal extent, respectively), biotic and abiotic factors have been considered to be of equal importance including local and regional hydrology (including water table), soil and topography, snow cover depth, extent and duration, and organic matter accumulation and vegetation composition and structure (Shur and Jorgenson 2007). Not only is permafrost responding directly to rising air temperatures, but some of these factors are also changing in response to a warming climate including vegetation (Swann *et al.*, 2010), which may lead to indirect impacts on permafrost. Trees (Harsch *et al.* 2009), shrubs (Myers-Smith *et al.* 2011) and herbaceous plants are increasing in abundance (Elmendorf *et al.* 2012) while cryptogams (bryophytes and lichens) are on the decline (Elmendorf *et al.* 2011). Within these broad generalizations, some differences are observed among functional groups such as particularly rapid decline in fruticose lichens (relatively large lichens (5-10cm) with complex structures) and most bryophytes while crustose lichens (lichens that are encrusted in substrate) and *Sphagnum* remain relatively stable (Cornelissen *et al.* 2001; Lang *et al.* 2011). Thus, understanding high-latitude permafrost dynamics in the face of climate change must extend beyond climatic and abiotic factors to encompass a set of biotic factors including vegetation which is itself changing in composition, structure and function in response to air temperature changes.

Vegetation has been shown to influence permafrost dynamics, both through observational studies and experimental manipulations for tree, shrub and bryophyte cover as well as for associations of species at the community level. Few experimental studies in the

continuous permafrost zone have demonstrated the direct causal influence of vegetation on permafrost (Nauta et al. 2015; Gornall *et al.* 2007; Blok *et al.* 2010; Blok *et al.* 2011) whereas no experimental studies have been conducted in the discontinuous permafrost zone to our knowledge. These studies removed vegetation and documented changes in thaw depth and ground temperature (at 2-8cm). Regarding vegetation canopy related to shrubs, removal of shrubs (*Betula nana*) was shown to increase thaw depth by 12cm (Blok *et al.* 2010). On the ground, removal of a mixed-species bryophyte ground cover led to increased ground heat flux at 8cm below original bryophyte surface (Blok *et al.* 2011). As well, experimental manipulation of bryophyte (mostly *Tomentypnum nitens*) mat thickness changed the seasonal thaw depth and soil temperatures: greater mat thickness led to a decrease in seasonal thaw depth and ground temperatures at 2cm below soil surface (Gornall *et al.* 2007). While these studies have established that vegetation presence is an important control of the soil thermal regimes, they are limited to a few species. Additionally, previous studies did not investigate how different species differ in their influence on thaw depth at a given location.

In addition to this experimental work, observational studies in the discontinuous and continuous permafrost zones have shown that the thaw depth varies in function of the type of vegetative cover (Camill 2000; Gugliemi *et al.* 2008; Cannone et Gugliemi 2009; Minke *et al.* 2009; Wright *et al.* 2009; Gugliemi *et al.* 2012). A series of studies in maritime and continental (discontinuous and continuous permafrost) Antarctica found differences in thaw depth (on the order of 5-15cm) among areas covered by distinct vascular plant species and

cryptogam communities (Gugliemi *et al.* 2008; Cannone et Gugliemi 2009; Gugliemi *et al.* 2012). Furthermore, in a polygon wetland landscape in the continuous permafrost zone in the northern hemisphere, communities with the most variability in species composition also displayed the most variability in thaw depth (Minke *et al.* 2009), suggesting that the species within the communities may be important. Additionally, in the discontinuous permafrost zone of northern Canada, permafrost formation on collapse bog scars was most frequent close (at the scale of 1-2m) to larger *Picea mariana* trees (Camill 2000) while the removal of trees led to the disappearance of permafrost from cutlines (Williams *et al.* 2013). Shrub cover has been linked both to increasing thaw depth (Pelletier *et al.* in prep) linked to greater snow accumulation and to shallower thaw depths associated with shading effect (Nauta *et al.* 2015; Blok *et al.* 2010; Bengtsson & Torkelsson 2012). At a broad taxonomic level, in a subarctic landscape in the discontinuous permafrost zone, Wright *et al.* (2009) found shallower thaw depths (by 10cm) below lichen ground cover compared to bryophyte ground cover (mostly *Sphagnum*).

While these studies clearly show that differences occur by types of vegetative cover, due to the limited number of studies on the influence of vegetation on permafrost, it is not clear whether the response differs between the discontinuous and the continuous permafrost zones. In addition, none of them have distinguished influences by vegetative stratum nor between different species in each plant functional type. Differences in thaw depth between species may occur due to different physical properties regulating soil temperature and moisture regimes. Notably, thermal conductivity and volumetric heat

capacity are directly related to moisture content (O'Donnell *et al.* 2009; Soudzilovskaia *et al.* 2013). In turn, moisture retention capacity differs widely among species (Elumeeva *et al.* 2011; Michel *et al.* 2012). In addition, differences in summer surface temperatures (2°C-20°C) have been noted among species (Soudzilovskaia *et al.* 2013; Kershaw 1983; Carter & Viles 2004; Stoy *et al.* 2012; Gauslaa 1984).

In addition to vegetation, small-scale (<1m²) variations in thaw depth are also influenced by microtopography, expressed as small differences in elevation and microform types both in the continuous and the discontinuous permafrost zones. While the frost table topography tends to follow the surface topography, differences in thaw depth are observed depending on relative elevation (Minke *et al.* 2009; Wright *et al.* 2009). Several studies have found that soil temperature tends to be higher and active layer depth tends to be deeper in hummocks (generally small mounds of organic soil on the order of 10-30cm high and 30-50cm across) compared to nearby hollows (spaces between hummocks) while the overriding trend is that the frost table is parallel to the surface (Biasi *et al.* 2005 and Minke *et al.* 2009 in continuous permafrost sites; Sullivan *et al.* 2008 in a discontinuous permafrost site). However, the reverse trend can be observed: Wright *et al.* (2009) recorded the greatest thaw depths in the two most pronounced hollows in a forested peat plateau landscape in a discontinuous permafrost zone, which is attributed by the authors to greater water accumulation increasing thermal conductivity. Many site-specific conditions could be responsible for the observed differences such as hummock size, hydrology vegetative cover and whether the sites were in the discontinuous or continuous permafrost zones.

This field study aims to understand the influence of vegetation and microtopography on small-scale (<1m²) variations in thaw depth for a boreal forest-peatland landscape with discontinuous permafrost. By observing differences at a small-scale, it is possible to isolate variables and understand the influence of every strata. A mechanistic understanding may shed light on building a more complete understanding of the key vegetative factors driving larger scale differences in thaw depth. To fulfill that goal, we had the following two objectives: to quantify the effect of vegetation strata on thaw depth and to establish the link between microtopography and thaw depth. In order to meet these objectives, we addressed the following three questions:

1) What are the relative influences of tree and shrub cover and thaw depth?

We hypothesize that greater tree cover will lead to shallower thaw depths as Camill (2000) found permafrost formation near trees and Williams *et al.* (2013) noted permafrost disappearance with the loss of trees. Conversely, greater shrub cover will lead to more snow accumulation leading to greater thaw depths as observed by Pelletier *et al.* (in prep).

2) Does thaw depth vary depending on bryophyte and lichen cover at the species-level?

As found by Wright *et al.* (2009), we anticipate finding shallower thaw depths below lichens than bryophytes and to find differences among species.

3) Do microforms and relative elevation have an influence on thaw depth?

We anticipate that hummocks and higher relative elevations will be associated with greater thaw depths as observed in most studies (Biasi *et al.* 2005; Sullivan *et al.* 2008; Minke *et al.* 2009). Water would likely drain into the depressions, but as the permafrost plateaus are generally fairly dry, measuring drainage is technically difficult and was not investigated given tools available in the field.

Materials and Methods

Study area and sampling design

The study region is located at the southern limit of the discontinuous permafrost zone in the southern Northwest Territories, 50km south of Fort Simpson (61°18'N, 121°18'W) (Fig. II-1). The study region is in the Scotty Creek watershed, which has been extensively researched (Quinton *et al.* 2009 for a review). Notably, high-resolution remote sensing data is available for the area including detailed tree canopy and structure, digital elevation models (DEM) and detailed landcover classification (Chasmer *et al.* 2014; Chasmer *et al.* 2012; Chasmer *et al.* 2011; Chasmer *et al.* 2010). As well, the area is hydrologically well-characterized (e.g. Quinton *et al.* 2003; Hayashi *et al.* 2004; Hayashi *et al.* 2007) and equipped with several micrometeorological towers. The region around Fort Simpson, NWT is characterized by a dry (388 mm of precipitation, 48% as snowfall), cold continental climate (mean annual air temperature of -4.8°C) (Environment Canada, 2014 for 1981-2010). The peatland landscape is composed of dry peat plateaus (40%), channel fens (25%), collapse bogs (25%) and lakes (10%), where permafrost only underlies the peat plateaus (data from Chasmer *et al.* 2014, percentages apply to the specific 1.4km x 1km study area). The organic soil extends several meters (up to 8m in the peat plateaus) overlying a sandy mineral soil layer (Aylesworth and Kettle 2000). On the peat plateaus, the ground is entirely covered by cryptogams (bryophytes and lichens) with a ubiquitous microtopography of hummocks and hollows (10-30cm height difference) spaced 0.5-1m apart. The tree canopy is of stunted 3-8m black

spruce (*Picea mariana*) while the understory comprises mostly ericaceous shrubs, including labrador tea (*Rhododendron groenlandicum*) and lingonberry (*Vaccinium vitis-idaea*), under 0.5m tall with very few herbaceous plants (Garon-Labrecque *et al. in review*).

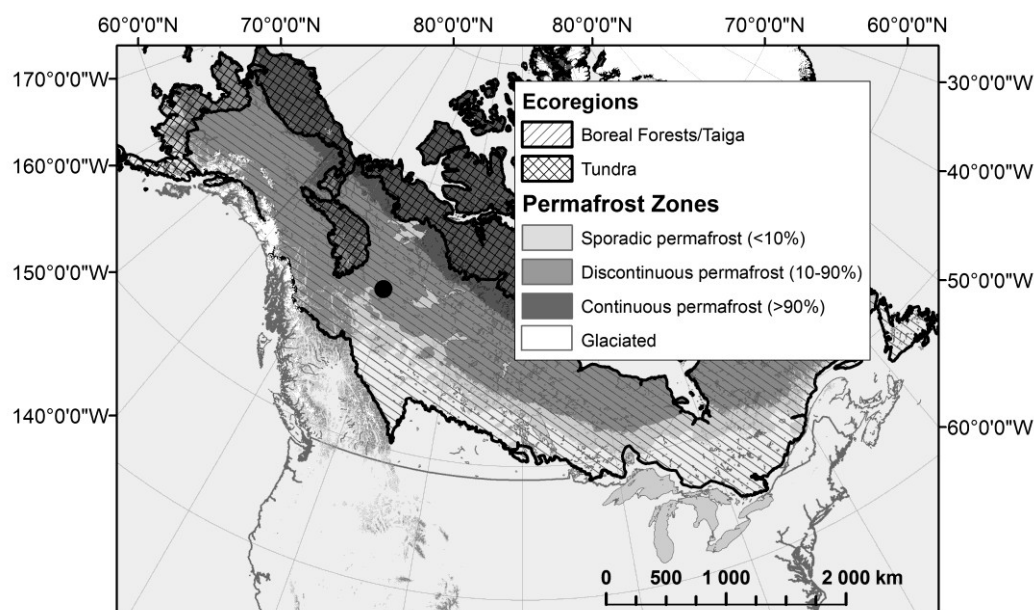


Figure II-1 Study region (●) at 61°18'N, 121°18'W illustrated with respect to North American continent, permafrost distribution (continuous, >90%; discontinuous, 10-90%; and sporadic, <10%) and ecoregions (boreal forests/taiga and tundra). Permafrost distribution taken from Gruber *et al.* (2012) and ecoregions from Olson *et al.* (2001).

Within a 1km x 1.4km area, we established 78 study sites (Fig. II-2) on the peat plateaus whose locations were randomly selected using the random number generator (function *rand*) in Excel 2007 (Microsoft, Redmond, WA), from a cyclic grid of points with 10-15-25m spacing. All study sites were at least 5m from plateau edge (pre-determined positions were moved away from edge if closer than 5m to an edge) in order to avoid any edge effects on thaw depth (Wright *et al.*, 2009). Of the 78 sites, three were considered outliers due to the dominance of species present there that were not found in other sites as well as three other sites due to extreme thaw depths observed (more than double compared

to other sites). These six sites were excluded from subsequent analyses. The locations were navigated to with a handheld GPS (accuracy 7-8m) in the field (Garmin ETREX 530, GARMIN International Inc., Kansas, USA). Each site had six plots, 25cm x 25cm or points depending on measurement. Four plots arranged on the corners of a 2m x 2m square and two plots on a randomly chosen hummock and a hollow within a 3m radius of the centre of each site (Fig. III-3A).

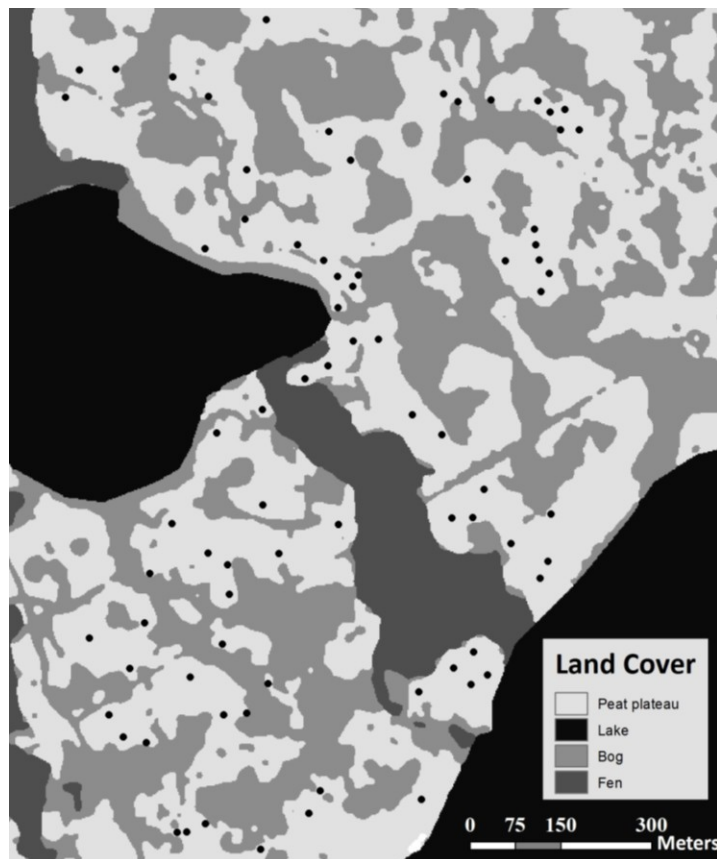


Figure II-2 Location of 78 study sites (●) randomly distributed in the landscape. Land cover classification used with permission (Chasmer *et al.* 2014). Map projection NAD 1983 UTM Zone 10.

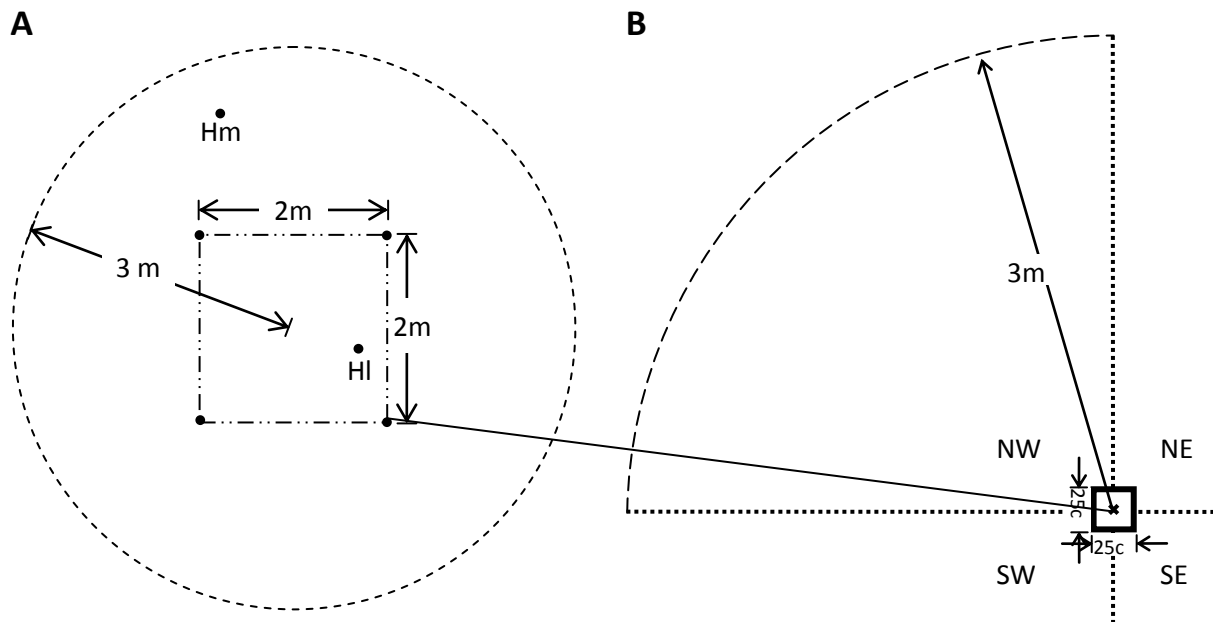


Figure II-3 Field experimental design layout. A: Site layout of six plots. Four fixed plots (•) were located at the corners of a 2m x 2m central square (— · — ·). Two microform plots (•, Hm=Hummock, HI=Hollow) were located randomly within a 3m search radius of site centre (---). B: Detailed layout of the six plots shown with one of four tree quadrants illustrated. At the centre of each plot (X) illustrated by the point in A, we measured thaw depth, soil temperature (T_s), relative elevation, cryptogam height, and observed dominant cryptogam species. In a 25cm x 25cm quadrat (□) around plot centre, we estimated percent cover of all species. In each quarter circle quadrant of 3m radius (---) around plot centre (NE, NW, SW, SE) delimited by dashed line (·····), we measured the distance to the nearest tree.

Field methods

At each sampling location, at the centre of all six plots at each site, we measured thaw depth and water table over a two-week period in August 2013 (Fig. II-3B). Efforts were made during sampling to avoid walking directly in the vegetation quadrants. We measured thaw depth with a graduated steel rod inserted into the ground until resistance was met, which we could safely judge as the frost table since large roots and rocks were absent in this landscape. The ground surface was defined as the bottom of the living layer of cryptogams as judged by the

transition from “green” to “brown” (for bryophytes) or “white” to “black” (for lichens) coloured portions.

We used the point-centered quarter method to estimate tree density around our thaw depth sampling location (Cottam & Curtis 1956). We split a 3m radius circle from each plot centre into four quarter circle quadrants: NE, NW, SW, and SE (Fig. II-3B). We measured the distance to the nearest tree over 1.3m tall in each quadrant from plot centre (Fig. II-3B) (Cottam & Curtis 1956). For each of these trees, we also noted diameter at breast height (DBH; 1.3m) and species. In summer 2014, at half of the plots with trees further than 3m away from plot centre (n = 37), we returned to measure the distance to nearest tree beyond 3m. In the calculation of the average distance for those plots with trees over 3m away for which the exact distance remained unmeasured, we used 4m (the average measured distance of trees beyond 3m) as for the value for the distance to trees and we used 3.5cm for DBH (average DBH for trees in the study area).

