

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

L'EAU, LES NUTRIMENTS ET LE BROUITEMENT : LEUR IMPACT SUR
LE FONCTIONNEMENT ÉCOLOGIQUE DE LA TOUNDRA ARCTIQUE

THÈSE PRÉSENTÉE
COMME EXIGENCE PARTIELLE DU
DOCTORAT EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT
OFFERT PAR L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
EN ASSOCIATION AVEC
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À TROIS-RIVIÈRES

PAR
LUCAS DESCHAMPS

AOÛT 2023

Université du Québec à Trois-Rivières

Service de la bibliothèque

Avertissement

L'auteur de ce mémoire, de cette thèse ou de cet essai a autorisé l'Université du Québec à Trois-Rivières à diffuser, à des fins non lucratives, une copie de son mémoire, de sa thèse ou de son essai.

Cette diffusion n'entraîne pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits de propriété intellectuelle, incluant le droit d'auteur, sur ce mémoire, cette thèse ou cet essai. Notamment, la reproduction ou la publication de la totalité ou d'une partie importante de ce mémoire, de cette thèse et de son essai requiert son autorisation.

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

DOCTORAT EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT (PH. D.)

Programme offert par l'Université du Québec à Montréal (UQAM)

en association avec

l'Université du Québec à Chicoutimi (UQAC)

l'Université du Québec à Rimouski (UQAR)

l'Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue (UQAT)

et l'Université du Québec à Trois-Rivières (UQTR)

Direction de recherche :

Esther Lévesque

Directrice de recherche

Vincent Maire

Codirecteur de recherche

Jury d'évaluation :

Esther Lévesque

Directrice de recherche

Vincent Maire

Codirecteur de recherche

Stéphane Campeau

Président de jury

Angela Gallego-Sala

Évaluatrice externe

Sébastien Fontaine

Évaluateur externe

Thèse soutenue le 5 juillet 2023

Remerciements

Je tiens tout d’abord à remercier Esther Lévesque et Vincent Maire. Durant de nombreuses années, ils m’ont accompagné, soutenu et encouragé. Je me suis senti écouté, accueilli et porté vers l’avant, même à travers la complexité des situations de terrain éloigné et de pandémie mondiale qui ont pu bouleverser nos vies. Leur contribution scientifique à cette thèse est incalculable. C’est pourtant pour tous les enseignements sur moi-même que je leur suis éminemment redevable. Si je sors de cette thèse grandit émotionnellement et stable, c’est en grande partie grâce à eux. Aujourd’hui, je regarde à la fois en arrière, au présent et en avant, et je ne vois que de la reconnaissance et de la tendresse.

Bien entendu, cette thèse n’aurait pu être accomplie sans tous les complices de terrain et de laboratoire sans qui rien n’aurait été réalisé : Isabelle Dalcher-Gosselin, Amélie Morneault, Audrey Roy, Elisabeth Hardy-Lachance, François Tanguay. Ils ont toujours été engagés, énergiques et positifs, à apporter leur compétence technique pour soutenir le projet, et leur savoir-être pour se soutenir les uns les autres. Je repense avec joie à nos longues soirées à trier de la végétation sous une tente prospecteur sous-chauffée, à nos longs trajets avec de lourdes caisses sur le dos, à tous les déboires d’apprentis foreurs. Lecteurs, chaque ligne que tu liras dans cette thèse leur est due.

Je remercie également l’équipe élargie: Daniel Fortier, Gilles Gauthier, Line Rochefort, Marie-Christine Cadieux, François Gignac, Claire Boismenu, Mathilde Poirier. Ils ont apporté l’expertise, les débats, le financement, les données et la capacité de gestion nécessaire pour que cette thèse soit finalement achevée.

Je remercie sincèrement mon jury : François Guillemette, Sébastien Fontaine et Angela Gallego-Sala. J’espère que vous éprouverez du plaisir à réviser cette thèse, et qu’elle ouvrira des perspectives intéressantes pour vos propres travaux. Je vous remercie d’avance pour les discussions passionnantes et bienveillantes de la soutenance, ainsi que pour votre apport scientifique inestimable.

Maintenant, mes remerciements vont à toi, lecteur curieux. Merci de lire ma thèse et de donner de la valeur à tout ce travail. Je te souhaite de l'apprécier autant que moi. Si jamais tu en tires ne serait-ce qu'un peu de plaisir ou quelques idées qui influenceront ta vision du monde et de la science, cette thèse prendra alors tout son sens.