At all six plots per site, we visually estimated vegetation cover including tree branches (below 1.3m) to species over a 25cm x 25cm quadrat centered around plot centre where the thaw depth measurements were taken (Fig. II-3B). We also noted dominant cryptogam species at plot centre and the depth from the living surface to decomposing soil layer. In the cases of uncommon species where reliable field identification was not possible, the following taxonomic categories were used instead of species: *Salix* spp, *Polytrichum* spp, acrocarp moss, and unidentified lichen (these represented <1% of cover). Vascular plant identification methodology is described in Garon-Labrecque *et al.* (in review). Common cryptogam species

(>2 occurrences) were identified to morphotype in the field and were later identified to species with a microscope from specimens collected in the field. We used the following references for identification: *Moss Flora of the Maritime Provinces* (Ireland 1982), and volumes I-III of *Flore des bryophytes du Québec-Labrador* (Faubert 2012; Faubert 2013; Faubert 2014), and *Lichens of North America* (Brodo *et al.* 2001). Plant nomenclature followed Brouillet *et al.* (2010+) for vascular plants, Faubert (2012, 2013, 2014) for bryophytes, and Esslinger (2014) for lichens respectively. Reference cryptogam specimens were deposited at the Canadian Museum of Nature herbarium in Ottawa, ON, Canada.

Leaf area index (LAI) was measured optically with an LAI-2200 plant canopy analyzer (Li-COR Biosciences, Lincoln, NE, USA) in summer 2014. The instrument measures the proportion of incoming radiation intercepted by the plant canopy in the portion of the electromagnetic spectrum that corresponds to blue light. Five LAI measurements were taken: at the centre of each site and at each corner plot at the ground-level (“B readings”). In order to calculate LAI between the tree canopy and the ground (i.e. total LAI), reference measurements were taken in clearings (“A readings”) as well as the necessary measurements as outlined by the manufacturer to account for multiple scattering (Li-COR Biosciences, 2013). Leaf area index was calculated with the FV-2200 software (LI-COR Biosciences, Lincoln, NE, USA) following Ryu *et al.* (2010) and the scattering corrections from Kobayashi *et al.* (2013).

We characterized microtopography by microform and by relative elevation. Each plot was classified as either hummock, side of hummocks, hollow or flat, where flat designation

referred to areas without a pronounced curvature over at least 1m x 1m. Hummocks and hollows were further subdivided into “well-rounded” and “badly defined” categories based on their size and shape where well-rounded hummocks were distinct rounded protrusions in the landscape and badly-defined hummocks were either larger with flatter tops or uneven or had more than one top or other particularities. These six categories form a continuum from convex to concave: well-rounded hummock, badly defined hummock, side hummock, flat, badly defined hollow, to well-rounded hollow. For the side of hummock, we also measured slope and aspect. Relative elevation was determined by measuring the distance between the surface and a fixed arbitrary height at each site at which a string was suspended and levelled between two metal rods. Relative elevation was calculated by determining the height above the lowest point among the six plots in each site.

At fourteen plots at different sites with a representative range of tree density, HOBO Pendant temperature sensors (Onset Computer Corp., Bourne, MA, USA) (accuracy: $\pm 0,5^{\circ}\text{C}$ to $\pm 0,75^{\circ}\text{C}$) were inserted in the ground at 15cm below the cryptogam surface to measure ground temperature at depth. These sensors recorded soil temperature (T_s) continuously for a full year at 2-hr intervals. They were removed in mid-August 2014 and the data was downloaded and post-processed with software provided by the manufacturer (HOBOWare Pro v3.4.1).

As snow cover is an important variable insulating the ground against cold winter temperatures, thus influencing summer ground temperatures and permafrost dynamics (Goodrich 1982; Pomeroy & Brun 1999), we also conducted snow surveys. On April 17, 2014

(snow pack having reached its maximum thickness by that date), we took snow depth measurements at 15 sites (about 5 per plant community, see Data Analysis—Plant communities). These snow survey sites spanned a representative range in thaw depth and vegetation types. At each site, sixteen depth measurements were made around the central 2m x 2m square. The snow depth was measured with a wooden ruler inserted vertically into the snow pack until resistance was met. As only one of the snow survey sites was equipped with a temperature sensor and thaw depth measurements were taken the previous summer, the trampling during snow surveys is unlikely to have impacted any of the other measurements.

Data Analysis

Since thaw depth varied on a very small scale ($<1\text{m}^2$), we were able to carry out analyses at the plot-level. Thaw depth varied as much within sites (average intra-site range = 28cm) as among sites (maximum inter-site difference = 30cm) allowing us to consider all plots as sufficiently independent samples within each plant community. See Table II-1 for a full list of analyses with corresponding sampling design. All statistical analyses were performed in R 3.1.0 (R Core Development Team, 2014) using the following packages: *vegan* (Oksanen *et al.* 2013), *relaimpo* (Grömping 2006) and *gplots* 2.14.2 (Warnes *et al.* 2014).

Plant communities

We used a correspondence analysis using the chi-square dissimilarity measure with vascular and cryptogam species percent cover as inputs to visualise the similarity among

sites. The percent cover values were the site-level averages of the six 25cm x 25cm plots for those species that occurred in at least two sites. We used a K-means clustering approach using the Euclidean distance measure (Legendre & Legendre, 2012) to divide the sites into distinct plant communities with the function *cascadeKM()* that proceeds by iteration from the package *vegan* (Oksanen *et al.* 2013) (See Table A-1 for complete species list). Among the number of groups from one to ten provided in the output of the function, three groups were chosen as the most logical grouping based on evenness of the distribution and minimum sites per group. In order to give equal weight to actual percent cover, we used raw data without transformations. We used analysis-of-variance (ANOVA) to test for differences in thaw depth and chose the number of groups (vegetation communities) according to the maximum number that maintained statistically significant differences in thaw depth among groups with Holm's correction for multiple tests.

Table II-1

List of environmental, vegetation, and microtopography characteristics measured with sampling scale and associated data analysis performed at the plot-level and at the site-level.

Characteristic	Sampling scale				Statistical analysis used
	Plot-level (6 per site)			Site-level (72 sites)	
	Point	Quadrat (25cm x 25cm)	Circle (3m radius)	Central square (2m x 2m)	
-----Response variable-----					
Thaw depth	x				
-----Vegetation variables addressing how vegetation influences thaw depth-----					
Distance-to-trees and DBH			x		Multiple linear regression with vascular percent cover
Species percent cover		x			All species with site-level averages: -K-means partitioning into plant communities -ANOVA with plant communities
					Vascular species: -multiple linear regression analysis with distance to trees and DBH
LAI				5 points	Simple linear regression analysis
Dominant cryptogam point cover	x				One-way ANOVA
-----Microtopography variables addressing how microtopography influences thaw depth----					
Microform	x				Two-way ANOVA with cryptogam
Relative elevation, aspect and slope	x				Multiple linear regression analysis
-----Explanatory variables to explore the interactions between variables-----					
Soil temp (15cm)	14 plots				Averages by cryptogam point cover
Snow surveys				16 points	-ANOVA by plant community -simple linear regressions with thaw depth and vegetation characteristics

Contribution of each vegetation and microtopography variable to thaw depth

A multivariable linear regression was performed with thaw depth as the response variable and average distance-to-trees, DBH, shrub cover, relative elevation, cryptogam categories and microforms at the plot-level as predictor variables at the plot-level (n = 432 plots). We analyzed the relative importance for each significant variable with *Img()* (R^2 partitioned by averaging over orders, see Lindemann, *et al.* 1980, p.119ff; Chevan and Sutherland 1991). We retained the variables with $R^2 > 0.05$. The total vascular plant cover was the sum of the six vascular plant species (which were all shrub species) that occurred in >6% of all 432 plots across study area plus the percent cover of <1.3m tall trees over the 25cm x 25cm quadrats. The cryptogam categories were *Sphagnum* (all species), *Cladonia* (all species), other bryophytes, and litter.

Vascular vegetation characteristics

Regarding the vascular characteristics (distance to trees, DBH and shrub cover), we carried out further detailed simple linear regression analyses on each variable by plant community to confirm the contribution of each variable and to determine how much the response to each variable varied by plant community. In an additional analysis as an alternate physical measure of vegetative percent cover, a simple linear regression was performed relating LAI and thaw depth at the site-level. LAI was not included in the multivariable regression analysis and the AIC selection algorithm since it depends on the presence and amount of vegetation measured through the other techniques.

Cryptogam point-level analyses

For the analysis of the qualitative cryptogam point-cover data at the species-level, we used the residuals of thaw depth within each plant community of the multivariable linear regression model (of the vascular vegetation variables) plus the mean value in each plant community. The use of residuals excludes the effect of vegetative cover (given the preference for certain species for different degrees of shading) and isolates the influence of the cryptogam cover in the analysis. We extended the analysis to species within dominant genera and to also include species in non-dominant genera whose occurrences were insufficient to split by genus in the general analysis and included litter point cover. We did an unbalanced one-way ANOVA by plant community comparing the residual thaw depth (plus the general mean) for those cryptogam species whose occurrences exceeded three across all plots.

Microtopography point-level analyses

In addition to the general multivariable regression model, we did a two-way ANOVA with microforms and cryptogams and the associated pair-wise analyses. Also, as a complementary approach in order to identify the trends, we ranked the six microform types ranked along the continuum of concave to convex forms (well-rounded hollow, badly defined hollow, flat, side hummock, top badly defined hummock, top well-rounded hummock) for each dominant genus and visualized the trends in thaw depth. We also analyzed microtopography at a finer scale within each microform type and dominant genus using relative elevation as a quantitative variable in a simple linear regression analysis. Through

trigonometric transformations, we created two variables from aspect in order to preserve the continuity of aspect (Roberts 1986). For side of hummock microform category, we included slope (degrees°), aspect in northness (N-S) and aspect in eastness (E-W) in addition to relative elevation.

Explanatory variables : soil temperature and snow depth

As thaw depth and temperature in the soil are both measures of the thermal regime, we explored how our T_s measurements at 15cm varied by cryptogam and compared T_s to thaw depth. For each temperature sensor, thawing degree days (TDD) (cumulative $^{\circ}\text{C}$ above 0°C) and freezing degree days (FDD) (cumulative $^{\circ}\text{C}$ below 0°C) as well as annual average T_s were calculated. The average TDD, FDD and annual T_s means by cryptogam taxon were taken and compared to average thaw depth by cryptogam taxon. Also, a simple regression analysis was conducted between TDD, FDD and T_s and thaw depth at each location.

Since snow acts as an insulating layer in the winter affecting ground temperatures and snow patterns can be affected by vegetation, we compared snow depth to the vegetation characteristics and to thaw depth. As our exact plot locations were buried under snow, the snow depth analyses were limited to the site level. We used a simple linear regression to evaluate whether snow depth was related to thaw depth. In addition, we determined whether snow depth varied by plant community with a one-way ANOVA. With the continuous vegetation characteristics, we regressed snow depth against both average distance to trees and shrub percent cover.

Results

Vegetation description

Across the 72 sites on the peat plateau retained in the final analyses, black spruce (*Picea mariana*) was clearly the most abundant tree species in the studied area with only a few occurrences of larch (*Larix laricina*) and Alaskan birch (*Betula neolaskana*). These trees were small (3-8m in height), sparse and characterized by short stunted branches (30-50cm) along a central upright or leaning trunk. The shrubs (average cover 42%) were mostly ericaceous species (seven species), one rose (*Rosaceae*) (Cloudberry, *Rubus chamaemorus*) and some occasional birches (*Betulaceae*). Common Labrador tea (*Rhododendron groenlandicum*) was the dominant species, present in 97% of plots with an average percent cover of 28%. Herbaceous cover was minor, representing less than 1% of total cover across all plots. Cryptogams were dominant (average cover 79%), seven species of bryophytes and nine species of lichens were identified, of which five and three respectively were sufficiently common to include in thaw depth analyses. For a more exhaustive list of vascular plants present in the area, refer to Garon-Labrecque *et al. in review*. In contrast to the nearby saturated bogs and fens, the peat plateaus were very dry particularly given the dry summer. Recorded water table was just above (<2cm) the frost table in most plots.

Using raw percent cover data of shrubs (n = 9), herbaceous species (n = 3) and cryptogams (n = 15), a correspondence analysis was performed to illustrate the differences among the 75 sites (Fig. II-4). The total inertia was 1.281, and the first and second axis

explained 0.20% and 0.09% of variance. A K-means partitioning was used to group the sites into three plant communities (Fig. II-4). The three groups were best characterized by the dominant cryptogam percent cover and were given the following names: feathermoss, *Cladonia* and *Sphagnum fuscum* (Fig. II-4). The correspondence analysis demonstrated that the sites in the feathermoss community was clearly different from the *Cladonia* and the *Sphagnum fuscum* sites along the first axis while the *Cladonia* and the *Sphagnum fuscum* sites were dispersed along the second axis following a gradient with small overlap between K-groups (Fig. II-4). For a full list of species present with percent cover by plant community, see Table A-1.

Distinguished along the first axis, the feathermoss sites were dominated by two species: stair-step moss (*Hylocomium splendens*) (25% average cover) and big red stem feathermoss (*Pleurozium schreberi*) (18%). These areas were very distinctive with their relatively large (DBH = 4cm), tall trees (average height = 8m; data from Chasmer *et al.* 2014) and relatively long branches with 5100 trees/ha. As well, those areas had a flat microtopography.

Along the second axis, the *Cladonia* and the *Sphagnum fuscum* communities were distinguished by their dominant cryptogam species and shared similarly sparse tree cover in terms of branch length and pronounced microtopography. The *Cladonia* sites were dominated by three fructicose lichens and one dominant peat moss: spineless reindeer

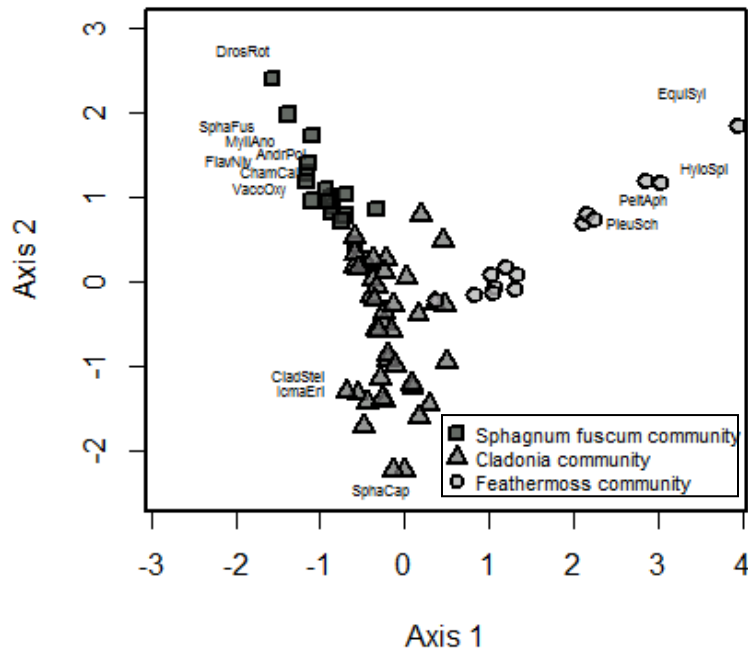


Figure II-4 Correspondence analysis of vegetation composition using the chi-square dissimilarity measure among sites based on raw species percent cover. Shapes indicate k-means group. Labels show indicator species for each group (VaccOxy = *Vaccinium oxycoccos*, ChamCal = *Chamaedaphne calyculata*, AndrPol = *Andromeda polvifolia*, DrosRot = *Drosera rotundifolia*, EquiSyl = *Equisetum sylvaticum*, SphaFus = *Sphagnum fuscum*, HyloSpl = *Hylocomium splendens*, MyliAno = *Leiomylia anomala*, FlavNiv = *Flavocetraria nivalis*; SphaCap = *Sphagnum capillifolium*; CladStel = *Cladonia stellaris*; IcmaEri = *Icmadophila ericetorum*; PleuSch = *Pleurozium schreberi*, PeltAph = *Peltigera aphthosa*).

lichen (*Cladonia mitis*) with 17% average cover, Styx reindeer lichen (*Cladonia stygia*) with 17%, and star reindeer lichen (*Cladonia stellaris*) with 7%, small red peat moss (*Sphagnum capillifolium*) with 12%. The *Sphagnum fuscum* sites were dominated by rusty peat moss (*Sphagnum fuscum*) with 53% (compared to 11% in the *Cladonia* sites) and less cover of spineless reindeer lichen (*Cladonia mitis*) with 11%, Styx reindeer lichen (*Cladonia stygia*) with 15%, and star reindeer lichen (*Cladonia stellaris*) with 3% as well as small red peat moss (*Sphagnum capillifolium*) with 1%. In both the *Cladonia* and the *Sphagnum fuscum* group, tree cover was much more open than the feathermoss sites with small (DBH = 3cm), short

trees (average height = 3m; data from Chasmer *et al.* 2014) and short branches with slightly less dense tree cover in the *Sphagnum* sites (4400 trees/ha or distance-to-trees ~1.2m in the *Sphagnum fuscum* sites compared to 6900 trees/ha or distance-to-trees ~1.5m in the *Cladonia* sites). In contrast to the feathermoss sites, these areas were characterized by a pronounced microtopography of hummocks and hollows (10-30cm height difference) spaced 0.5m-1m apart.

Thaw depth and plant communities

Significant differences in thaw depth with a range of 10cm were found among the three different plant communities identified by the K-means clustering approach ($P < 0.001$; ANOVA; Fig. II-5). The feathermoss group (14 sites) had the shallowest thaw depth ($43\text{cm} \pm 1.0\text{cm}$, mean \pm SE) followed by the *Cladonia* group (41 sites) at $47\text{cm} \pm 0.7\text{cm}$ and the *Sphagnum fuscum* group (17 sites) at $53\text{cm} \pm 1.8\text{cm}$.

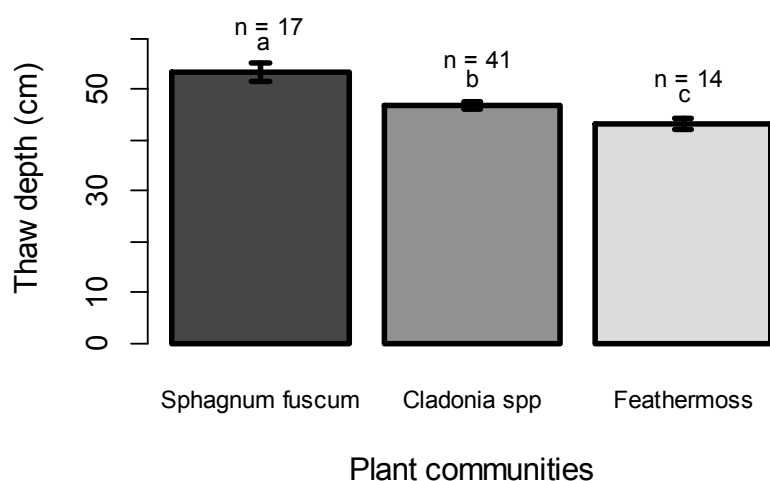


Figure II-5 Mean thaw depth (error bars show the 95% confidence intervals of the mean) in each plant community where the groups are determined by k-means partitioning of raw species percent cover. The groups were significantly different from each other ($P \leq 0.0001$; one-way unbalanced ANOVA). Bars with different letters are significantly different ($P \leq 0.05$; pair-wise t-test with Holm's correction for multiple tests).

Contribution of each vegetation and microtopography variable to thaw depth

In a multilinear regression model that combined average distance to trees, DBH and shrub cover, relative elevation, cryptogam categories and microforms at the plot level (n = 432 plots), the variables with contribution to $R^2 > 0.05$ were distance to trees, cryptogam categories and microforms using the R^2 partitioned by averaging over orders method (see Table II-2 for the list of R^2 contributions averaged over orderings). While each of the variables explained a small proportion of the variability in the thaw depth, together, those three variables explained 28% of the variance ($R^2 = 0.28$; $P < 0.0001$) in a multilinear regression model in a landscape with a high degree of spatial and temporal variability. Note that no analyses could be conducted on herbaceous plants due to insufficient frequency and cover of herbaceous species (<1%).

Table II-2: R^2 partitioned by averaging over order for each variable in the relative importance metric analysis.

Variable	R^2 contribution
Distance to trees	0.06
DBH	0.002
Shrub cover	0.007
Relative elevation	0.02
Cryptogam	0.13
Microform	0.07

Vascular vegetation characteristics: distance to trees, DBH, shrub cover and LAI

Regarding the vascular characteristics (distance to trees, DBH and shrub cover), we carried out further detailed simple linear regression analyses on each variable by plant community to examine the influence of each variable separately and to determine how much the response

to each variable varied by plant community (see Table II-3). Greater average distance to surrounding trees also led to greater thaw depths at the site-level ($r^2 = 0.17$; $P = 0.0002$). Using LAI at the site-level as another measure of vegetative percent cover, we found that thaw depth decreased with increasing total LAI ($r^2 = 0.07$; $P = 0.025$).

Table II-3 Results from simple linear regression analyses on each vascular vegetation variable (distance-to-trees, diameter-at-breast-height [DBH], and shrub cover) against thaw depth for these plant communities.

	Community					
	<i>Sphagnum fuscum</i> (n = 102 plots)		<i>Cladonia</i> (n = 264 plots)		Feathermoss (n = 54 plots)	
Distance to trees	$r^2 = 0.09$	$P < 0.01$	$r^2 = 0.06$	$P < 0.01$	$r^2 = 0.07$	$P = 0.01$
DBH	$r^2 < 0.01$	$P = 0.88$	$r^2 < 0.01$	$P = 0.51$	$r^2 = 0.02$	$P = 0.21$
Shrub cover	$r^2 = 0.02$	$P = 0.18$	$r^2 = 0.01$	$P = 0.09$	$r^2 = 0.03$	$P = 0.15$

Cryptogam point-level analyses

For the analysis of the influence of cryptogam cover at the species level on thaw depth, we compared the point-cover data among the *Sphagnum fuscum* and the *Cladonia* sites together and the data for the feathermoss community on its own since the correspondence analysis suggested that the *Sphagnum fuscum* and *Cladonia* communities partly overlapped while the feathermoss sites were distinct. Furthermore, we found the *Cladonia* and the *Sphagnum fuscum* communities shared sufficiently similar vegetation characteristics (tree size and shape) besides from their dominant cryptogam cover both with similar microtopography to justify combining the sites together for point-level analyses. Having determined in previous analyses that cryptogam categories were important variables influencing thaw depth independent of other characteristics (e.g. tree cover, microtopography), we extended the analysis to species within dominant genera and to species in other genera whose occurrences

were insufficient to split by genus in the general analysis. In the *Sphagnum fuscum* and *Cladonia* sites, species as a variable was significant ($P < 0.0001$; one-way ANOVA; $n = 347$; Fig. II-6A). In the pair-wise analysis of all species, species in dominant genera were significantly different among genera for most species except between the two species with the least difference in thaw depth: *Sphagnum capillifolium* and *Cladonia stellaris* (the latter had only 16 measurement locations). In addition to significant differences among species of *Sphagnum* and species of *Cladonia*, *Sphagnum fuscum* was significantly different from *Ptilidium ciliare* and from points with only litter ($P = 0.05$; TukeyHSD). No conclusions could be drawn regarding *Pleurozium schreberi* whose mean thaw depth was average among cryptogams and sample size in the non-feathermoss communities was very small. Additionally, we evaluated the species differences within the feathermoss community and found that none of the species were significantly different from each other ($P = 0.50$; one-way ANOVA; $n = 84$; Fig. II-6B). Given that the feathermoss sites were dominated by the two feathermoss species with few occurrences of other species ($n < 35$), the sample size was too small to draw any definite conclusions comparing the feathermoss species to other species.

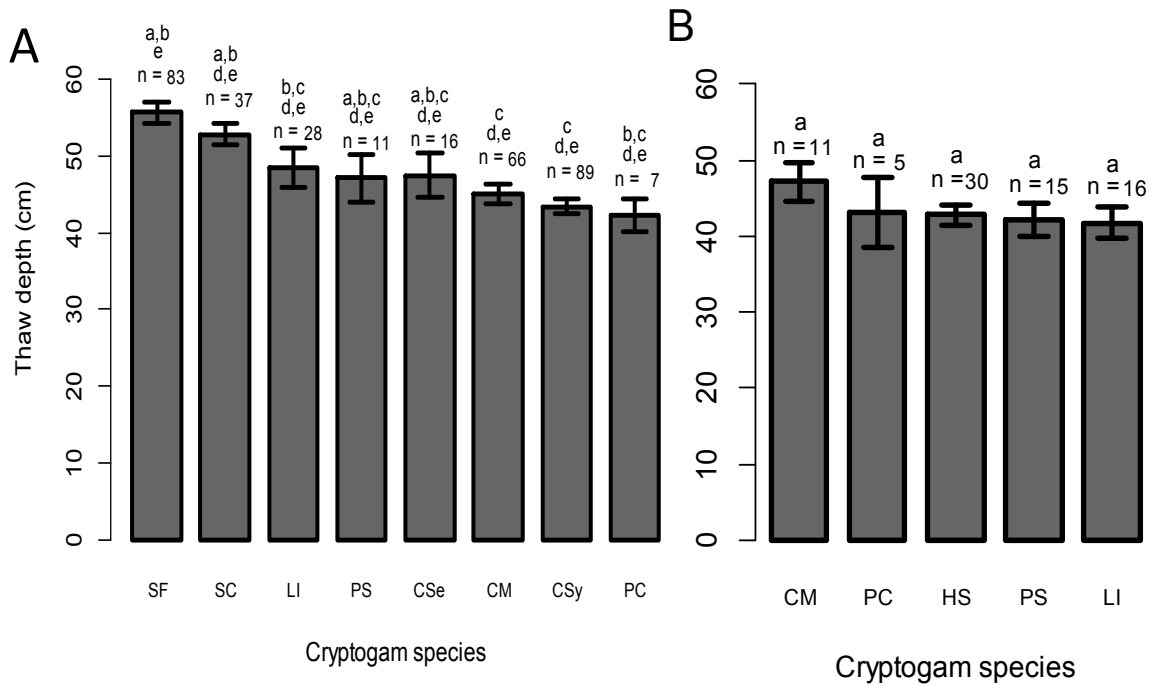


Figure II-6 Mean thaw depth (residual plus mean) for dominant cryptogam species point cover at thaw depth sampling location. A represents *Sphagnum fuscum* and *Cladonia* communities (n = 347 plots) and B represents feathermoss communities (n = 84 plots). Error bars are 95% confidence intervals around the mean. Bars with different letters are significantly different ($P \leq 0.05$; TukeyHSD). SF=*Sphagnum fuscum*; SC=*Sphagnum capillifolium*; LI=Litter; PS=*Pleurozium schreberi*; CSe=*Cladonia stellaris*; CM=*Cladonia mitis*; CSy=*Cladonia Stygia*; PC=*Ptilidium ciliare*; HS=*Hylocomium splendens*.

Microtopography point-level analyses

The influence of microtopography (microforms and relative elevation) on thaw depth analysis was limited to the *Sphagnum fuscum* and *Cladonia* sites since the ground surface was fairly flat in the feathermoss sites. In the multiple regression model indicated that both microform and cryptogam categories were significant (see section “Contribution of each vegetation and microtopography variable to thaw depth”) with R^2 contribution greater than 0.05. As well, in a two-way ANOVA with microform and cryptogam, microform was also significant

variable (cryptogam: $P < 0.0001$, microform: $P = 0.02$; two-way ANOVA). However, in the pair-wise analyses comparing microforms within genera, only the *Cladonia* spp sides of hummock and *Cladonia* spp well-rounded hollows were significantly different ($P < 0.05$; Tukey HSD). In further analysis of the influence of microform in order to assess the trends based on visual evaluation, for both *Sphagnum* and *Cladonia*, the difference between a well-rounded hollow (concave extreme) and the top of a well-rounded hummock (convex extreme) was approximately 7cm (Fig. II-7).

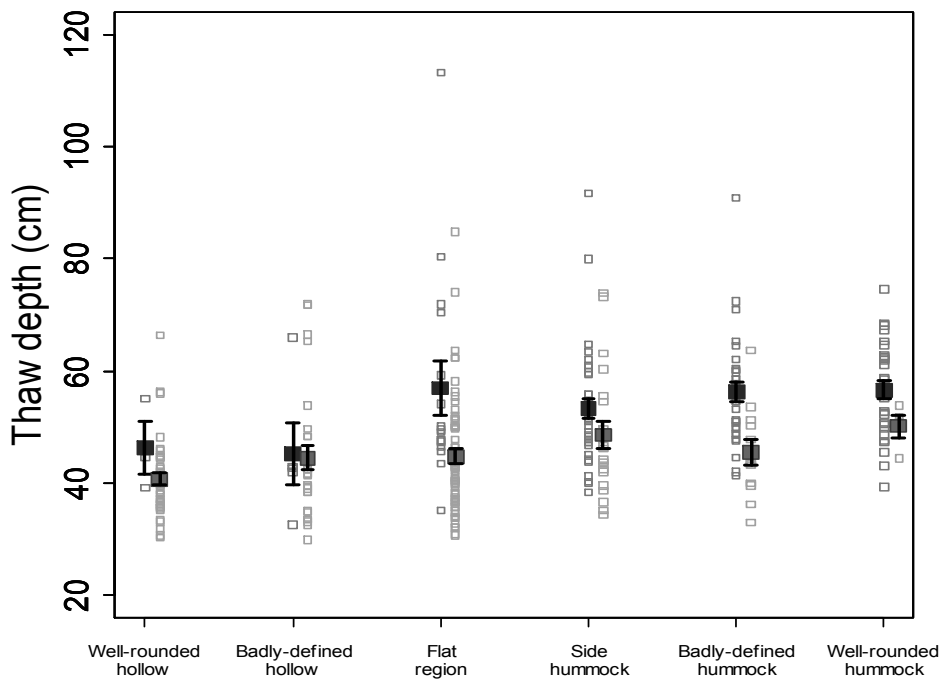


Figure II-7 Thaw depth by microform for the two dominant genera *Sphagnum* (■) and *Cladonia* (□). Dark symbols (■, □) indicate the mean value for each microform type (error bars are 95% confidence interval around the mean) and pale symbols (□, □) indicate individual measurement points.

As shown with the general analysis, further detailed analysis for each dominant genus showed that relative elevation did not influence thaw depth (for both genera with all microform combinations $r^2 < 0.01$ and $P > 0.16$; simple linear regression). Within *Sphagnum* and within *Cladonia* side of hummocks, relative elevation, slope and aspect had no influence on thaw depth ($R^2 = 0.006$; $P = 0.054$; multilinear regression).

Explanatory variables: soil temperature and snow depth

Analysis of soil temperature (T_s , $n = 14$) in terms of TDD and FDD suggests that TDD may drive the observed differences in thaw depth (defined as below cryptogam surface) by cryptogam taxon (Fig. II-8A). *Sphagnum* had the highest TDD with 1320 TDD ($n = 4$) compared to *Cladonia* ($n = 6$) with 820 TDD. Mean winter temperatures indicated an inverse relationship between FDD and thaw depth (Fig. II-8B). Finally, the mean annual temperature was fairly similar among all cryptogams and slightly above 0°C (Fig. II-8C). Surprisingly, no evident relationship with a simple linear regression was found between thaw depth and TDD ($r^2 = 0.07$; $P = 0.35$), FDD ($r^2 = 0.17$; $P = 0.23$) nor annual T_s ($r^2 = 0.03$; $P = 0.53$).

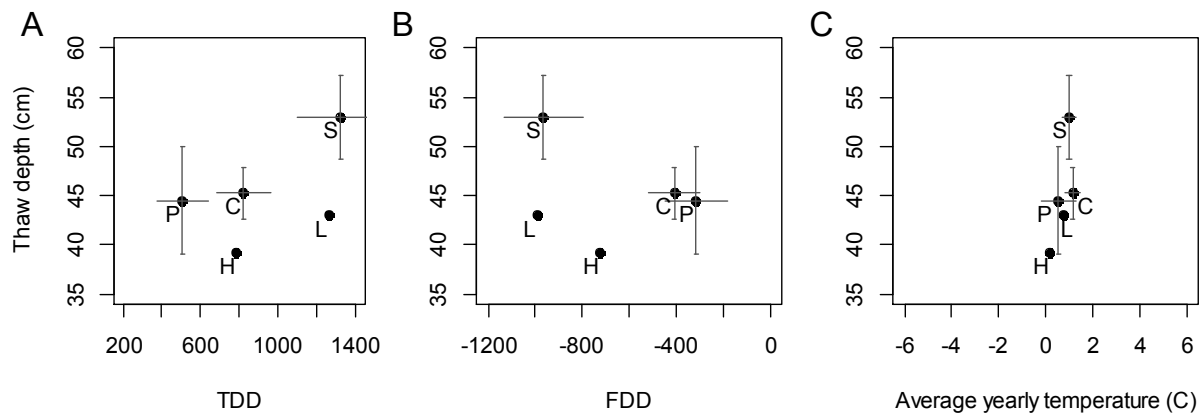


Figure II-8 Relationship between thaw depth and temperature at 15cm for four cryptogam taxa (S=*Sphagnum* (n = 4); C=*Cladonia* (n = 6); PC=*Ptidilium ciliare* (n = 2); HS=*Hylocomium splendens* (n = 1)) and litter (LI, n = 1) point cover. Vertical and horizontal error bars are 95% confidence interval around the mean for thaw depth and temperature/TDD(thaw degree days) /FDD(freezing degree days) respectively. A: Relationship between thaw depth and TDD. B: Relationship between thaw depth and FDD C: Relationship between thaw depth and average annual temperature.

As snow depth has been shown to vary based on vegetative cover (Pomeroy and Brun 1999) and snow depth is an important control on permafrost dynamics (Goodrich 1982), we investigated whether some of the observed differences in thaw depth could be attributed to differences in snow accumulation. The thaw depth at the site-level at the 15 sites ranged from 47cm to 67cm. However, we found no correlation between thaw depth and the measured snow depth. Furthermore, none of the vegetation characteristics at the site level influenced snow depth. Regarding plant communities, we found no significant differences in snow depth by plant community in the representative sites selected for this additional measurement (one-way ANOVA; $P = 0.74$). Neither distance to trees (Simple linear regression; $r^2 = 0.10$; $P = 0.24$) nor shrub percent cover (Simple linear regression; $r^2 = 0.001$; $P = 0.79$) were related to snow cover.

Discussion

Across the study sites in this peatland landscape, thaw depth varied from 37cm to 67cm in early August. The peat plateaus in the study area were dominated by small black spruce (*Picea mariana*) (<10cm DBH), ericaceous shrubs under 50cm height and an almost complete cover of bryophytes and lichens all resting on a non-saturated deep organic soil overlying permafrost. While all the sites shared these characteristics, a K-means partitioning approach delimited three plant communities according to the dominant cryptogam cover each with different thaw depths: *Sphagnum fuscum* community (53cm), *Cladonia* community (47cm) and feathermoss community (43cm).

Factors driving differences in plant communities

The analyses at the finer scale of each vegetative stratum and microtopography provide insight into the factors driving the observed differences in thaw depth among the three plant communities. First, our analyses demonstrated that greater tree density was associated with shallower thaw depths within *Sphagnum fuscum* and *Cladonia* sites. Thus, the smaller average distance-to-trees in *Cladonia* sites, i.e. ~1.2m, compared to *Sphagnum fuscum* community sites, i.e. ~1.5m, and the bigger trees observed in the feathermoss communities may be one of the factors leading to differences in thaw depths. Second, the differences in thaw depth among communities is unlikely attributable to observed differences in total shrub cover among plant communities (feathermoss community: 32%, *Cladonia* community: 42%, *Sphagnum fuscum* community: 29%) since our results indicate that, in this landscape, shrub

cover did not influence thaw depth. Third, within the *Sphagnum fuscum* and the *Cladonia* sites, we were able to attribute a large difference in thaw depth to the type of cryptogam (*Sphagnum* spp, *Cladonia* spp, and *Ptidilium ciliare* in order of decreasing thaw depth) present at the thaw depth sampling location while no conclusions could be drawn about the feathermosses in that community. Lastly, even though more convex microforms (hummocks) were associated with greater thaw depths than more concave microforms (hollows), no plant community had a predominance of a particular microform type that could be attributed to differences in thaw depth at the community level. Following the main analyses, complementary analyses were conducted to distinguish between the effect of communities, distance to trees and cryptogam species with the following result: thaw depth measurements adjusted for distance to trees showed no difference between *Sphagnum fuscum* and *Cladonia* communities at *Sphagnum fuscum* and at *Cladonia* spp point-cover locations. Thus, the point-level analyses allowed a more complete understanding of how each vegetative stratum influences thaw depth at a larger scale depending mostly on tree density and dominant cryptogam cover as well as perhaps microtopography.

Mechanisms driving differences among cryptogams

The mechanisms behind the differences observed among cryptogams are complex, related to radiative and conductive heat transfer. We attribute the greater thaw depth observed in *Sphagnum* compared to *Cladonia* species cover to two characteristics: lower albedo and higher moisture retention capacity based on field observations.

First, both *Sphagnum fuscum* and *S. capillifolium* are darker than *Cladonia stygia*, *C. mitis* and *C. stellaris* and this visual observation is supported by known spectral reflectance values for some species of *Sphagnum* and *Cladonia* (Bubier *et al.* 1997). With a lower albedo in *Sphagnum*, the darker surface absorbs more energy, which increases the surface temperature. Previous observational and experimental studies on lichens have found that darker species are 2-20°C warmer at the surface under conditions of direct sunlight than lighter species with similar morphological structure and physical properties (Kershaw & Field 1975; Kershaw 1975; Carter and Viles 2004).

Second, higher moisture retention capacity (volumetric moisture content a period of time after saturation) in *Sphagnum* compared to *Cladonia* would increase thermal conductivity, increasing the temperature in the soil column and leading to greater thaw rates of the frost table in addition to convective heat transfer from rainwater infiltration. As is generally true with most materials, studies have shown that thermal conductivity is directly related to moisture content in bryophytes (O'Donnell *et al.* 2009; Soudzilovskaia *et al.* 2013), although it has not been demonstrated in lichens to our knowledge. Comparing moisture retention capacity of *Cladonia* to *Sphagnum*, *Cladonia* is known to dry within hours (Bello & Arama 1989; Rouse & Kershaw 1971) and studies have found that *Sphagnum* remains wet considerably longer than any other bryophyte: on the order of weeks compared to days (Elumeeva *et al.* 2011). Combined with albedo as discussed above, moisture retention capacity may be responsible for the observed differences in thaw depth among types of cryptogams.

Cryptogams confound microtopography results

The results from this research highlight the importance of including basic taxonomic information in the analysis of microtopography. Had the microtopography data collected relative to thaw depth been analyzed without taking into account cryptogamic information, double the difference in thaw depth due to microform would have been attributed and a false relationship between relative elevation and thaw depth would have showed up in the data analysis. The importance of separating out cryptogam and microform is due to the predominance of *Sphagnum* on hummocks and *Cladonia* in hollows. Even among hummocks, *Sphagnum* hummocks are higher on average (27cm) than *Cladonia* hummocks (18cm) (Fig. II-9). Thus, a regression analysis with pooled data showed a trend between hummock height and thaw depth, which further analysis illustrated is entirely attributable to higher hummocks being dominated by *Sphagnum* and lower ones dominated by *Cladonia*. The striking importance of vegetative point cover would explain the varying reports in the literature on the influence of microtopography (Biasi *et al.* 2005; Sullivan *et al.* 2008; Minke *et al.* 2009; Wright *et al.* 2009). These results underscore the importance of noting vegetation information in order to correctly attribute differences in thaw depth to the correct characteristics.