Un département d'université, c'est comme une petite famille intellectuelle. Voilà presque dix ans depuis le premier pas que j'ai posé à l'Université du Québec à Trois-Rivières. Je suis infiniment reconnaissant à tous les professeurs qui ont permis mon développement intellectuel à travers ces longues années. Raphaël Proulx, pour sa vision si personnelle et toujours inspirante de l'écologie; Andrea Bertolo, pour m'avoir mis le pied à l'étrier et soutenu; Marco Rodriguez pour les passionnantes discussions sur les statistiques, l'épistémologie et les arts.

Bien entendu, je n'aurai jamais pu arriver au bout de ce travail sans le soutien et l'apport des amis et collègues qui m'ont porté durant mon doctorat : Jennifer Paillassa, Matteo Giacomazzo, Cécilia Teillet, Laurent Lamarque. Tous ont contribué à cette thèse.

J'ai une gratitude infinie pour ma blonde : Isabelle Dalcher-Gosselin. Notre histoire a commencé juste avant notre premier départ pour l'île Bylot. J'étais alors un célibataire endurci noyé dans la science. Cinq ans plus tard, je lui dois la majorité du positif de ma vie. Elle a supporté l'inconfort et la fatigue, et m'a regardé m'améliorer avec amour, patience et bienveillance. Je lui dédie ce texte et réitère mon engagement à faire ce qui est en mon pouvoir pour la rendre heureuse.

Mon paragraphe final est dédié aux enfants que j'espère à naître. J'espère qu'ils vivront au moins autant de bonheur que je leur souhaite. Si un jour ils devaient lire cette thèse et y chercher un enseignement, je leur souhaite d'y trouver ce que j'essaye d'assimiler maintenant : l'essentiel est d'avancer dans la joie, sans s'attacher au résultat.

*Et l'homme croit calculer. Il croit que la raison gouverne l'érection de ses
pierres, quand l'ascension de ces pierres est née d'abord de son désir.
Antoine de Saint-Exupéry, Citadelle.*

Table des matières

| | |
|---|-----|
| Remerciements | i |
| Table des matières | iv |
| Résumé | 1 |
| Abstract | 4 |
| Introduction | 7 |
| L'Arctique | 7 |
| L'augmentation des températures en Arctique | 13 |
| L'influence primordiale de la teneur en eau du sol | 18 |
| Contexte et objectifs | 28 |
| Chapitre I A distinct N acquisition strategical axis is needed to understand vascular plant community variation along a soil moisture gradient in a Canadian High-Arctic tundra | 35 |
| Summary | 35 |
| Introduction | 37 |
| Material and methods | 41 |
| Results | 50 |
| Discussion | 59 |
| Three independent axes of plant strategies for C-N-water resources | 59 |
| Acknowledgements | 67 |
| Conflict of interest | 67 |
| Authors Contribution | 67 |
| Data availability | 68 |
| References | 69 |
| Supplementary figures | 81 |
| Chapitre II Increased nutrient availability speeds up permafrost development, while goose grazing slows it down in a Canadian High Arctic wetland | 93 |
| Summary | 93 |
| Résumé | 95 |
| Introduction | 97 |
| Materials and methods | 100 |

| | |
|--|-----|
| Results | 109 |
| Discussion | 116 |
| Conclusion..... | 122 |
| Acknowledgement..... | 124 |
| Conflicts of interest | 124 |
| Data availability | 125 |
| References | 126 |
| Appendix A : Leaf area index | 137 |
| Appendix B : Soil physical and thermal properties..... | 138 |
| Appendix C : Heat diffusion model | 142 |
| Supplementary figures..... | 152 |
| Chapitre III C and N isotopic fractionation along permafrost profiles across the Arctic: a data-reanalysis..... | 162 |
| Summary | 162 |
| Introduction | 164 |
| Theoretical framework | 166 |
| Hypotheses | 176 |
| Material and Methods..... | 177 |
| Results | 183 |
| Discussion | 185 |
| Acknowledgement..... | 191 |
| Conflict of interest..... | 191 |
| References | 192 |
| Appendix A Fractionation during decomposition: theoretical simulations.. | 205 |
| Discussion générale..... | 245 |
| Synthèse et contributions scientifiques | 247 |
| Perspectives | 255 |
| Conclusion | 274 |
| Annexe A : Variation du taux de décomposition de la matière organique le long du gradient de teneur en eau du sol..... | 278 |
| Introduction | 278 |

| | |
|---|-----|
| Matériel et méthodes | 279 |
| Résultats | 280 |
| Discussion | 282 |
| Remerciements | 283 |
| Annexe B : Variation du taux de décomposition de la matière organique en réponse au broutement et à la fertilisation. | 286 |
| Introduction | 286 |
| Matériel et méthodes | 287 |
| Résultats | 288 |
| Discussion | 292 |
| Remerciements | 293 |
| Références générales | 295 |