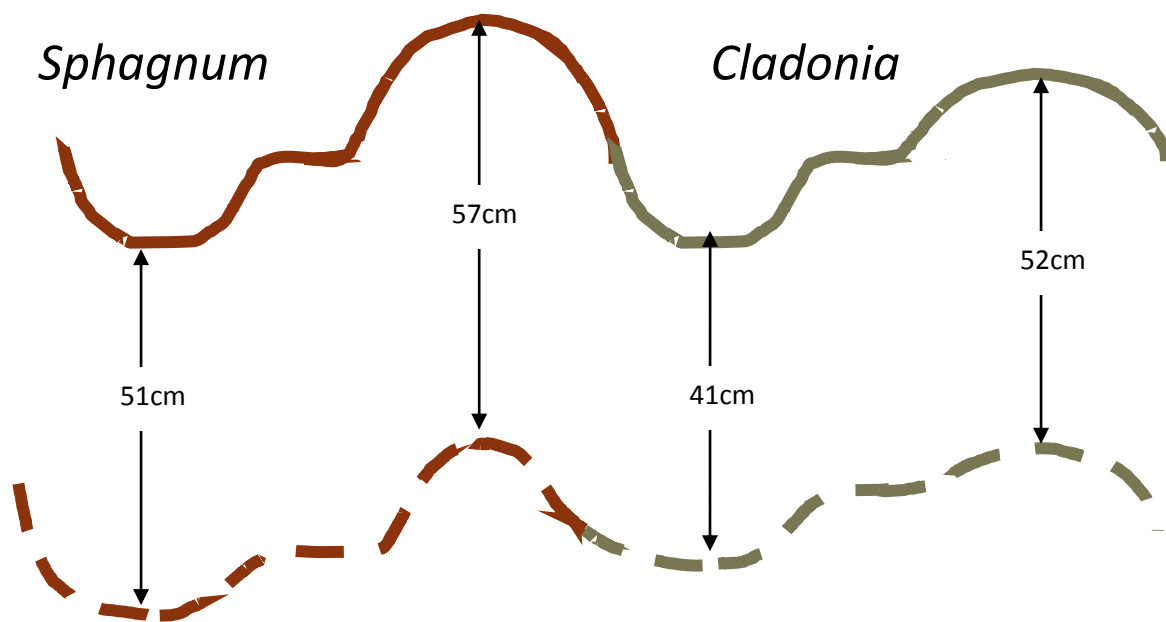


Figure II-9 Schematic illustrating the influence of cryptogams and microforms (hollow, flat, side hummock and hummock) on thaw depth (~50cm). Solid lines (—, —) illustrate surface while dashed lines (---, ---) illustrate frost table for *Cladonia* and *Sphagnum* respectively.

Results in the context of modeling

Quantifying the relationship between each vegetation stratum and thaw depth is important in the context of incorporating accurate vegetation parameters in process-based ecosystem models and land surface schemes on permafrost dynamics and active-layer development, which are key to predicting the impact of climate change on permafrost degradation. Efforts have been made to include vegetation in such models (e.g. Beringer *et al.* 2001; Roy-Léveillé *et al.* 2014; Bonnaventure *et al.* 2012; Kremer *et al.* 2011). However, these studies have few empirical results to parameterize permafrost-vegetation interactions. For example, the Northern Ecosystem Soil Temperature model (NEST; Zhang *et al.*, 2003) incorporates LAI as a parameter predicting thaw depth without any field studies to back the

assumption that greater LAI reduces thaw depth. Since snow depth did not vary with tree cover or LAI at the site or plot level, our results provide support for the assumption that shading provided by the vegetation canopy reduces ground temperatures in summer likely leading to shallower thaw depths. Yet, we found that as a quantitative predictor, tree density had a tighter relationship than LAI with thaw depth. Empirical studies provide much needed quantitative basis for model parameters and guide the choice of parameters to include in models.

Furthermore, most ecosystem models and land surface schemes tend to group vegetation into broadly defined plant functional types together without finer characteristics included (e.g. Beringer *et al.* 2001; Kremer *et al.* 2011; Bonnaventure *et al.* 2012; Roy-Léveillé *et al.* 2014). Yet, the plant characteristics within functional groups matter. Some studies have found that shrub cover decreases thaw depth attributed to shading in the summer (Nauta *et al.* 2015; Blok *et al.* 2010), while others have found that shrub cover increases thaw depth due to increased snow accumulation (Bonfils *et al.* 2012; Lawrence & Swenson 2011; Pelletier *et al.* in preparation) while the results from this study found no influence on thaw depth (although we acknowledge that the size of the quadrats used in this study may have been inappropriate to detect an influence). Shrub height relative to snow depth is an important variable determining whether shrub cover influences snow accumulation and in turn the ground thermal regime as shown in field results (Pelletier *et al.* in prep) and in modeling results (Bonfils *et al.* 2012). In addition to shrub height and architecture, shrub distribution patterns and growth form (e.g. evergreen vs. deciduous) may also be important

characteristics to include in model parameters defining shrubs as these characteristics were different in this region compared to previous studies (Nauta et al. 2015; Bonfils *et al.* 2012; Lawrence & Swenson 2011; Blok *et al.* 2010, Pelletier *et al.* in prep.).

In the context of modeling, the differences in plant characteristics between *Sphagnum* and *Cladonia* as well as other taxa of cryptogams suggest that this broad group be at least split into three subgroups although further studies are needed to confirm its importance on a large-scale; if not more refined groupings as more research is conducted that may illustrate even more taxa that differ in their associated thaw depths. Particularly, lichens should be given consideration since much work has focused on the cooling capacity of mosses but no research to our knowledge has considered lichens (e.g. Beringer *et al.* 2001) which the results of this research have shown lead to even shallower thaw depths. While further work is needed in order to define appropriate plant functional types in terms of influence of vegetation on permafrost as has been extensively done for carbon cycling (e.g. Chapin *et al.* (1996)), the results from this study provide a basis on which to begin subdivision of the plant functional types into more refined groupings to be used in modeling including characterising shrub cover and distinguishing among *Sphagnum*, other mosses and *Cladonia*. Developing more sophisticated model parameterizations is particularly vital in the discontinuous permafrost zone where permafrost degradation leads not only to deepening of the active layer but also to its disappearance in portions of the landscape.

Impact of changing vegetation on permafrost

In the context of a changing climate (IPCC 2013), it is important to understand the underlying mechanisms in order to project how high-latitude ecosystems may react to increasingly warmer air temperatures. Not only are increasing air temperatures leading to direct permafrost thaw (Hinzman *et al.* 2005; Smith *et al.* 2010) which may release additional carbon further accelerating climate change (Schuur *et al.* 2008), vegetation composition and structure are also reacting to increases in air temperature (Elmendorf *et al.* 2012a; Elmendorf *et al.* 2012b). The encroachment of portions of the treeline towards the North (Harsch *et al.* 2009) may attenuate the degradation of permafrost as the presence of trees was shown to be associated with shallower thaw depths. Regarding shrubs, this functional group increased most in range and in size in response to a warming climate (Myers-Smith *et al.* 2011). As shrubs are changing so drastically, it is particularly vital to devote further research to determine the types of shrubs and the snow conditions that will accelerate permafrost degradation (e.g. Nauta *et al.* 2015; Blok *et al.* 2010) and which ones will attenuate impacts of increasing temperatures (e.g. Pelletier *et al.* in prep; Bonfils *et al.* 2012). The decrease in lichens with warming climate (Cornelissen *et al.* 2001; Lang *et al.* 2011) may accelerate permafrost degradation as lichen cover was shown to insulate the ground. Meanwhile, *Sphagnum* is predicted to remain relatively stable in distribution globally (Cornelissen *et al.* 2001; Lang *et al.* 2011) where an increase in *Sphagnum* cover in peatlands that retain moisture longer than lichens would have accelerated permafrost degradation based on our results.

Conclusion

We found an influence of vegetation on thaw depth at two strata in the system: trees and cryptogams without an effect from shrub percent cover in addition to an influence of microform. More open areas with lower tree density were associated with greater thaw depths. *Sphagnum* cover compared to *Cladonia* as well as hummocks compared to hollows led to greater thaw depths measured from the surface. Combined, these characteristics explained a range of 35cm to 70cm in thaw depth between the hollow points near trees under *Cladonia* to the hummock points far from trees covered by *Sphagnum*. As the magnitude of the recorded difference due to cryptogam genera was similar and the strength of the cryptogam influence was greater and more distinct than microforms, our results illustrate the importance of including at the very least basic cryptogam categories in permafrost surveys (e.g. *Sphagnum*, fructicose lichens (such as *Cladonia*), feathermoss, other green mosses, other lichens). Furthermore, since ignoring the cryptogamic information leads to falsely attributing a greater influence to microform, the vegetation characteristics are essential in order to better understand the mechanisms involved in active-layer development. While the mechanisms uncovered by this research were predominantly at the point-level, the same trends were observable at the larger scale when sites were dominated by particular characteristics leading to greater or shallower thaw depths.

Acknowledgements

This research was supported by the Natural Sciences and Engineering Research Council (NSERC), Fonds québécois de recherche sur la nature et les technologies (FQRNT), Northern Studies Training Program (NSTP), and the Canadian Northern Studies Trust (CNST) from the Garfield Weston Foundation.

Particular thanks to Dr. Bill Quinton (Wilfrid Laurier University) for founding and coordinating the research site without which none of this research would have been possible. We are grateful to the help from faculty across Canada for their input at all stages of this project: to Dr. Patrick James (Université de Montréal) for help with site-level sample design, to Dr. Stéphanie Pellerin (Université de Montréal) for vegetation field design suggestions, to Dr. Daniel Fortier (Université de Montréal) for valuable insights into data interpretation, and to Dr. Laura Chasmer (University of Lethbridge) for providing remote sensing classification data. We would like to thank the following students for their help and input : Manuel Helbig (Université de Montréal) and Ryan Connon (Wilfrid Laurier University) for conducting snow surveys in the winter field season, Antoine Magnoux (Université de Montréal) for literature review on microtopography and thermal regimes, and Étienne Léveillé-Brouillet (Université d'Ottawa) for insights on interpreting results. Thanks also to Dr. Irwin Brodo (Canadian Museum of Nature) and Dr. Robert Gauthier (Université Laval) for help with lichen and *Sphagnum* identification respectively as well as to Dr. Jennifer Doubt (Canadian Museum of Nature) for accepting herbarium specimens.

References

- Allard, M., & Lemay, M. (2012). *Nunavik and Nunatsiavut: From science to policy. An integrated Regional Impact Study (IRIS) of climate change and modernization*. Quebec City, QC, Canada, 303pp.
- Aylesworth, J. M., & Kettles, I. M. (2000). Distribution of fen and bog in the Mackenzie Valley, 60 N-68 N. *Natural Resources Canada, Geological Survey of Canada Bulletin, 547*, 660-678.
- Baltzer, J. L., Veness, T., Chasmer, L. E., Sniderman, A. E., & Quinton, W. L. (2014). Forests on thawing permafrost: fragmentation, edge effects, and net forest loss. *Global Change Biology, 20*, 824–834.
- Bello, R., & Arama, A. (1989). Rainfall interception in lichen canopies. *Climatol. Bull, 23*(2), 74-78.
- Bengtsson, J., & Torkelsson, E. (2012). *The potential impact of changing vegetation on thawing permafrost: effects of manipulated vegetation on summer ground temperatures and soil moisture in Abisko, Sweden*. Lund University.
- Beringer, J., Lynch, A. H., Chapin III, F. S., Mack, M., & Bonan, G. B. (2001). The representation of arctic soils in the land surface model: the importance of mosses. *Journal of Climate, 14*(15), 3324-3335.
- Biasi, C., Wanek, W., Rusalimova, O., Kaiser, C., Barsukov, P., Richter, A., Meyer, H., *et al.* (2005). Microtopography and Plant-Cover Controls on Nitrogen Dynamics in Hummock Tundra Ecosystems in Siberia. *Arctic, Antartic, and Alpine Research, 37*(4), 435–443.
- Blok, D., Heijmans, M. M. P. D., Schaepman-Strub, G., Kononov, a. V., Maximov, T. C., & Berendse, F. (2010). Shrub expansion may reduce summer permafrost thaw in Siberian tundra. *Global Change Biology, 16*(4), 1296–1305.
- Blok, D., Heijmans, M. M. P. D., Schaepman-Strub, G., Ruijven, J., Parmentier, F. J. W., Maximov, T. C., & Berendse, F. (2011). The cooling capacity of mosses: controls on water and energy fluxes in a Siberian tundra site. *Ecosystems, 14*(7), 1055–1065.
- Bonfils, C. J. W., Phillips, T. J., Lawrence, D. M., Cameron-Smith, P., Riley, W.J. & Subin, Z.M. (2012). On the influence of shrub height and expansion on northern high latitude climate *Environmental Research Letters, 7*:015503

- Bonnaventure, P. P., Lewkowicz, A. G., Kremer, M., & Sawada, M. C. (2012). A Permafrost Probability Model for the Southern Yukon and Northern British Columbia , Canada. *Permafrost and Periglacial Processes*, *68*, 52–68.
- Brodo, I. M., Sharnoff, S. D., & Sharnoff, S. (2001). *Lichens of North America*. Yale University Press. USA.
- Brouillet, L., F. Coursol, S. J. Meades, M. Favreau, M. Anions, P. Bélisle and P. Desmet. 2010+. VASCAN, the Database of Vascular Plants of Canada. (consulted on 30 May 2014) Retrieved from: <http://data.canadensys.net/vascan/>.
- Bubier, J. L., Rock, B. N., & Crill, P. M. (1997). Spectral reflectance measurements of boreal wetland and forest mosses. *Journal of Geophysical Research*, *102*(D24), 29438:29494.
- Camill, P. (2000). How much do local factors matter for predicting transient ecosystem dynamics? Suggestions from permafrost formation in boreal peatlands. *Global Change Biology*, *6*(2), 169–182.
- Camill, P. (2005). Permafrost thaw accelerates in boreal peatlands during late-20th century climate warming. *Climate Change*, *68*, 135–152.
- Cannone, N., & Guglielmin, M. (2009). Influence of vegetation on the ground thermal regime in continental Antarctica. *Geoderma*, *151*(3-4), 215–223.
- Carter, N. E. A., & Viles, H. A. (2004). Lichen hotspots: raised rock temperatures beneath *Verrucaria nigrescens* on limestone. *Geomorphology*, *62*, 1–16.
- Chapin, F. S., Bret-Harte, M. S., Hobbie, S. E., & Zhong, H. (1996). Plant functional types as predictors of transient responses of arctic vegetation to global change. *Journal of Vegetation Science*, *7*(3), 347-358.
- Chasmer, L., Hopkinson, C., & Quinton, W. (2010). Quantifying errors in discontinuous permafrost plateau change from optical data, Northwest Territories, Canada: 1947-2008. *Canadian Journal of Remote Sensing*, *36*(S2), 211–223.
- Chasmer, L., Hopkinson, C., Veness, T., Quinton, W., & Baltzer, J. (2014). A decision-tree classification for low-lying complex land cover types within the zone of discontinuous permafrost. *Remote Sensing of Environment*, *143*, 73–84.
- Chasmer, L., Kenward, A., Quinton, W., & Petrone, R. (2012). CO₂ Exchanges within Zones of Rapid Conversion from Permafrost Plateau to Bog and Fen Land Cover Types. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, *44*(4), 399–411.

Chasmer, L., Quinton, W., Hopkinson, C., Petrone, R., & Whittington, P. (2011). Vegetation Canopy and Radiation Controls on Permafrost Plateau Evolution within the Discontinuous Permafrost Zone, Northwest Territories, Canada. *Permafrost and Periglacial Processes*, 213, 199–213.

Chevan, A. and Sutherland, M. (1991) Hierarchical Partitioning. *The American Statistician* 45, 90–96.

Cornelissen, J. H. C., Callaghan, T. V., Alatalo, J. M., Michelsen, A., Graglia, E., Hartley, A. E., Hik, D. S., *et al.* (2001). Global change and arctic ecosystems: is lichen decline a function of increases in vascular plant biomass? *Journal of Ecology*, 89(6), 984–994.

Cottam, G., & Curtis, J. T. (1956). The Use of Distance Measures in Phytosociological Sampling. *Ecology*, 37(3), 451–460.

Dufour-Tremblay, G., Lévesque, E., & Boudreau, S. (2012). Dynamics at the treeline : differential responses of *Picea mariana* and *Larix laricina* to climate change in eastern subarctic Québec. *Environmental Research Letters*, 7(044038), 1:10.

Elmendorf, S. C., Henry, G. H. R., Hollister, R. D., Björk, R. G., Bjorkman, A. D., Callaghan, T. V., Collier, L. S., *et al.* (2012). Global assessment of experimental climate warming on tundra vegetation: heterogeneity over space and time. *Ecology letters*, 15(2), 164–75.

Elmendorf, S. C., Henry, G. H. R., Hollister, R. D., Björk, R. G., Boulanger-Lapointe, N., Cooper, E. J., Cornelissen, J. H. C., *et al.* (2012). Plot-scale evidence of tundra vegetation change and links to recent summer warming. *Nature Climate Change*, 2(6), 453–457.

Elumeeva, T. G., Soudzilovskaia, N. a., During, H. J., & Cornelissen, J. H. C. (2011). The importance of colony structure versus shoot morphology for the water balance of 22 subarctic bryophyte species. *Journal of Vegetation Science*, 22(1), 152–164.

Environment Canada. 2014. Canadian climate normals 1981-2010 Station Data: Fort Simpson A. (consulted on 30 May 2014). Retrieved from: http://climate.weather.gc.ca/climate_normals/results_1981_2010_e.html?stnID=1656.

Esslinger, T. L. 2014. A cumulative checklist for the lichen-forming, lichenicolous and allied fungi of the continental United States and Canada. North Dakota State University: <http://www.ndsu.edu/pubweb/~esslinge/chcklst/chcklst7.htm> (First Posted 1 December 1997, Most Recent Version (#19) 23 March 2014), Fargo, North Dakota

- Faubert, J. (2012). *Flore des bryophytes du Québec-Labrador. Volume 1 : Anthocérotes et hépatiques*. Société québécoise de bryologie, Saint-Valérien, Québec, xvii + 356 pp.
- Faubert, J. (2013) *Flore des bryophytes du Québec-Labrador. Volume 2 : Mousses, première partie*. Société québécoise de bryologie, Saint-Valérien, QC, Canada, xiv+402pp.
- Faubert, J. (2014), *Flore des bryophytes du Québec-Labrador. Volume 3 : Mousses, seconde partie*. Société québécoise de bryologie, Saint-Valérien, QC, Canada, viii+456pp.
- Forbes, B. C., Fauria, M., & Zetterberg, P. (2010). Russian Arctic warming and 'greening' are closely tracked by tundra shrub willows. *Global Change Biology*, 16(5), 1542-1554.
- Fraser, R. H., Lantz, T. C., Olthof, I., Kokelj, S. V., & Sims, R. A. (2014). Warming-Induced Shrub Expansion and Lichen Decline in the Western Canadian Arctic. *Ecosystems*, 17, 1151–1168.
- Gamache, I., & Payette, S. (2004). Height growth response of tree line black spruce to recent climate warming across the forest-tundra of eastern Canada. *Journal of Ecology*, 92, 835–845.
- Garon-Labrecque, M., Léveillé-Bourret, É., Higgins, K. L. and Sonnentag, O. (in review) Additions to the Boreal Flora of the Northwest Territories with a Preliminary Vascular Flora of Scotty Creek. *Canadian Field-Naturalist*.
- Gauslaa, Y. (1984). Heat resistance and energy budget in different Scandinavian plants. *Ecography*, 7(1), 5–78.
- Gornall, J. L., Jónsdóttir, I. S., Woodin, S. J., & Van der Wal, R. (2007). Arctic mosses govern below-ground environment and ecosystem processes. *Oecologia*, 153(4), 931–41.
- Grömping, U. (2006). Relative Importance for Linear Regression in R: The Package relaimpo. *Journal of Statistical Software*, 17(1), 1--27.
- Grosse, G., Harden, J., Turetsky, M., McGuire, a. D., Camill, P., Tarnocai, C., Frohling, S., *et al.* (2011). Vulnerability of high-latitude soil organic carbon in North America to disturbance. *Journal of Geophysical Research*, 116, 1–23.
- Gruber, S. (2012). The Cryosphere Derivation and analysis of a high-resolution estimate of global permafrost zonation. *The Cryosphere*, 6, 221–233.
- Guglielmin, M., Ellis Evans, C. J., & Cannone, N. (2008). Active layer thermal regime under different vegetation conditions in permafrost areas. A case study at Signy Island (Maritime Antarctica). *Geoderma*, 144(1-2), 73–85.

Guglielmin, M., Worland, M. R., & Cannone, N. (2012). Spatial and temporal variability of ground surface temperature and active layer thickness at the margin of maritime Antarctica, Signy Island. *Geomorphology*, 155-156, 20–33.

Harsch, M. A., Hulme, P. E., McGlone, M. S., & Duncan, R. P. (2009). Are treelines advancing? A global meta-analysis of treeline response to climate warming. *Ecology letters*, 12(10), 1040–1049.

Hayashi, M., Quinton, W., Pietroniro, A., & Gibson, J. (2004). Hydrologic functions of wetlands in a discontinuous permafrost basin indicated by isotopic and chemical signatures. *Journal of Hydrology*, 296(1-4), 81–97.

Hayashi, Masaki, Goeller, N., Quinton, W. L., & Wright, N. (2007). A simple heat-conduction method for simulating the frost-table depth in hydrological models. *Hydrological Processes*, 21(19), 2610–2622.

Hinzman, L. D., Bettez, N. D., Bolton, W. R., Chapin, F. S., Dyrgerov, M. B., Fastie, C. L., Griffith, B., *et al.* (2005). Evidence and implications of recent climate change in northern Alaska and other arctic regions. *Climate Change*, 72, 251–298.

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 [Stocker, T.F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex and P.M. Midgley (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 1535 pp.

Ireland, R. R. (1982). *Moss Flora of the Maritime Provinces. Publications in Botany/Publications de botanique No. 13.* National Museums of Canada/Musée national des sciences naturelles. Ottawa, ON, Canada.

Johnstone, J. F., Hollingsworth, T. N., CHAPIN III, F. S., & Mack, M. C. (2010). Changes in fire regime break the legacy lock on successional trajectories in Alaskan boreal forest. *Global Change Biology*, 16, 1281–1295.

Kershaw, K. A. & Field, G. (1975). Studies on lichen-dominated systems. XV. The temperature and humidity profiles in a *Cladina alpestris* mat. *Canadian Journal of Botany*, 53, 2614–2620.

Kershaw, K. A. (1975). Studies on lichen-dominated systems. XII. The ecological significance of thallus color. *Canadian Journal of Botany*, 53(7), 660–667.

- Kershaw, K. A. (1983). The Thermal Operating-Environment of a lichen. *The Lichenologist*, 15(02), 191–207.
- Kobayashi, H., Ryu, Y., Baldocchi, D. D., Welles, J. M., & Norman, J. M. (2013). On the correct estimation of gap fraction: How to remove scattered radiation in gap fraction measurements? *Agricultural and Forest Meteorology*, 174-175, 170–183.
- Kremer, M., Lewkowitz, A. G., Bonnaventure, P. P., & Sawada, M. C. (2011). Utility of Classification and Regression Tree Analyses and Vegetation in Mountain Permafrost Models , Yukon , Canada. *Permafrost and Periglacial Processes*, 22, 163–178.
- Lang, S. I., Cornelissen, J. H. C., Shaver, G. R., Ahrens, M., Callaghan, T. V., Molau, U., Ter Braak, C. J. F., *et al.* (2012). Arctic warming on two continents has consistent negative effects on lichen diversity and mixed effects on bryophyte diversity. *Global Change Biology*, 18(3), 1096–1107.
- Lantuit, H., & Pollard, W. H. (2008). Fifty years of coastal erosion and retrogressive thaw slump activity on Herschel Island , southern Beaufort Sea , Yukon Territory , Canada. *Geomorphology*, 95, 84–102.
- Lantz, T. C., & Kokelj, S. V. (2008). Increasing rates of retrogressive thaw slump activity in the Mackenzie Delta region, N.W.T., Canada. *Geophysical Research Letters*, 35(6), L06502.
- Lawrence, D. M. & Swenson, S. C. (2011) Permafrost response to increasing Arctic shrub abundance depends on the relative influence of shrubs on local soil cooling versus large-scale climate warming. *Environmental Research Letters*, 6: 045505
- Legendre, P. & Legendre, L. (2012). *Numerical Ecology*. 3rd Ed. Elsevier. Oxford, UK. 990pp.
- Li-COR Biosciences (2013). *LAI-2200C Plant Canopy Analyzer: instruction manual*. Lincoln, NE, USA.
- Lindeman, R.H., Merenda, P.F. & Gold, R.Z. (1980) *Introduction to Bivariate and Multivariate Analysis*, Glenview IL: Scott, Foresman.
- Michel, P., Lee, W. G., During, H. J., & Cornelissen, J. H. (2012). Species traits and their non-additive interactions control the water economy of bryophyte cushions. *Journal of ecology*, 100(1), 222-231.
- Minke, M., Donner, N., Karpov, N., Klerk, P. De, & Joosten, H. (2009). Patterns in vegetation composition, surface height and thaw depth in polygon mires in the Yakutian arctic (NE

Siberia): a microtopographical characterisation of the active layer. *Permafrost and Periglacial Processes*, 20, 357–368.

Myers-Smith, I. H., Forbes, B. C., Wilmking, M., Hallinger, M., Lantz, T., Blok, D., Tape, K. D., *et al.* (2011). Shrub expansion in tundra ecosystems: dynamics, impacts and research priorities. *Environmental Research Letters*, 6(4), 045509.

Nauta, A. L., Heijmans, M. M. P. D., Blok, D., Limpens, J., Elberling, B., Gallagher, A., Li, B., *et al.* (2015). Permafrost collapse after shrub removal shifts tundra ecosystem to a methane source. *Nature Climate Change*, 5(1), 67–70.

O'Donnell, J. A., Romanovsky, V. E., Harden, J. W., & McGuire, A. D. (2009). The effect of moisture content on the thermal conductivity of moss and organic soil horizons from black spruce ecosystems in interior Alaska. *Soil Science*, 174(12), 646–651.

Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P. M., Stevens, H. H. and Wagner, H. (2013). *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.0-10. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>

Olson, D. M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E. D., Burgess, N. D., Powell, G. V. N., Underwood, E. C., Amico, J. A. D., *et al.* (2001). Terrestrial Ecoregions of the World : A New Map of Life on Earth. *BioScience*, 51(11), 933–938.

Pelletier, M., Allard, M. & Lévesque, E. (in prep) Geomorphological, ecological and thermal time phase of permafrost degradation, Tasiapik, Nunavik.

Pomeroy, J. W., & Brun, E. (2001). Physical properties of snow. *Snow ecology*, 45-126.

Quinton, W. L., Hayashi, M., & Chasmer, L. E. (2009). Peatland Hydrology of Discontinuous Permafrost in the Northwest Territories: Overview and Synthesis. *Canadian Water Resources Journal*, 34(4), 311–328.

Quinton, W. L., Hayashi, M., & Pietroniro, A. (2003). Connectivity and storage functions of channel fens and flat bogs in northern basins. *Hydrological Processes*, 17(18), 3665–3684.

R Core Development Team (2014) R: A Language and Environment for Statistical Computing (version 3.10.0). R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Retrieved from: <http://www.R-project.org>.

Roberts, D. W. (1986). Ordination on the basis of fuzzy set theory. *Vegetatio*. 66(3), 123-131.

- Rouse, W. R., & Kershaw, K. A. (1971). The effects of burning on the heat and water regimes of lichen-dominated subarctic surfaces. *Arctic and Alpine Research*, 291-304.
- Roy-Léveillé, P., Burn, C. R., & McDonald, I. D. (2014). Vegetation-Permafrost Relations within the Forest-Tundra Ecotone near Old Crow, Northern Yukon, Canada. *Permafrost and Periglacial Processes*, 25, 127–135.
- Ryu, Y., Nilson, T., Kobayashi, H., Sonnentag, O., Law, B. E., & Baldocchi, D. D. (2010). On the correct estimation of effective leaf area index: Does it reveal information on clumping effects? *Agricultural and Forest Meteorology*, 150(3), 463–472.
- Schuur, E. A. G., Bockheim, J., Canadell, J. G., Euskirchen, E., Field, C. B., Goryachkin, S. V., Hagemann, S., *et al.* (2008). Vulnerability of Permafrost Carbon to Climate Change: Implications for the Global Carbon Cycle. *BioScience*, 58(8), 701–714.
- Shur, Y., & Jorgenson, M. (2007). Patterns of permafrost formation and degradation in relation to climate and ecosystems. *Permafrost and Periglacial Processes*, 19(December 2006), 7–19.
- Smith, M. W., & Riseborough, D. W. (2002). Climate and the Limits of Permafrost : A Zonal Analysis. *Permafrost and Periglacial Processes*, 15, 1–15.
- Smith, S. L., Romanovsky, V. E., Lewkowitz, A. G., Burn, C. R., Allard, M., Clow, G. D., Yoshikawa, K., *et al.* (2010). Thermal State of Permafrost in North America: A Contribution to the International Polar Year. *Permafrost and Periglacial Processes*, 21, 117–135.
- Soudzilovskaia, N. A., Van Bodegom, P. M., & Cornelissen, J. H. C. (2013). Dominant bryophyte control over high-latitude soil temperature fluctuations predicted by heat transfer traits, field moisture regime and laws of thermal insulation. *Functional Ecology*, 27(6), 1442–1454.
- Stoy, P. C., Street, L., Johnson, A. V., Prieto-Blanco, A., & Ewing, S. A. (2012). Reflectance of Common Subarctic Mosses and Lichens under Field Conditions: Might Changes to Community Composition Impact Climate-Relevant Surface Fluxes? *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 44(4), 500–508.
- Sullivan, P. F., Arens, S. J. T., Chimner, R. A., & Welker, J. M. (2008). Temperature and Microtopography Interact to Control Carbon Cycling in a High Arctic Fen. *Ecosystems*, 11, 61–76.

- Swann, A. L., Fung, I. Y., Levis, S., Bonan, G. B., & Doney, S. C. (2010). Changes in Arctic vegetation amplify high-latitude warming through the greenhouse effect. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *107*(4), 1295–300.
- Vitt, D. H., Halsey, L. A., & Zoltai, S. C. (2000). The changing landscape of Canada's western boreal forest: the current dynamics of permafrost. *Canadian Journal of Forest Research*, *30*, 283–287.
- Warnes, G. R., Bolker, B., Bonebakker, L., Gentleman, R., Huber, W., Liaw, A., Lumley, T., Maechler, M., Magnusson, A., Moeller, S., Schwartz, M. and Venables, B. (2014). gplots: Various R programming tools for plotting data. R package version 2.14.2. Retrieved from: <http://CRAN.R-project.org/package=gplots>; last accessed September 2014.
- Williams, T. J., Quinton, W. L., & Baltzer, J. L. (2013). Linear disturbances on discontinuous permafrost: implications for thaw-induced changes to land cover and drainage patterns. *Environmental Research Letters*, *8*(025006), 1:12.
- Wright, N., Hayashi, M., & Quinton, W. L. (2009). Spatial and temporal variations in active layer thawing and their implication on runoff generation in peat-covered permafrost terrain. *Water Resources Research*, *45*(5), 1–13.
- Zhang, Y., Chen, W., & Cihlar, J. (2003). A process-based model for quantifying the impact of climate change on permafrost thermal regimes. *Journal of Geophysical Research*, *108*(D22), ACL 5–1:16.

Appendix 1

Table A-1

Tree variables (DBH, distance to trees) and average percent cover by species over 25cm x 25cm quadrat for each plant community determined by k-means partitioning of raw species cover split by functional groups. Author abbreviations of taxonomic names follows the International Plant Names Index (2012). Taxonomy follows Brouillet *et al.* (2010+), Faubert (2012, 2013, 2014), and Esslinger (2014) for vascular plants, bryophytes and lichens respectively.

	Authority	Plant community		
		<i>Sphagnum fuscum</i>	<i>Cladonia</i>	Feathermoss
Total area (m ²)		6.4	15.4	5.3
DBH (cm)		3.1	3.4	4.1
Tree density (trees/ha)		4400	6900	5100
Litter (%)		16.0	22.7	36.4
Vascular vegetation				
Trees (%)				
<i>Betula occidentalis</i>	Hooker	-	-	0.7
<i>Larix laricina</i>	(Du Roi) K. Koch	-	-	0.3
<i>Picea mariana</i>	(Mill.) Britton, Sterns & Poggenb.	6.9	10.1	10.0
Shrubs (%)		36.3	46.8	33.6
<i>Andromeda polifolia</i>	L.	0.3	0.1	-
<i>Betula glandulosa</i>	Michx.	0.2	<0.1	0.2
<i>Chamaemorus calcyclata</i>	(L.) Moench	2.2	0.5	0.5
<i>Empetrum nigrum</i> subsp. <i>hermaphroditum</i>	(Lange ex Hagerup) Böcher	-	0.2	<0.1
<i>Rhododendron groenlandicum</i>	(Oeder) Kron & Judd	20.8	32.1	25.1
<i>Rhododendron tomentosum</i>	Harmaja	1.0	0.4	-
<i>Rubus chamaemorus</i>	L.	4.5	4.4	0.6
<i>Vaccinium oxycoccus</i>	L.	0.9	0.3	---
<i>Vaccinium uliginosum</i>	L.	-	<0.1	-
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	L.	6.8	8.7	7.0
<i>Salix</i> spp	NA	-	-	0.3

Table A-1 (con't)

	Authority	Plant community		
		<i>Sphagnum fuscum</i>	<i>Cladonia</i>	Feathermoss
Herbaceous plants (%)		0.3	0.3	0.9
<i>Drosera rotundifolia</i>	L.	0.2	<0.1	-
<i>Equisetum sylvaticum</i>	L.	<0.1	-	0.4
<i>Geocaulum lividum</i>	(Richardson) Fernald	0.1	0.25	0.3
<i>Maianthemum trifolia</i>	(L.) Sloboda	-	<0.1	-
<i>Poaceae</i> spp	NA	-	-	0.1
<i>Pyrola asarifolia</i> subsp <i>asarifolia</i>	Michx.	-	-	<0.1
Bryophytes (%)		61.4	33.8	51.0
<i>Acrocarp moss</i>	NA	<0.1	0.2	0.7
<i>Dicranum undulatum</i>	Schrad. ex Brid	0.8	0.7	0.2
<i>Hylocomium splendens</i>	(Hedw.) Schimp	-	1.6	25.4
<i>Leomylia anomala</i>	J. J. Engel & Braggins	4.2	1.0	0.5
<i>Pleurozium scheberi</i>	(Willd. ex Brid.) Mitt.	1.1	3.0	16.8
<i>Polytrichum</i> spp	NA	-	0.2	-
<i>Ptilidium ciliare</i>	(L.) Hampe	1.2	2.7	6.6
<i>Sphagnum capillifolium</i>	(Ehrh.) Hedw.	0.9	12.1	0.8
<i>Sphagnum fuscum</i>	(Schimp.) H. Klinggr	53.2	12.4	-
Lichens (%)		30.0	44.5	14.5
<i>Cladonia amaurocraea</i>	(Flörke) Schaerer	0.3	0.2	-
<i>Cladonia arbuscula</i> subsp. <i>mitis</i> (= <i>Cladonia mitis</i>)	(Sandst.) Ruoss	10.5	17.1	5.5
<i>Cladonia stellaris</i>	(Opiz) Pouzar & Vězda	2.4	7.4	0.7
<i>Cladonia stygia</i>	(Fr.) Ruoss	14.9	17.3	5.5
<i>Cladonia uncialis</i>	(L.) Weber ex F. H. Wigg.	0.7	1.1	-
<i>Flavocetraria nivalis</i>	(L.) Kärnefelt & A. Thell	1.0	0.1	-
<i>Icmadophila ericetorum</i>	(L.) Zahlbr.	0.2	0.3	-
Unidentified lichens	NA	<0.1	0.5	0.6
<i>Peltigera aphthosa</i>	(L.) Willd.	-	0.4	2.3
<i>Peltigera neopolydactyla</i>	(Gyel.) Gyel.	-	<0.1	-

III. Section :

Discussion et conclusions

Discussion générale

Cette discussion comprend trois parties. Premièrement, ayant discuté les résultats des cryptogames et des microformes en détail dans l'article, il est pertinent d'inclure ici une discussion des résultats trouvés vis-à-vis les arbres et les arbustes dans le contexte d'études effectuées dans d'autres régions afin de répondre aux questions de recherche posées dans la Section I. Cela est suivi par une discussion des deux approches complémentaires utilisés afin de mesurer le couvert de la végétation vasculaire. La deuxième partie présente quelques éléments et suggestions, issus de notre expérience, à prendre en compte dans des études futures. Enfin, la troisième partie se veut une ouverture vers les possibilités d'applications de techniques de télédétection afin de caractériser la profondeur de dégel sur une région.

Influence de la végétation vasculaire sur la profondeur de dégel en contexte

Les résultats obtenus sur l'influence du couvert arborescent qui diminue la profondeur de dégel sont corroborés par des études antérieures sur la disparition (Williams *et al.* 2013) et la formation (Camill 2000) du pergélisol ainsi que sur la profondeur de dégel (Jean & Payette 2014). Dans la même région d'étude, Williams *et al.* (2013) avaient remarqué la disparition du pergélisol à la suite de l'enlèvement anthropique des arbres. Camill (2000) avait noté que la formation du pergélisol dans les tourbières ombrotrophes humides était plus fréquente près des arbres. Une plus petite profondeur de dégel sous couvert arborescent est attribuée à l'effet d'ombrage estival dans la région d'étude de Jean & Payette (2013). Dans certains cas, le couvert arborescent avait l'effet de diminuer

l'accumulation de neige puisque les branches interceptent la neige (Lundberg & Halldin 2001; McNay 1988). À l'inverse, le couvert arborescent peut mener à l'accumulation de la neige puisque celui-ci agit comme abri du vent (Jean & Payette 2014; Palmer *et al.* 2012). Dans notre recherche, aucune influence du couvert arborescent n'avait été noté sur la profondeur de la neige, ni entre les communautés végétales (malgré le grand écart du couvert forestier entre les communautés) ni entre les sites individuels. Il se peut que les deux effets des arbres sur le régime nival se soient annulés dans cet écosystème. Ainsi, il semble que l'influence estivale soit dominante dans cette région d'étude plutôt que l'effet hivernal.

Contrairement à nos résultats, une étude antérieure avait observé que le diamètre des arbres était une caractéristique importante (Camill 2000). Habituellement, le couvert forestier augmente avec le diamètre puisque le diamètre reflète la grandeur de l'arbre, bien que la relation diamètre-hauteur dépend de l'espèce (Peng *et al.* 2001). Dans notre région d'étude, il est possible que la forme très étroite des épinettes noires avec leurs branches courtes autour du tronc dans ce milieu appauvri fasse en sorte que le diamètre de l'arbre n'a pas d'influence sur la profondeur de dégel contrairement à ce qui a été observé ailleurs. Une meilleure approche pour estimer la grandeur de l'arbre dans cette région pourrait être le diamètre basal des branches, une mesure plus globale du diamètre qui inclut la longueur des branches tel qu'utilisé par Damesin *et al.* (2002). De plus, nous avons noté une différence dans l'amplitude de l'influence de la distance aux arbres selon la communauté végétale. Notamment, la profondeur de dégel était moins influencée par la distance aux arbres dans la communauté à pleurocarpes que dans les autres communautés végétales. Nous attribuons cette situation aux branches plus longues et au couvert forestier plus dense dans ces sites qui

rendent la zone d'influence d'un arbre plus grande. Ainsi, il semble qu'un meilleur choix de variable complémentaire à la distance des arbres aurait été le diamètre basal des branches au lieu du diamètre hauteur poitrine étant donné la forme de croissance des épinettes noires de cette région.