Résumé

Les températures augmentent deux à trois fois plus vite en Arctique que sur le reste de la planète. En conséquence, la profondeur du sol dégelant annuellement (couche active) s'accroît, les immenses quantités de carbone (C) contenues dans le pergélisol sont de plus en plus respirées vers l'atmosphère, tandis que la productivité primaire augmente à travers l'Arctique.

Toutefois, l'évolution du fonctionnement des écosystèmes arctiques ne dépendra pas que de l'effet direct de l'augmentation des températures. Les forts gradients de teneur en eau du sol présents sur de faibles distances créent des entités discrètes dans les paysages Arctiques. L'évolution de ces milieux dépendra non seulement de l'évolution des précipitations, mais aussi de la manière dont la géomorphologie périglaciaire sera perturbée par les changements climatiques. La toundra arctique est aussi fortement limitée en nutriments, tels que l'azote (N) et le phosphore (P). La disponibilité de ces derniers devrait augmenter avec l'augmentation de la décomposition, mais l'intensité de cette augmentation dépendra de la dynamique des populations microbiennes. Le broutement cause des transitions entre des types de végétation distincts et altèrent le stockage du C dans les sols. La dynamique des populations d'herbivores, et donc de l'intensité du broutement, dépendra d'une interaction complexe entre la disponibilité de la nourriture et sa qualité.

L'objectif de cette thèse est de quantifier l'impact des variations passées, présentes et futures de la teneur en eau du sol, de la disponibilité en nutriments et de l'intensité du broutement sur le fonctionnement de la toundra arctique. En utilisant des approches de pointes, notre but est de décrire certains processus clés qui influencent la variation de la végétation, la diffusion de la chaleur dans le sol, ainsi que la qualité de la matière organique stockée dans le pergélisol.

Nous quantifions d'abord l'impact actuel de la teneur en eau du sol, de la disponibilité en nutriments et du broutement sur les traits fonctionnels des communautés de plantes vasculaires de la toundra. Notre but est d'intégrer les stratégies d'acquisition de l'azote au cadre conceptuel décrivant la

variation des traits fonctionnels des plantes vasculaires arctiques. Contrairement à ce qui est attendu, les stratégies d'acquisition de l'azote représentent un axe stratégique distinct, relié à la teneur des feuilles en azote et non à leur durabilité. En quantifiant la variation des traits moyens pondérés des communautés dans différents habitats alignés le long d'un gradient d'humidité du sol, nous montrons que la teneur en eau du sol exerce une sélection forte sur les stratégies d'acquisition de l'azote. Indépendamment, la disponibilité en azote minéral favorise les stratégies à faible durée de vie foliaire, tandis que le broutement sélectionne des plantes à petites statures avec de petites feuilles. Lors de la définition des axes stratégiques décrivant les plantes Arctiques, nous proposons de considérer les stratégies d'acquisition et d'utilisation de l'azote comme potentiellement indépendantes de l'acquisition et de l'utilisation du C.

Dans le deuxième chapitre, nous quantifions l'impact de la disponibilité en nutriments et du broutement sur la dynamique de la couche active et le développement du pergélisol. En exploitant une expérience à long terme croisant la fertilisation en N et P à une protection contre le broutement, nous montrons que l'accumulation organique provoquée par une disponibilité en nutriments accrue accélère le développement du pergélisol. À l'inverse, le broutement limite le développement du pergélisol par retrait de la matière organique. De plus, l'accumulation organique cause un assèchement des horizons supérieurs, limitant le dégel de la couche active. Nous suggérons que des processus biologiques variant à l'échelle de décennies peuvent impacter le développement du pergélisol et la sensibilité de ce dernier à l'augmentation des températures.