Nos résultats démontrent l'absence d'influence du couvert arbustif sur la profondeur de dégel malgré un grand échantillon de 432 placettes dans 72 sites. Plusieurs facteurs peuvent expliquer pourquoi nos résultats sur les essences éricacées (principalement *Rhododendron groenlandicum*) sont différents des résultats des autres études sur les essences décidues (Nauta et al. 2015; Pelletier *et al.* en prep; Blok *et al.* 2010; Lawrence & Swenson 2011; Bonfils *et al.* 2012). Les études précédentes ont trouvé des résultats contradictoires sur le rôle du couvert arbustif. Ainsi, certains ont noté une diminution de la profondeur de dégel due au couvert arbustif qui ont attribué à l'effet de l'ombrage estival (Nauta et al. 2015; Blok *et al.* 2010) tandis que d'autres ont noté une augmentation de la profondeur de dégel avec un plus grand couvert arbustif qui a été attribuée à l'effet isolant de la neige qui s'accumule sous les arbustes (Pelletier *et al.* en prep; Lawrence & Swenson 2011; Bonfils *et al.* 2012). Alors, les influences hivernale et estivale auraient pu s'annuler dans le paysage de notre étude et n'y avoir aucun effet net. Cependant, nous n'avons pas trouvé de relation entre le couvert arbustif et le couvert nival dans notre région d'étude. Cela peut être attribué à deux facteurs. Premièrement, la hauteur des arbustes (environ 50cm) est semblable à celle de la neige au sol (environ 55cm) et Pelletier *et al.* (en prep) ont noté une influence moins marquée des arbustes sur la distribution de la neige lorsque leur hauteur s'approchait du niveau de la neige. De plus, les résultats de modélisation suggèrent

une influence plus prononcée avec des arbustes de 2,0m versus 0,5m (Bonfils *et al.* 2012). Mais, il est à noter aussi que l'étude de Nauta *et al.* 2015 s'est effectuée dans une région où le couvert arbustif n'était que de 20cm. Deuxièmement, il se peut que la distribution des arbustes dans le paysage joue aussi un rôle. Le couvert arbustif dans notre étude était beaucoup plus homogène sans endroits dépourvus d'arbustes tandis que le couvert arbustif dans les régions d'étude de Pelletier *et al.* (en prep) et de Nauta *et al.* (2014) était composé d'individus groupés de façon distincte et avec des endroits sans arbustes. De plus, les feuilles sempervirentes peuvent aussi être un élément important puisque c'est une caractéristique qui distingue les arbustes de cette région des autres (Nauta *et al.* 2015; Blok *et al.* 2010; Pelletier *et al.* en prep). Il se peut qu'au cours de l'hiver les feuilles aient une influence sur la distribution de la neige, influençant ainsi le régime thermique. En résumé, nos résultats sur les éricacées diffèrent des études précédentes, ce qui peut être attribué à plusieurs caractéristiques, dont la forme, la distribution et la morphologie des espèces ainsi que le couvert nival.

Il est aussi possible que la taille d'échantillonnage (25cm x 25cm) était inappropriée pour retrouver l'influence des arbustes sur la profondeur de dégel. Par exemple, les parcelles expérimentales de Blok *et al.* (2010) et de Nauta *et al.* (2014) était de 10m de diamètre. Si les processus souterrains jouent un rôle ou si l'accumulation de la neige est préférentielle sur une grande échelle, un quadrat plus grand (e.g. 5m x 5m) aurait été plus propice. Ou, au contraire, si les processus régissant le régime thermique sont sensibles aux influences ponctuelles telles que retrouvées chez le couvert arborescent avec la distance précise aux arbres plutôt qu'avec couvert caractérisé par le LAI (voir paragraphe ci-dessous).

Alors, un quadrat plus petit (e.g. 10cm x 10cm) autour du point de mesure de profondeur de dégel aurait pu être préférable. D'ailleurs, des quadrats imbriqués avec une pondération selon la proximité au centre (e.g. couvert sur : 10cm x 10cm, 25cm x 25cm, 1m x 1m, et 5m x 5m) aurait pu combler ces deux pistes de possibilités.

Nos résultats démontrent que la densité des arbres est une caractéristique importante pour la profondeur de dégel surtout lorsque mesurée selon la distance aux arbres au lieu qu'avec la méthode de LAI optique. En comparant les deux mesures utilisées pour évaluer la densité des arbres, la distance aux arbres autour des points de mesure de profondeur de dégel prédit ($r^2 = 0,17$) mieux la profondeur de dégel que le LAI ($r^2 = 0,07$) mesuré optiquement avec le LAI-2200 au centre du site et au centre des quatre placettes de coins. Ce dernier mesure l'interception du rayonnement incident sur un rayon de 5m autour de chaque point d'échantillonnage. Mon interprétation de ce résultat est que la profondeur de dégel est très sensible à son environnement immédiat alors une mesure ponctuelle telle la distance aux arbres est meilleure qu'une mesure de densité plus générale qui considère un large rayon. Non seulement les différences trouvées entre les deux méthodes de mesures donnent des indices sur les mécanismes et les processus importants, la méthode pour mesurer la densité des arbres est aussi important du point de vue de la modélisation afin de choisir le meilleur paramètre pour représenter le couvert végétal. Ces résultats suggèrent que le LAI utilisé par Walker *et al.* (2003) dans leur étude et dans Zhang *et al.* (2003) dans leur modèle (NEST) n'est peut-être pas adéquat malgré sa simplicité et qu'une approche qui mesure la distance aux arbres est préférable afin d'obtenir des valeurs prédites plus justes de profondeur de dégel.

Études futures

Étant donné que les études sur l'influence des arbustes révèlent des résultats contradictoires, des études plus poussées sont nécessaires afin de cibler les caractéristiques qui déterminent comment les arbustes influencent le régime nival et thermique. Il semble que les études de modélisation (Lawrence & Swenson 2011; Bonfils *et al.* 2012) prennent en compte des processus physiques réels et importants (e.g. la faible conductivité thermique de la neige) mais qu'ils manquent des éléments dans leurs modèles afin de prédire sous quelles conditions une augmentation du couvert d'arbustes mènerait à une plus grande profondeur de dégel (Pelletier *et al.* en prép) et sous quelles conditions cela mènerait aux effets inverses (Nauta *et al.* 2015). Sur le terrain, il pourrait être avantageux de cibler les extrêmes dans le paysage : des endroits complètement dépourvus d'arbustes et des endroits avec un couvert arbustif très dense tel que fait par Pelletier *et al.* (en prép). De plus, des études expérimentales telles que la coupe d'arbustes comme dans le protocole de Nauta *et al.* (2014) permettent d'isoler ce facteur et d'observer les changements après l'intervention. Les coupes expérimentales ont l'avantage d'éviter de confondre les effets de l'avancement des arbustes avec le déclin des lichens qui s'effectuent simultanément sur le paysage (Fraser *et al.* 2014). Idéalement, des études seraient effectuées dans plusieurs régions avec différentes espèces et climats afin de décortiquer l'effet de chaque caractéristique. De plus, la zone d'influence (ordre de cm^2 , m^2 , etc) du couvert arbustif sur la profondeur de dégel devrait être établie.

Afin de parfaire nos connaissances sur l'influence des cryptogames, d'autres études devraient viser un échantillonnage d'un plus grand nombre d'espèces de bryophytes et de cryptogames. Un schéma d'échantillonnage qui vise un nombre égal de chaque espèce serait préférable afin d'obtenir suffisamment de données sur les espèces moins communes. Ainsi, avec de telles données, il serait possible d'identifier les caractéristiques responsables des différences de profondeur de dégel surtout avec l'inclusion d'espèces qui ne diffèrent qu'en un seul caractère. Par exemple, malgré une morphologie identique *Peltigera aphthosa* est plus pâle que *P. neopolydactyla*, et une comparaison de ces espèces permettrait d'évaluer directement l'influence de l'albédo (Figure III-1). Idéalement, une approche par traits fonctionnels pourrait être développée tel qu'utilisé pour l'influence des plantes sur la biogéochimie et l'hydrologie (de Bello *et al.* 2010; Cornelissen *et al.* 2007; Lavorel & Garnier 2002). De plus, des études expérimentales où l'air ambiant est réchauffé et refroidit artificiellement permettraient d'établir le lien causal et d'isoler les facteurs.



Figure III-1. *Peltigera neopolydactyla* (vert) et *P. aphthosa* (gris foncé) démontrant leur morphologie semblable et couleurs contrastantes.

En plus d'inclure plus de points d'échantillonnage sur plus d'espèces moins communes dans le paysage, des études éventuelles devraient inclure plus d'échantillons sur des combinaisons inhabituelles de cryptogames et de microformes (e.g. *Sphagnum* en dépression ou *Cladonia* sur butte). Au lieu d'employer un schéma d'échantillonnage basé sur le principe de points distribués aléatoirement spatialement tel qu'utilisé ici, un schéma d'échantillonnage équilibré qui cible un nombre égal de chaque combinaison d'espèces et de microformes serait plus approprié. Ce type d'échantillonnage permettrait de conclure de façon plus définitive en égard de la microtopographie sur la profondeur de dégel. En plus d'un schéma d'échantillonnage plus équilibré, des études dans d'autres régions, en prenant l'information sur les types de couvert végétal et sur le régime hydrique, permettraient de mieux généraliser les résultats.

Ouverture sur les possibilités d'application en télédétection

Les communautés végétales associées aux différentes profondeurs de dégel peuvent être délimitées à l'aide des outils de télédétection (Higgins 2014). Sur le site à l'étude, des données de LiDAR aéroporté ont été prises et traitées afin de déduire les paramètres structuraux des peuplements (fermeture et hauteur du couvert) (Chasmer *et al.* 2014). Selon les données disponibles, la communauté à pleurocarpes a une plus grande fermeture (0,7) et plus grande hauteur de couvert arborescent (7m) que celles de la communauté à *Sphagnum fuscum* et de la communauté à *Cladonia* (0,2; 3m) (Higgins 2014). De plus, selon une régression logistique entre la communauté à pleurocarpe et les deux autres, il semble qu'il est possible que la valeur de fermeture du couvert arborescent qui permet de les différencier

se situe entre 0,7 and 0,85 (Higgins 2014). De plus, il semble que tout comme la distance aux arbres est une mesure qui reflète la densité des arbres reliée à la profondeur de dégel, la fermeture du couvert calculée à partir d'une moyenne sur un rayon de 3m est associée à la profondeur de dégel (Higgins, non-publiée). Cependant, du moins avec le schéma d'échantillonnage utilisé, la distance aux arbres demeure un meilleur critère pour prédire la profondeur de dégel ($r^2=0,17$ au niveau des sites) que la fermeture de couvert selon les données de LiDAR ($r^2=0,05$) (Higgins, non-publiée). Ceci étant dit, si le schéma d'échantillonnage était développé aux fins de télédétection, il se peut qu'une relation plus serrée entre la profondeur de dégel et la fermeture du couvert soit trouvée. Par exemple, il sera nécessaire de prendre plus de points d'échantillonnage dans le rayon de 3m afin d'avoir une meilleure moyenne de la profondeur dégel et d'améliorer la précision de la localisation GPS des mesures prises sur le terrain. Ainsi, les données de télédétection prises sur une plus grande étendue peuvent servir afin d'extrapoler les données ponctuelles prises sur le terrain du moins pour identifier les communautés à pleurocarpes avec leur plus petite profondeur de dégel. Aussi, il est possible que la profondeur de dégel soit partiellement prédite selon la fermeture du couvert si un schéma d'échantillonnage plus approprié pour cet objectif était utilisé.

De plus, dans une forêt ouverte ou une région sans couvert arborescent, il est possible de détecter les propriétés spectrales de la végétation du sous-bois avec des techniques de télédétection (Peltoniemi *et al.* 2005). Les propriétés spectrales sont mesurées avec un spectroradiomètre qui permet d'évaluer la réflectance de la lumière à chaque longueur d'ondes (Peltoniemi *et al.* 2005). Il semble que chaque espèce a sa propre

signature spectrale avec des différences très marquées entre les mousses et les lichens (Bubier *et al.* 1995; Stoy *et al.* 2012; Higgins *et al.* 2014). Il est à noter que l'humidité de cryptogame a une forte influence sur la réflectance tel qu'observé chez la plupart des matériaux (Rees 2004). L'application la plus répandue de la télédétection pour déterminer les caractéristiques du sous-bois semble être l'évaluation des populations de lichens *Cladonia* sous le taux de charge des pâturages des caribous domestiques (Kayhko & Pellikka 1994; Stoy *et al.* 2012). La technique développée à des fins d'évaluation des populations de *Cladonia* pour les caribous pourrait être étendue pour déterminer le pourcentage de recouvrement de lichens (peut-être même au niveau de l'espèce), de sphaignes et d'autres mousses reliées aux profondeurs de dégel associées aux types de cryptogames. De plus, une corrélation a été trouvée entre la réflectance des espèces mesurées dans les bandes visibles (400nm à 700nm) et la profondeur de dégel selon des analyses préliminaires (Higgins *et al.* 2014). Étant donné que plusieurs études ont établi le lien entre la température de surface et l'albédo (qui est la réflectance calculée sur l'ensemble du spectre solaire) (Stoy *et al.* 2012; Carter & Viles 2004; Gold 1998; Gauslaa 1984; Kershaw 1975) et que des techniques sont disponibles pour évaluer la composition du sous-bois, il semble propice d'explorer l'avenue d'utiliser les outils de télédétection afin de prédire la profondeur de dégel.

Conclusions

Nous avons noté une influence de la végétation sur la profondeur de dégel à deux échelles: au niveau de la strate arborescente et à celui de la strate cryptogamique tandis que la strate arbustive n'avait aucun effet. Nous avons de plus détecté une influence de la microforme. Plus précisément, un couvert arborescent plus dense menait à une plus faible profondeur de dégel. Aussi, une plus grande profondeur de dégel était retrouvée sous *Sphagnum* comparée à *Cladonia* et sous les buttes comparées aux dépressions mesurées de la surface. En tout, ces caractéristiques expliquent une augmentation de la profondeur de dégel de 35cm à 70cm entre les points dans une dépression proche des arbres sous *Cladonia* et loin des arbres sur une butte couverte de sphaigne. Puisque l'ampleur de la différence notée due aux cryptogames présentes était semblable à celle des microformes, nos résultats démontrent l'importance d'inclure l'information taxonomique générale dans les inventaires du pergélisol : une catégorisation potentielle pourrait inclure *Sphagnum*, mousses pleurocarpes, mousses acrocarpes, lichens fruticuleux et autres lichens. De plus, si l'information cryptogamique est ignorée, des différences peuvent être attribuées à la mauvaise caractéristique (i.e. microtopographie), alors il s'avère essentiel de l'inclure afin de bien comprendre les mécanismes. Pour conclure, les associations observées pour chaque strate à petite échelle spatiale peuvent être utilisées pour étendre les résultats à plus grande échelle et pour mieux paramétriser les modèles sur les interactions végétation-pergélisol. Par exemple, les sites avec une dominance de certaines caractéristiques comme une couverture homogène d'une espèce de cryptogame sur une grande étendue mènent à une plus ou moins

grande profondeur de dégel dans le paysage. Les caractéristiques qui peuvent être récoltées via télédétection, notamment densité des arbres, peuvent être particulièrement utiles dans la mise en place des paramètres concernant la végétation, la dégradation du pergélisol et le flux du carbone dans les modèles.

Sources documentaires

Allard, M., & Lemay, M. (2012). *Nunavik and Nunatsiavut: From science to policy. An integrated Regional Impact Study (IRIS) of climate change and modernization*. Quebec City, QC, Canada, 303pp.

Allard, M., & Seguin, K. (1987). The Holocene evolution of permafrost near the tree line, on the eastern coast of Hudson Bay (northern Quebec). *Canadian journal of earth sciences*, 24, 2206:2222.

Anderson, O.R. (2006). The density and diversity of gymnamoebae associated with terrestrial moss communities (Bryophyta:Bryopsida) in a northeastern US forest. *Journal of Eukaryote Microbiology*, 53:275–9.

Andriessse, J. P. (1988) *Nature and management of tropical peat soils*. FAO Soil Bulletin No. 59. Food & Agriculture Organisation of the United Nations, Rome.

Arya, P. S. (2001). *Introduction to micrometeorology* (Vol. 79). Academic press.

Aylesworth, J. M., & Kettles, I. M. (2000). Distribution of fen and bog in the Mackenzie Valley, 60 N-68 N. *Natural Resources Canada, Geological Survey of Canada Bulletin*, 547, 660-678.

Baldocchi, D. D. (2012). Lecture notes for *Biometeorology* (ESPM 129). Berkeley, CA: University of California, Berkeley.

Baltzer, J. L., Veness, T., Chasmer, L. E., Sniderman, A. E., & Quinton, W. L. (2014). Forests on thawing permafrost: fragmentation, edge effects, and net forest loss. *Global Change Biology*, 20, 824–834.

Bello, R., & Arama, A. (1989). Rainfall interception in lichen canopies. *Climatol. Bull*, 23(2), 74-78.

Belyea, L. R., & Clymo, R. S. (2001). Feedback control of the rate of peat formation. *Proceedings Royal Society Landscape*, 268, 1315–1321.

Bengtsson, J., & Torkelsson, E. (2012). *The potential impact of changing vegetation on thawing permafrost: effects of manipulated vegetation on summer ground temperatures and soil moisture in Abisko, Sweden*. Lund University.

- Beringer, J., Lynch, A. H., Chapin III, F. S., Mack, M., & Bonan, G. B. (2001). The representation of arctic soils in the land surface model: the importance of mosses. *Journal of Climate*, 14(15), 3324-3335.
- Biasi, C., Wanek, W., Rusalimova, O., Kaiser, C., Barsukov, P., Richter, A., Meyer, H., *et al.* (2005). Microtopography and Plant-Cover Controls on Nitrogen Dynamics in Hummock Tundra Ecosystems in Siberia. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 37(4), 435-443.
- Blok, D., Heijmans, M. M. P. D., Schaepman-Strub, G., Kononov, a. V., Maximov, T. C., & Berendse, F. (2010). Shrub expansion may reduce summer permafrost thaw in Siberian tundra. *Global Change Biology*, 16(4), 1296-1305.
- Blok, D., Heijmans, M. M. P. D., Schaepman-Strub, G., Ruijven, J., Parmentier, F. J. W., Maximov, T. C., & Berendse, F. (2011). The cooling capacity of mosses: controls on water and energy fluxes in a Siberian tundra site. *Ecosystems*, 14(7), 1055-1065.
- Bonfils, C. J. W., Phillips, T. J., Lawrence, D. M., Cameron-Smith, P., Riley, W.J. & Subin, Z.M. (2012). On the influence of shrub height and expansion on northern high latitude climate *Environmental Research Letters*, 7:015503
- Bonnaventure, P. P., Lewkowicz, A. G., Kremer, M., & Sawada, M. C. (2012). A Permafrost Probability Model for the Southern Yukon and Northern British Columbia , Canada. *Permafrost and Periglacial Processes*, 68, 52-68.
- Brodo, I. M., Sharnoff, S. D., & Sharnoff, S. (2001). *Lichens of North America*. Yale University Press. USA.
- Brouillet, L., F. Coursol, S. J. Meades, M. Favreau, M. Anions, P. Bélisle and P. Desmet. 2010+. VASCAN, the Database of Vascular Plants of Canada. (consulted on 30 May 2014) Retrieved from: <http://data.canadensys.net/vascan/>.
- Bubier, J. L., Rock, B. N., & Crill, P. M. (1997). Spectral reflectance measurements of boreal wetland and forest mosses. *Journal of Geophysical Research*, 102(D24), 29438:29494.
- Cahill, A.T. & Parlange, M.B. (1998) On water vapor transport in field soils. *Water Resources Research*, 34:731-9.
- Camill, P. (2000). How much do local factors matter for predicting transient ecosystem dynamics? Suggestions from permafrost formation in boreal peatlands. *Global Change Biology*, 6(2), 169-182.

Camill, P. (2005). Permafrost thaw accelerates in boreal peatlands during late-20th century climate warming. *Climate Change*, 68, 135–152.

Cannone, N., & Guglielmin, M. (2009). Influence of vegetation on the ground thermal regime in continental Antarctica. *Geoderma*, 151(3-4), 215–223.

Carey, S. & Woo, M. K. (2005). Freezing of subarctic hillslopes, Wolf Creek Basin, Yukon, Canada. *Arctic-Antarctic Alpine Research*, 37:1–20

Carter, N. E. A., & Viles, H. A. (2004). Lichen hotspots: raised rock temperatures beneath *Verrucaria nigrescens* on limestone. *Geomorphology*, 62, 1–16.

Chapin, F. S., Bret-Harte, M. S., Hobbie, S. E., & Zhong, H. (1996). Plant functional types as predictors of transient responses of arctic vegetation to global change. *Journal of Vegetation Science*, 7(3), 347-358.

Chapin, F. S., Bret-Harte, M. S., Hobbie, S. E., & Zhong, H. (1996). Plant functional types as predictors of transient responses of arctic vegetation to global change. *Journal of Vegetation Science*, 7(3), 347-358.

Chasmer, L., Hopkinson, C., & Quinton, W. (2010). Quantifying errors in discontinuous permafrost plateau change from optical data, Northwest Territories, Canada: 1947-2008. *Canadian Journal of Remote Sensing*, 36(S2), 211–223.

Chasmer, L., Hopkinson, C., Veness, T., Quinton, W., & Baltzer, J. (2014). A decision-tree classification for low-lying complex land cover types within the zone of discontinuous permafrost. *Remote Sensing of Environment*, 143, 73–84.

Chasmer, L., Kenward, A., Quinton, W., & Petrone, R. (2012). CO₂ Exchanges within Zones of Rapid Conversion from Permafrost Plateau to Bog and Fen Land Cover Types. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 44(4), 399–411.

Chasmer, L., Quinton, W., Hopkinson, C., Petrone, R., & Whittington, P. (2011). Vegetation Canopy and Radiation Controls on Permafrost Plateau Evolution within the Discontinuous Permafrost Zone, Northwest Territories, Canada. *Permafrost and Periglacial Processes*, 213, 199–213.

Chevan, A. & Sutherland, M. (1991) Hierarchical Partitioning. *The American Statistician*, 45, 90–96.

- Cornelissen, J. H. C., Callaghan, T. V., Alatalo, J. M., Michelsen, A., Graglia, E., Hartley, A. E., Hik, D. S., *et al.* (2001). Global change and arctic ecosystems: is lichen decline a function of increases in vascular plant biomass? *Journal of Ecology*, *89*(6), 984–994.
- Cornelissen, J. H. C., Lang, S. I., Soudzilovskaia, N. A., & During, H. J. (2007). Comparative Cryptogam Ecology: A Review of Bryophyte and Lichen Traits that Drive Biogeochemistry. *Annals of Botany*, *1*, 987–1001.
- Cottam, G., & Curtis, J. T. (1956). The Use of Distance Measures in Phytosociological Sampling. *Ecology*, *37*(3), 451–460.
- Coxson, D. S., Webber, M. R. & Kershaw, K. A. (1983) The thermal operating environment of corticolous and pendulous tree lichens. *Bryologist*.
- Damesin, C., Ceschia, E., Le Goff, N., Ottorini, J. M., & Dufrêne, E. (2002). Stem and branch respiration of beech: from tree measurements to estimations at the stand level. *New Phytologist*, *153*(1), 159-172.
- De Bello, F., Lavorel, S., Diaz, S., Harrington, R., Cornelissen, J. H. C., Bardgett, R. D., Berg, M. P., *et al.* (2010). Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity Conservation*, *19*, 2873–2893.
- Dearden, P., & Mitchell, B. (2012). Environmental change and challenge: A Canadian Perspective. 4th Edition. Don Mills, ON: Oxford University Press. 624pp.
- DeLuca, T. H., Zackrisson, O., Nilsson, M.-C., & Sellstedt, A. (2002). Quantifying nitrogen-fixation in feather moss carpets of boreal forests. *Nature*, *419*, 917–920.
- Deming, D., Sass, J.H., Lachenbruch, A.H., & De Rito, R.F., (1992). Heat flow and subsurface temperature as evidence for basin- scale ground-water flow. *GSA Bulletin*, *104*:528–542.
- Douma, J. C., Wijk, M. T. van, Lang, S. S., & Shaver, G. R. (2007). The contribution of mosses to the carbon and water exchange of arctic ecosystems: quantification and. *Plant, Cell and Environment*, *30*, 1205–1215.
- Dufour-Tremblay, G., Lévesque, E., & Boudreau, S. (2012). Dynamics at the treeline : differential responses of *Picea mariana* and *Larix laricina* to climate change in eastern subarctic Québec. *Environmental Research Letters*, *7*(044038), 1:10.
- Egorov, V. I. (2007). The nitrogen regime and biological fixation of nitrogen in moss communities (the Khibiny Mountains). *Eurasian Soil Science*, *40*(4), 463–467.

Elmendorf, S. C., Henry, G. H. R., Hollister, R. D., Björk, R. G., Bjorkman, A. D., Callaghan, T. V., Collier, L. S., *et al.* (2012a). Global assessment of experimental climate warming on tundra vegetation: heterogeneity over space and time. *Ecology letters*, 15(2), 164–75.

Elmendorf, S. C., Henry, G. H. R., Hollister, R. D., Björk, R. G., Boulanger-Lapointe, N., Cooper, E. J., Cornelissen, J. H. C., *et al.* (2012b). Plot-scale evidence of tundra vegetation change and links to recent summer warming. *Nature Climate Change*, 2(6), 453–457.

Elumeeva, T. G., Soudzilovskaia, N. A., During, H. J., & Cornelissen, J. H. C. (2011). The importance of colony structure versus shoot morphology for the water balance of 22 subarctic bryophyte species. *Journal of Vegetation Science*, 22(1), 152–164.

Environment Canada. 2014. Canadian climate normals 1981-2010 Station Data: Fort Simpson A. (consulted on 30 May 2014). Retrieved from: http://climate.weather.gc.ca/climate_normals/results_1981_2010_e.html?stnID=1656.

Epstein, H. E., Myers-smith, I., & Walker, D. A. (2013). Recent dynamics of arctic and sub-arctic vegetation. *Environmental Research Letters*, 015040, 1–6.

Esslinger, T. L. (2014). A cumulative checklist for the lichen-forming, lichenicolous and allied fungi of the continental United States and Canada. North Dakota State University: <http://www.ndsu.edu/pubweb/~esslinge/chcklst/chcklst7.htm> (First Posted 1 December 1997, Most Recent Version (#19) 23 March 2014), Fargo, North Dakota

Fan, Z., Neff, J. C., Harden, J. W., Zhang, T., Veldhuis, H., Czimczik, C. I., Winston, G. C., *et al.* (2011). Water and heat transport in boreal soils: implications for soil response to climate change. *The Science of the total environment*, 409(10), 1836–42.

Farouki, O. T. (1981). The thermal properties of soils in cold regions. *Cold Regions Science and Technology*, 5(1), 67-75.

Faubert, J. (2012). *Flore des bryophytes du Québec-Labrador. Volume 1 : Anthocérotes et hépatiques*. Société québécoise de bryologie, Saint-Valérien, Québec, xvii + 356 pp.

Faubert, J. (2013) *Flore des bryophytes du Québec-Labrador. Volume 2 : Mousses, première partie*. Société québécoise de bryologie, Saint-Valérien, QC, Canada, xiv+402pp.

Faubert, J. (2014), *Flore des bryophytes du Québec-Labrador. Volume 3 : Mousses, seconde partie*. Société québécoise de bryologie, Saint-Valérien, QC, Canada, viii+456pp.

Forbes, B. C., Fauria, M., & Zetterberg, P. (2010). Russian Arctic warming and 'greening' are closely tracked by tundra shrub willows. *Global Change Biology*, 16(5), 1542-1554.

Fraser, R. H., Lantz, T. C., Olthof, I., Kokelj, S. V., & Sims, R. A. (2014). Warming-Induced Shrub Expansion and Lichen Decline in the Western Canadian Arctic. *Ecosystems*, 17, 1151–1168.

Frolking, S., Talbot, J., Jones, M. C., Treat, C. C., Kauffman, J. B., Tuittila, E., & Roulet, N. (2011). Peatlands in the Earth's 21st century climate system. *Environmental Review*, 19, 371–396.

Gagnon Z. E. & Glime, J.M. (1992). The pH-lowering ability of *Sphagnum magellanicum* Brid. *Journal of Bryology*, 17: 47–57.

Gamache, I., & Payette, S. (2004). Height growth response of tree line black spruce to recent climate warming across the forest-tundra of eastern Canada. *Journal of Ecology*, 92, 835–845.

Garon-Labrecque, M., Léveillé-Bourret, É., Higgins, K. L. and O. Sonnentag. (in review) Additions to the Boreal Flora of the Northwest Territories with a Preliminary Vascular Flora of Scotty Creek. Canadian Field-Naturalist.

Gauslaa, Y. (1984). Heat resistance and energy budget in different Scandinavian plants. *Ecography*, 7(1), 5–78.

Gilg, O., Kovacs, K. M., Aars, J., Fort, J., Gauthier, G., Grémillet, D., Ims, R. A., *et al.* (2012). Climate change and the ecology and evolution of Arctic. *Annals of the New York Academy of Science*, 1249, 166–190.

Gold, W. G. (1998). The influence of cryptogamic crusts on the thermal environment and temperature relations of plants in a high arctic polar desert, Devon Island, NWT, Canada. *Arctic and Alpine Research*, 108-120.

Gold, W., Glew, K., & Dickson, L. (2001). Functional influences of cryptobiotic surface crusts in an alpine tundra basin of the Olympic Mountains, Washington, USA. *Northwest Science*, 75(3), 315–326.

Goodrich, L. E. (1982). The influence of snow cover on the ground thermal regime. *Canadian geotechnical journal*, 19(4), 421-432.

Gorham, E. (1991). Northern peatlands: role in the carbon cycle and probable responses to climatic warming. *Ecological Applications*, 1(2), 182–195.

Gornall, J. L., Jónsdóttir, I. S., Woodin, S. J., & Van der Wal, R. (2007). Arctic mosses govern below-ground environment and ecosystem processes. *Oecologia*, 153(4), 931–41.

Grömping, U. (2006). Relative Importance for Linear Regression in R: The Package relaimpo. *Journal of Statistical Software*, 17(1), 1–27.

Grosse, G., Harden, J., Turetsky, M., McGuire, a. D., Camill, P., Tarnocai, C., Frolking, S., *et al.* (2011). Vulnerability of high-latitude soil organic carbon in North America to disturbance. *Journal of Geophysical Research*, 116, 1–23. doi:10.1029/2010JG001507

Gruber, S. (2012). The Cryosphere Derivation and analysis of a high-resolution estimate of global permafrost zonation. *The Cryosphere*, 6, 221–233.

Guglielmin, M., Ellis Evans, C. J., & Cannone, N. (2008). Active layer thermal regime under different vegetation conditions in permafrost areas. A case study at Signy Island (Maritime Antarctica). *Geoderma*, 144(1-2), 73–85.

Guglielmin, M., Worland, M. R., & Cannone, N. (2012). Spatial and temporal variability of ground surface temperature and active layer thickness at the margin of maritime Antarctica, Signy Island. *Geomorphology*, 155-156, 20–33.

Harsch, M. A., Hulme, P. E., McGlone, M. S., & Duncan, R. P. (2009). Are treelines advancing? A global meta-analysis of treeline response to climate warming. *Ecology letters*, 12(10), 1040–1049.

Hayashi, M, Quinton, W., Pietroniro, A., & Gibson, J. (2004). Hydrologic functions of wetlands in a discontinuous permafrost basin indicated by isotopic and chemical signatures. *Journal of Hydrology*, 296(1-4), 81–97.

Hayashi, Masaki, Goeller, N., Quinton, W. L., & Wright, N. (2007). A simple heat-conduction method for simulating the frost-table depth in hydrological models. *Hydrological Processes*, 21(19), 2610–2622.

Helle, T. and Aspi, J. (1983). Effects of winter grazing by reindeer on vegetation. *Oikos* 337-343.

Higgins, K. L. (2014). Vers une approche plus raffinée de la quantification des patrons spatiaux des plateaux tourbeux du Nord en tenant compte de données de télédétection disponibles et des formes de l’habitat. Travail de session soumis pour le cours BIO6077 de l’Université de Montréal, département de biologie.

Higgins, K. L., Sonnentag, O. & Lévesque, E. (2014). Delving into the influence of bryophytes and lichens on thaw depth in a northern boreal forest peatland landscape (southern NWT). *Mer Bleue Workshop* in Montréal, QC.

Hillel, D. (1982). Soil Temperature and Heat Flow. *Introduction to Soil Physics* (pp. 155–175). New York, NY: Academic Press Subsidiary of Harcourt Brace Jovanich.

Hinzman, L. D., Bettez, N. D., Bolton, W. R., Chapin, F. S., Dyrgerov, M. B., Fastie, C. L., Griffith, B., *et al.* (2005). Evidence and implications of recent climate change in northern Alaska and other arctic regions. *Climate Change*, 72, 251–298.

Hodkinson, I. D., Coulson, SWebb, N. R., Block, W., Strathdee, J. S., & Bale, A. T. (1994). Feeding studies on *Onychiurus arcticus* (Tullberg) (Collembola: Onychiuridae) on West Spitsbergen. *Polar Biology*, 14, 17–19.

Hogg, E. H. (1993). Decay potential of Hummock and Hollow Sphagnum peats at different depths in a Swedish raised bog. *Oikos*, 66(2), 269–278.

Howell, J. R., Siegel, R., & Mengü, M. P. (2011). *Thermal Radiation Heat Transfer* (5th ed.). London, UK: CRC Press Taylor & Francis Group. 961pp

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 [Stocker, T.F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex and P.M. Midgley (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 1535 pp.

Ireland, R. R. (1982). *Moss Flora of the Maritime Provinces. Publications in Botany/Publications de botanique No. 13*. National Museums of Canada/Musée national des sciences naturelles. Ottawa, ON, Canada.

Jean, M., & Payette, S. (2014). Effects of vegetation cover on the ground thermal regime of wooded and non-wooded palsas. *Permafrost and periglacial processes*, 25: 281-294.

Johansson, T., Malmer, N., Crill, P. M., Friborg, T., Aakerman, J. H., Mastepanov, M., & Christensen, T. R. (2006). Decadal vegetation changes in a northern peatland, greenhouse gas fluxes and net radiative forcing. *Global Change Biology*, 12(12), 2352-2369.

Johnstone, J. F., Hollingsworth, T. N., CHAPIN III, F. S., & Mack, M. C. (2010). Changes in fire regime break the legacy lock on successional trajectories in Alaskan boreal forest. *Global Change Biology*, 16, 1281–1295.

- Jonsson, K. I. (2003). Population density and species composition of moss-living tardigrades in a boreo-nemoral forest. *Ecography*, 26, 356–364.
- Jorgenson, M. T., Romanovsky, V., Harden, J., Shur, Y., Donnell, J. O., Schuur, E. A. G., & Kanevskiy, M. (2010). Resilience and vulnerability of permafrost to climate change. *Canadian Journal of Forest Research*, 40, 1219–1236.
- Kane, D. L., Hinkel, K. M., Goering, D. J., Hinzman, L. D., & Outcalt, S. I. (2001). Non-conductive heat transfer associated with frozen soils. *Global and Planetary Change*, 29(3-4), 275–292.
- Kausrud, H., Mathiesen, C., & Ohlson, M. (2008). High diversity of fungi associated with living parts of boreal forest bryophytes. *Botany*, 1326–1333.
- Kayhko, J., & Pellikka, P. (1994). Remote sensing of the impact of reindeer grazing on vegetation in northern Fennoscandia using SPOT XS data. *Polar Research*, 13, 115–124.
- Kershaw, K. A. & Field, G. (1975). Studies on lichen-dominated systems. XV. The temperature and humidity profiles in a *Cladina alpestris* mat. *Canadian Journal of Botany*, 53, 2614–2620.
- Kershaw, K. A. (1975). Studies on lichen-dominated systems. XII. The ecological significance of thallus color. *Canadian Journal of Botany*, 53(7), 660–667.
- Kershaw, K. A. (1983). The Thermal Operating-Environment of a lichen. *The Lichenologist*, 15(02), 191–207.
- Kivinen, E., & Pakarinen, P. (1981). *Geographical distribution of peat resources and major peatland complex types in the world*. Annals of the Academy of Science, Fennicae 24 (Geology and Geography), III 132: 1-28.
- Kobayashi, H., Ryu, Y., Baldocchi, D. D., Welles, J. M., & Norman, J. M. (2013). On the correct estimation of gap fraction: How to remove scattered radiation in gap fraction measurements? *Agricultural and Forest Meteorology*, 174-175, 170–183.
- Kooijman, A.M. & Bakker, C. (1994). The acidification capacity of wetland bryophytes as influenced by simulated clean and polluted rain. *Aquatic Botany*, 48: 133–144.
- Kremer, M., Lewkowicz, A. G., Bonnaventure, P. P., & Sawada, M. C. (2011). Utility of Classification and Regression Tree Analyses and Vegetation in Mountain Permafrost Models , Yukon , Canada. *Permafrost and Periglacial Processes*, 22, 163–178.

Lang, S. I., Cornelissen, J. H. C., Shaver, G. R., Ahrens, M., Callaghan, T. V., Molau, U., Ter Braak, C. J. F., *et al.* (2011). Arctic warming on two continents has consistent negative effects on lichen diversity and mixed effects on bryophyte diversity. *Global Change Biology*, 18(3), 1096–1107.

Lange, O. L. (1954) Einige Messungen zum Warmehaushalt poikilohydrer Flechten und Moose. *Archiv für Meteorologie, Geophysik und Bioklimatologie*, ser. B, 5: 182-190

Lantuit, H., & Pollard, W. H. (2008). Fifty years of coastal erosion and retrogressive thaw slump activity on Herschel Island, southern Beaufort Sea, Yukon Territory, Canada. *Geomorphology*, 95, 84–102.

Lantz, T. C., & Kokelj, S. V. (2008). Increasing rates of retrogressive thaw slump activity in the Mackenzie Delta region, N.W.T., Canada. *Geophysical Research Letters*, 35(6), L06502.

Lappalainen, E. (Ed.). (1996). *Global peat resources* (Vol. 4). Jyskä: International Peat Society. 359pp.

Lavorel, S., & Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16, 545–556.

Lawrence, D. M. & Swenson, S. C. (2011) Permafrost response to increasing Arctic shrub abundance depends on the relative influence of shrubs on local soil cooling versus large-scale climate warming. *Environmental Research Letters*, 6: 045505

Legendre, P. & Legendre, L. (2012). *Numerical Ecology*. 3rd Ed. Elsevier. Oxford, UK. 990pp.

Lewis Smith, R. I. 1988. Recording bryophyte microclimate in remote and severe environments. Dans Glime, J. M. (ed.). *Methods in Bryology*, Hattori Botanical Laboratory, Nichinan, Miyazaki, Japan, pp. 275-284.

Li-COR Biosciences (2013). *LAI-2200C Plant Canopy Analyzer: instruction manual*. Lincoln, NE, USA.

Lindeman, R.H., Merenda, P.F. & Gold, R.Z. (1980) *Introduction to Bivariate and Multivariate Analysis*, Glenview IL: Scott, Foresman.