Dans le troisième chapitre, nous proposons et testons un cadre conceptuel expliquant les variations de la signature en isotopes stables du C et de l'azote dans le pergélisol à travers l'Arctique. En analysant des données compilées de la littérature, nous montrons 1) que le fractionnement isotopique de l'azote durant la décomposition passée est similaire dans les sols minéraux et organiques, et 2) que, au contraire, le fractionnement isotopique du C diffère entre les sols organiques et minéraux. Dans les horizons à faible teneur en C, le

stockage de matière organique se fait par accumulation de résidus microbiens enrichis en ^{13}C . Dans les horizons organiques, l'accumulation de C a été réalisée à travers la respiration des composés les plus labiles de la matière organique et la rétention des molécules les plus récalcitrantes, appauvries en ^{13}C . Le test de notre cadre conceptuel suggère que la réaction du C du pergélisol à une augmentation des températures dépendra de la teneur en eau des horizons dégelés. Une rupture avec les conditions passées d'accumulation, par exemple à travers un assèchement des horizons organiques, pourrait drastiquement accélérer la respiration de ce C millénaire.

Cette thèse montre l'importance de facteurs indirectement reliés à l'augmentation des températures pour le fonctionnement de la toundra arctique. À travers les trois chapitres, elle met en valeur le rôle clé de la teneur en eau du sol. Cette dernière influence la nutrition de la végétation, la diffusion de la chaleur dans le sol et la décomposition, parfois de manière contre-intuitive. L'extrapolation de la variation future de l'humidité du sol, de la disponibilité en nutriments et du broutement révèle des rétroactions qui pourraient atténuer les émissions de C arctiques, par exemple à travers l'influence de la végétation sur la température du sol et la décomposition.

MOTS-CLÉS : Pergélisol, Toundra, Arctique, Décomposition, Communautés végétales, Fertilisation, Broutement

Abstract

The Arctic warms at a rhythm twice to three times greater than the global average. Consequently, massive Carbon (C) stocks stored in the permafrost are respired towards the atmosphere, while primary productivity increases.

However, future arctic tundra functioning will not depend only upon the impact of increasing temperatures. Strong soil water content (SWC) gradients create discrete habitats with contrasted functioning over short distances in arctic landscapes. Future SWC will not only depend upon the expected increased precipitations, but also upon the way periglacial geomorphology will be transformed by climate change. Arctic tundra productivity is strongly limited by nutrients, such as nitrogen (N) and phosphorus (P). Nutrient availability should augment because of increased decomposition, but the intensity of this increase will depend upon plant and microbial population dynamics. Finally, grazing causes transitions between discrete vegetation types and limits C accumulation in soils. Grazing intensity will change with varying herbivorous populations following changes in climate related food availability and quality.

This thesis aims to quantify the impact of past, present, and future variations in SWC, nutrient availability and grazing intensity on arctic tundra functioning. Using state of the art approaches, our goal is to describe key processes influencing vegetation properties, heat diffusion in soils and the quality of OM in the permafrost.

We first quantify the impact of current SWC, nutrient availability and grazing on functional traits of High-Arctic tundra vascular plants. Our goal is to integrate plant N acquisition strategies into the conceptual framework describing functional traits variation of Arctic vascular plants. Contrary to what was expected, N acquisition strategies represented a distinct strategical axis, linked to leaf N content but not to leaf lifespan. By quantifying relationships between environmental variables and community weighted mean traits along a SWC gradient, we show that variation in soil moisture strongly selects for different N acquisition strategies. Independently, mineral nitrogen availability favored

short-lived leaves, whereas grazing selected short plants with small leaves. We thus propose to separate strategies of N acquisition and turn-over from C turn-over when studying arctic plant communities.

In the second chapter, we quantify the impact of nutrient availability and grazing of active layer dynamics and permafrost development. By sampling a long-term experimental design crossing N and P fertilization with protection from grazing, we show that permafrost development is accelerated by organic accumulation following increased nutrient availability. Conversely, grazing limits permafrost development by OM removal. Moreover, organic accumulation causes the drying of horizons at the top of the soil, limiting active layer thaw. We show that biological processes acting at decadal scales can impact permafrost development and its sensitivity to climate change.

In the third chapter, we propose and test a conceptual framework explaining C and N stable isotope variation in the permafrost across the Arctic. By analysing data gathered in the literature, we show that 1) N isotopic fractionation was similar in mineral and organic soils, and 2) C isotopic fractionation differed between mineral and organic soils. In low C horizons, OM was stored by accumulation of ^{13}C enriched microbially derived OM. In organic horizons, C accumulated mostly through the respiration of ^{13}C enriched labile molecules and the storage of ^{13}C depleted recalcitrant plant tissues. The test of our conceptual framework suggests that the response of permafrost C stocks to increased temperature will depend upon the water content of thawed horizons. A disruption from past conditions of accumulation would probably dramatically increase respiration of millennial C stocks.