Lindo, Z., & Gonzalez, A. (2010). The Bryosphere: An Integral and Influential Component of the Earth's Biosphere. *Ecosystems*, 13(4), 612–617.

- Lindo, Z., & Winchester, N. N. (2007). Local-regional boundary shifts in oribatid mite (Acari: Oribatida) communities: species-area relationships in arboreal habitat islands of a coastal temperate rain forest, Vancouver Island, Canada. *Journal of Biogeography*, 1–11.
- Lindo, Z., Nilsson, M.-C., & Gundale, M. J. (2013). Bryophyte-cyanobacteria associations as regulators of the northern latitude carbon balance in response to global change. *Global Change Biology*, (12175), 1–14.
- Line, M. (1992). Nitrogen fixation in the sub-Antarctic Macquarie Island. *Polar Biology*, 11(8), 601–606.
- Lundberg, A., & Halldin, S. (2001). Snow interception evaporation. Review of measurement techniques, processes, and models. *Theoretical and Applied Climatology*, 70(1-4), 117-133.
- McNay, S. R., Peterson, L. D., & Nyberg, J. B. (1988). The influence of forest stand characteristics on snow interception in the coastal forests of British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research*, 18, 566–573.
- Michel, P., Lee, W. G., During, H. J., & Cornelissen, J. H. (2012). Species traits and their non-additive interactions control the water economy of bryophyte cushions. *Journal of ecology*, 100(1), 222-231.
- Millett, J., Foot, G. W., & Svensson, B. M. (2015). Nitrogen deposition and prey nitrogen uptake control the nutrition of the carnivorous plant *Drosera rotundifolia*. *Science of the Total Environment*, 512-513, 631–636.
- Minke, M., Donner, N., Karpov, N., Klerk, P. De, & Joosten, H. (2009). Patterns in vegetation composition, surface height and thaw depth in polygon mires in the Yakutian arctic (NE Siberia): a microtopographical characterisation of the active layer. *Permafrost and Periglacial Processes*, 20, 357–368.
- Modest, M. F. (2013). *Radiative Heat Transfer* (2nd ed., p. 815). New York, NY: Academic Press An imprint of Elsevier Science.
- Morris, P. J., Baird, A. J., & Belyea, L. R. (2013). The role of hydrological transience in peatland pattern formation. *Earth Surface Dynamics*, 1, 29–43.
- Myers-Smith, I. H., Forbes, B. C., Wilmking, M., Hallinger, M., Lantz, T., Blok, D., Tape, K. D., et al. (2011). Shrub expansion in tundra ecosystems: dynamics, impacts and research priorities. *Environmental Research Letters*, 6(4), 045509.

Myers-smith, I. H., Hallinger, M., Blok, D., Sass-klaassen, U., Rayback, S. A., Weijers, S., Trant, A. J., *et al.* (2015). Earth-Science Reviews Methods for measuring arctic and alpine shrub growth : A review. *Earth Science Reviews*, 140, 1–13.

Nauta, A. L., Heijmans, M. M. P. D., Blok, D., Limpens, J., Elberling, B., Gallagher, A., Li, B., *et al.* (2015). Permafrost collapse after shrub removal shifts tundra ecosystem to a methane source. *Nature Climate Change*, 5(1), 67–70.

O'Donnell, J. A., Romanovsky, V. E., Harden, J. W., & McGuire, A. D. (2009). The effect of moisture content on the thermal conductivity of moss and organic soil horizons from black spruce ecosystems in interior Alaska. *Soil Science*, 174(12), 646–651.

Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., M. Stevens, H. H. and Wagner, H. (2013). vegan: Community Ecology Package. R package version 2.0-10. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>

Olson, D. M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E. D., Burgess, N. D., Powell, G. V. N., Underwood, E. C., Amico, J. A. D., *et al.* (2001). Terrestrial Ecoregions of the World : A New Map of Life on Earth. *BioScience*, 51(11), 933–938.

Outcalt, S.I., Nelson, F.E., Hinkel, K.M., (1990). The zero-curtain effect: heat and mass transfer across an isothermal region in freezing soil. *Water Resources Research*, 26(7):1509–1516.

Pakarinen, P. (1995) Classification of boreal mires in Finland and Scandinavia : A review. *Vegetatio*, 118: 29-38

Palmer, M. J., Burn, C. R., & Kokelj, S. V. (2012). Factors influencing permafrost temperatures across tree line in the uplands east of the Mackenzie Delta, 2004-2010. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 49, 877–894.

Payette, S. (2001). Les principaux types de tourbières. Dans *Écologie des tourbières du Québec-Labrador*, (Payette S., Rochefort L., eds.). Québec: Les Presses de l'Université Laval, pp. 39-90.

Payette, S. (2001). Les processus et les formes périglaciaires. Dans *Écologie des tourbières du Québec-Labrador*, (Payette S., Rochefort L., eds.). Québec: Les Presses de l'Université Laval, pp. 199-239.

Pedrotti, E., Hydin, H., Ingmar, T., Hytteborn, H., Turunen, P., & Granath, G. (2014). Fine-scale dynamics and community stability in boreal peatlands: revisiting a fen and a bog in Sweden after 50 years. *Ecosphere*, 5(10), 1–24.

Pelletier, M., Allard, M. & Lévesque, E. (in prep) *Geomorphological, ecological and thermal time phase of permafrost degradation, Tasiapik, Nunavik.*

Peltoniemi, J. I., Kaasalainen, S., Näränen, J., Rautiainen, M., Stenberg, P., Smolander, H., ... & Voipio, P. (2005). BRDF measurement of understory vegetation in pine forests: dwarf shrubs, lichen, and moss. *Remote Sensing of Environment*, 94(3), 343-354.

Peltoniemi, J. I., Kaasalainen, S., Näränen, J., Rautiainen, M., Stenberg, P., Smolander, H., ... & Voipio, P. (2005). BRDF measurement of understory vegetation in pine forests: dwarf shrubs, lichen, and moss. *Remote Sensing of Environment*, 94(3), 343-354. Rees, W. G., Tutubalina, O. V., & Golubeva, E. I. (2004). Reflectance spectra of subarctic lichens between 400 and 2400 nm. *Remote Sensing of Environment*, 90(3), 281-292. Rouse, W. R., & Kershaw, K. A. (1971). The effects of burning on the heat and water regimes of lichen-dominated subarctic surfaces. *Arctic and Alpine Research*, 291-304. Santeford, H. S. (1979). Toward hydrologic modeling of the black spruce/permafrost ecosystems of Interior Alaska. National Weather Service/NOAA, Alaskan River Forecast Center.

Peng, C., Zhang, L., & Liu, J. (2001). Developing and validating nonlinear height-diameter models for major tree species of Ontario's Boreal Forests. *Northern Journal of Applied Forestry*, 18(3), 87-94.

Petzold, D. E., & Rencz, A. N. (1975). The albedo of selected subarctic surfaces. *Arctic and Alpine Research*, 7, 393 – 398.

Piao, S., Ciais, P., Friedlingstein, P., Peylin, P., Reichstein, M., Luysaert, S., Margolis, H., *et al.* (2008). Net carbon dioxide losses of northern ecosystems in response to autumn warming. *Nature*, 451(7174), 49-52.

Post, E., Forchhammer, M. C., Bret-Harte, M. S., Callaghan, T. V, Christensen, T. R., Elberling, B., Fox, A. D., *et al.* (2009). Ecological Dynamics Across the Arctic Associated with Recent Climate Change. *Science*, 325(22), 1355:1358.

Pouliot, R., Rochefort, L., & Karofeld, E. (2011). Initiation of microtopography in revegetated cutover peatlands. *Applied Vegetation Science*, 14, 158-171.

Quinton, W. L., Hayashi, M., & Chasmer, L. E. (2009). Peatland Hydrology of Discontinuous Permafrost in the Northwest Territories: Overview and Synthesis. *Canadian Water Resources Journal*, 34(4), 311-328.

Quinton, W. L., Hayashi, M., & Pietroniro, A. (2003). Connectivity and storage functions of channel fens and flat bogs in northern basins. *Hydrological Processes*, 17(18), 3665-3684.

R Core Development Team (2014) R: A Language and Environment for Statistical Computing (version 3.10.0). R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Retrieved from: <http://www.R-project.org>.

Rees, W. G., Tutubalina, O. V., & Golubeva, E. I. (2004). Reflectance spectra of subarctic lichens between 400 and 2400 nm. *Remote Sensing of Environment*, 90(3), 281-292.

Rouse, W. R., & Kershaw, K. A. (1971). The effects of burning on the heat and water regimes of lichen-dominated subarctic surfaces. *Arctic and Alpine Research*, 291-304.

Roberts, D. W. (1986). Ordination on the basis of fuzzy set theory. *Vegetatio*, 66(3), 123-131.

Rocheport, L., Strack, M., Poulin, M., S, P. J., Graf, M., Desrochers, A., *et al.* (2012). Northern peatlands. In D. P. Batzer, & A. H. Baldwin, *Wetland habitat of North America* (pp. 119-134). London, England: University of California Press

Rouse, W.R. (1984). Microclimate at arctic tree line: the effects of regional advection on the surface energy balance of upland tundra. *Water Resources Research*, 20 1 , 74–78.

Rowland, J. C., Jones, C. E., Altmann, G., Bryan, R., Crosby, B. T., Geernaert, G. L., Hinzman, L. D., *et al.* (2010). Arctic Landscapes in Transition: Responses to Thawing Permafrost. *Eos Transactions, American Geophysical Union*, 91(26), 229–236.

Roy-Léveillé, P., Burn, C. R., & McDonald, I. D. (2014). Vegetation-Permafrost Relations within the Forest-Tundra Ecotone near Old Crow, Northern Yukon, Canada. *Permafrost and Periglacial Processes*, 25, 127–135.

Rydin, H. (1984). Some factors affecting temperature in Sphagnum vegetation: An experimental analysis. *Cryptog. Bryol. Lichénol.* 5: 361-372

Rydin, H. (1995). Effects of density and water level on recruitment, mortality and shoot size in Sphagnum populations. *Journal of Bryology*, 18(3), 439-453.

Rydin, H., Gunnarsson, U., & Sundberg, S. (2006). The Role of Sphagnum in Peatland Development and Persistence. Dans R. K. Wieder & D. H. Vitt (Eds.), *Boreal Peatland Ecosystems (Ecological Studies series, Vol. 188)*. Germany: Springer. pp. 47–65

Ryu, Y., Nilson, T., Kobayashi, H., Sonnentag, O., Law, B. E., & Baldocchi, D. D. (2010). On the correct estimation of effective leaf area index: Does it reveal information on clumping effects? *Agricultural and Forest Meteorology*, 150(3), 463–472.

Santeford, H. S. (1979). *Toward hydrologic modeling of the black spruce/permafrost ecosystems of Interior Alaska*. National Weather Service/NOAA, Alaskan River Forecast Center.

Schuur, E. A. G., Bockheim, J., Canadell, J. G., Euskirchen, E., Field, C. B., Goryachkin, S. V., Hagemann, S., *et al.* (2008). Vulnerability of Permafrost Carbon to Climate Change: Implications for the Global Carbon Cycle. *BioScience*, 58(8), 701–714.

Shur, Y., & Jorgenson, M. (2007). Patterns of permafrost formation and degradation in relation to climate and ecosystems. *Permafrost and Periglacial Processes*, 19(December 2006), 7–19.

Shur, Y., Hinkel, K.M., & Nelson F.E. (2005). The transient layer: implications for geocryology and climate-change science. *Permafrost and Periglacial Processes*, 16:5–17

Skre, O., Oechel, W. C., & Miller, P. M. (1983). Moss leaf water content and solar radiation at the moss surface in a mature black spruce forest in central Alaska. *Canadian Journal of Forest Research*, 13(5), 860-868.

Smith, M. W., & Riseborough, D. W. (2002). Climate and the Limits of Permafrost : A Zonal Analysis. *Permafrost and Periglacial Processes*, 15, 1–15.

Smith, S. L., Romanovsky, V. E., Lewkowicz, A. G., Burn, C. R., Allard, M., Clow, G. D., Yoshikawa, K., *et al.* (2010). Thermal State of Permafrost in North America: A Contribution to the International Polar Year. *Permafrost and Periglacial Processes*, 21, 117–135.

Smith, V. R., & Russell, S. (1982). Acetylene reduction by bryophyte-cyanobacteria associations on a Subantarctic island. *Polar Biology*, 1(3), 153–157.

Solheim, Bjorn, Endal, A., & Vigstad, H. (1996). Nitrogen fixation in Arctic vegetation and soils from Svalbard, Norway. *Polar Biology*, 16, 35–40.

Soudzilovskaia, N. A., Van Bodegom, P. M., & Cornelissen, J. H. C. (2013). Dominant bryophyte control over high-latitude soil temperature fluctuations predicted by heat transfer traits, field moisture regime and laws of thermal insulation. *Functional Ecology*, 27(6), 1442–1454.

Stoy, P. C., Street, L., Johnson, A. V., Prieto-Blanco, A., & Ewing, S. A. (2012). Reflectance of Common Subarctic Mosses and Lichens under Field Conditions: Might Changes to Community Composition Impact Climate-Relevant Surface Fluxes? *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 44(4), 500–508.

Sturm, M., & Douglas, T. (2005). Changing snow and shrub conditions affect albedo with global implications. *Journal of Geophysical Research*, 110(G1), G01004.

Sturm, M., Schimel, J., Michaelson, G., Welker, J. M., Oberbauer, S. F., Glen, E., Fahnestock, J., *et al.* (2005). Winter biological processes could help convert arctic tundra to shrubland. *BioScience*, 55(1), 17–26.

Sullivan, P. F., Arens, S. J. T., Chimner, R. A., & Welker, J. M. (2008). Temperature and Microtopography Interact to Control Carbon Cycling in a High Arctic Fen. *Ecosystems*, 11, 61–76.

Swann, A. L., Fung, I. Y., Levis, S., Bonan, G. B., & Doney, S. C. (2010). Changes in Arctic vegetation amplify high-latitude warming through the greenhouse effect. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107(4), 1295–300.

Thomas, G. E., & Stamnes, K. (2002). *Radiative transfer in the atmosphere and ocean*. Cambridge University Press.

Turetsky, M. R. (2003). The Role of Bryophytes in Carbon and Nitrogen Cycling. *The Bryologist*, 106(3), 395–409.

Van Everdingen, R. (1998). *Multi-language glossary of permafrost and related ground-ice terms* (pp. 1–90). Boulder, CO: National Snow and Ice Data Center/World Data Center for Glaciology.

Verheijen, L. M. Aerts, R., Brovkin, V., Cavender-Bares, J., Cornelissen, J. H., Kattge, J., & Bodegom, P. M. (2015) Inclusion of ecologically based trait variation in plant functional types reduces the projected land carbon sink in an earth system model. *Global Change Biology*, 1354-1013

Vitt, D. H., Halsey, L. A., & Zoltai, S. C. (2000). The changing landscape of Canada's western boreal forest: the current dynamics of permafrost. *Canadian Journal of Forest Research*, 30, 283–287.

Walker, D. A., Jia, G. J., Epstein, H. E., Reynolds, M. K., Chapin Iii, F. S., Copass, C., ... & Shiklomanov, N. (2003). Vegetation-soil-thaw-depth relationships along a low-arctic bioclimate gradient, Alaska: Synthesis of information from the ATLAS studies. *Permafrost and Periglacial Processes*, 14(2), 103-123.

- Wardle, D. A., Jonsson, M., Bansal, S., Bardgett, R. D., Gundale, M. J., & Metcalfe, D. B. (2012). Linking vegetation change, carbon sequestration and biodiversity: insights from island ecosystems in a long-term natural experiment. *Journal of Ecology*, *100*(1), 16-30.
- Warnes, G. R., Bolker, B., Bonebakker, L., Gentleman, R., Huber, W., Liaw, A., Lumley, T., Maechler, M., Magnusson, A., Moeller, S., Schwartz, M. and Venables, B. (2014). gplots: Various R programming tools for plotting data. R package version 2.14.2. Retrieved from: <http://CRAN.R-project.org/package=gplots>; last accessed September 2014.
- Wells, E. D. & Zoltai, S. C. (1985). Canadian system of wetland classification and its applications to circumboreal wetlands. *Aquilo Series Botanica*, *21*:42-52
- Williams, T. J., Quinton, W. L., & Baltzer, J. L. (2013). Linear disturbances on discontinuous permafrost: implications for thaw-induced changes to land cover and drainage patterns. *Environmental Research Letters*, *8*(025006), 1:12.
- Woo, M. (2012). Moisture and Heat. Dans *Permafrost Hydrology*. Berlin, Germany: Springer Berlin Heidelberg. pp. 35–72
- Woo, M.K. (1986) Permafrost hydrology in North America. *Atmospheric Oceanography*, *24*:201–234
- Wright, N., Hayashi, M., & Quinton, W. L. (2009). Spatial and temporal variations in active layer thawing and their implication on runoff generation in peat-covered permafrost terrain. *Water Resources Research*, *45*(5), 1–13.
- Yu, Z. C. (2012). Northern peatland carbon stocks and dynamics: a review. *Biogeosciences*, *9*, 4071–4085.
- Zhang, Y., Chen, W., & Cihlar, J. (2003). A process-based model for quantifying the impact of climate change on permafrost thermal regimes. *Journal of Geophysical Research*, *108*(D22), ACL 5–1:16.
- Zielke, M., Ekker, A. S., Olsen, R. A., Spjelkavik, S., & Solheim, B. (2002). The influence of abiotic factors on biological nitrogen fixation in different types of vegetation in the High Arctic, Svalbard. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 293-299.

Annexe 1 : Placement aléatoire des placettes de microformes

L'emplacement des placettes « buttes » et « dépressions » était choisi selon les critères suivants. Premièrement, la microforme avait au moins une différence de hauteur de 20cm avec ses environs (plus haut pour buttes et plus bas pour dépressions). Deuxièmement, pour chaque site et chaque microforme, un des quadrants du carré principal (soit NE, NO, SO, ou SE) était assigné aléatoirement. À l'intérieur de ce quadrant, la microforme (soit butte ou dépression) était cherchée dans un rayon de 3m du centre du site. Préférence était donnée à une microforme qui se trouvait à moins de 2m du centre du site. Si aucun ne se retrouvait dans le quadrant déterminé aléatoirement, le processus de recherche était répété dans le prochain quadrant dans le sens antihoraire.

Annexe 2 : Raisonnement pour le partitionnement K centroïdes

Avec les données de pourcentage de recouvrement (25cm x 25cm), les communautés végétales ont été différenciées selon le partitionnement par la méthode des K centroïdes (Legendre & Legendre, 2012). Le nombre de groupes (communautés végétales) retenu a été déterminé par une différence significative de profondeur de dégel entre les groupes selon le critère avec correction Holm. Le partitionnement par la méthode des K centroïdes est recommandé pour grouper des données de même nature (dans ce cas, le pourcentage de recouvrement : une mesure uniforme et standardisée). Normalement, une transformation *Hellinger* est recommandée avant d'utiliser ce partitionnement (Legendre & Legendre, 2012). Cette transformation accomplit deux objectifs. Premièrement, elle standardise l'abondance de chaque site. La standardisation n'est pas nécessaire dans ce cas puisque le pourcentage de recouvrement est une mesure relative et les sites avec un plus grand pourcentage de recouvrement ont une plus grande biomasse, ce qui est une variable importante à conserver par rapport à l'influence de la végétation sur la profondeur de dégel. Deuxièmement, elle prend la racine carrée de toutes les valeurs (ce qui diminue l'influence de grande valeur). Dans le contexte d'une analyse sur l'influence de la végétation (en type et en quantité) sur la profondeur de dégel, il est important de garder les données sous forme brute, car une grande valeur de pourcentage de recouvrement a probablement une plus grande influence sur la profondeur de dégel et doit alors avoir un plus grand poids dans les analyses. Pour ces raisons, les valeurs brutes de pourcentage de recouvrement ont été utilisées pour le partitionnement par la méthode des K centroïdes.