This thesis highlights the importance of ecological drivers indirectly linked to temperature for arctic tundra functioning. Through the three chapters, the particular importance of soil water content is highlighted. Soil moisture influences vegetation N acquisition, soil heat transfer and decomposition, sometimes in counter-intuitive ways. Extrapolating future SWC, nutrient availability and grazing intensity reveal potential feedbacks which could attenuate Arctic C emissions, for example through the influence of vegetation on soil temperature and soil OM decomposition.

Introduction

Introduction

L'Arctique

Froid et sol gelé

L'Arctique, cette région éloignée et peu peuplée, accueille un biome unique. La majorité de cette région est caractérisée par de très courtes périodes de jour l'hiver, et par un jour très long durant l'été (Schultz, 2005). La faible quantité d'énergie solaire incidente en fait une région froide, tant en été qu'en hiver (Schultz, 2005). L'omniprésence de la neige sur les terres et sur la glace de mer durant la plus grande partie de l'année renvoie une partie importante de cette énergie solaire (Overland et al., 2017). En conséquence, la surface végétalisée est couverte par la toundra, une végétation sans arbres, arbustive et herbacée.

Le climat froid qui caractérise l'Arctique provoque le développement d'un sol durablement gelé : le pergélisol (French, 2017b). Le pergélisol peut s'enfoncer jusqu'à plusieurs centaines de mètres de profondeur, où l'énergie géothermique lui fait passer le point de congélation. Des millénaires de croissance du pergélisol ont causé l'accumulation d'un stock de carbone remarquable (Hugelius et al., 2014). Le pergélisol contient à lui seul autant de C que l'atmosphère (Canadell et al., 2021). Le pergélisol peut se développer de manière syngénétique ou épigénétique (French and Shur, 2010). Le pergélisol syngénétique se développe en suivant l'aggradation de la surface. La surface s'élève régulièrement suivant l'expansion de la glace de profondeur et l'accumulation de sédiments ou de matière organique. Le pergélisol épigénétique se développe par gel du sol de la surface vers le fond, après que les sédiments ou la matière organique se soient accumulés. Dans les deux cas, seule une infime partie du sol dégèle annuellement, durant les mois les plus chauds : la couche active.

Bien que d'étendue limitée, la couche active est d'une importance toute particulière pour la vie des écosystèmes arctiques. Le dégel commence après la fonte des neiges, lorsque le soleil réchauffe la surface humide (French, 2017b). Cela déclenche le début de la saison de végétation. La profondeur maximale de la couche active est atteinte après la fin de la saison de végétation

(Riley et al., 2021). L'énergie solaire incidente est alors trop faible pour la photosynthèse, mais le sol a accumulé toute la chaleur de l'été. Le regel se déroule lorsque l'énergie solaire incidente devient trop faible pour réchauffer la surface. La température de l'atmosphère devient plus froide que celle du sol, et ce dernier perd de la chaleur vers l'atmosphère jusqu'à être complètement gelé.

D'importants processus géomorphologiques sont associés aux phénomènes de gel et dégel dans les sols arctiques. La cryoturbation est une perturbation du sol causée par l'augmentation du volume de l'eau lorsqu'elle gèle et par la migration de l'eau vers les horizons les plus froids (Bockheim and Tarnocai, 1998). Le gel de l'eau dans des fentes de rétraction thermique cause par exemple la formation de coins de glace (French, 2017a). Les coins de glace peuvent former des réseaux qui dessinent des paysages polygonaux de renflements et de dépressions (French, 2017a, Frappier and Lacelle, 2021). Le gel hétérogène du sol peut concentrer la glace localement, causant l'élévation de petits reliefs appelés hummocks (Grabe, 2003). La cryoturbation est à l'origine de nombreuses autres formes périglaciaires dont l'énumération dépasse le cadre de cette thèse. La cryoturbation peut créer de grandes surfaces sans végétation et enfouir les horizons plus jeunes du sol en profondeur (Xu et al., 2009), où ils peuvent devenir protégés par le gel.

Hétérogénéité

Malgré ces traits et processus communs à tous les écosystèmes arctiques, les conditions à travers l'Arctique sont hautement hétérogènes. Il est nécessaire d'être conscient de cette hétérogénéité avant de tenter toute généralisation. La classification la plus simple consiste à séparer l'Arctique en Haut et Bas-Arctique (Bliss, 1981). Les écosystèmes du Bas-Arctique sont caractérisés par un couvert végétal quasi continu, avec une faible surface de sol dénudée par les phénomènes de gel-dégel. C'est le domaine des arbustes nains érigés dans les milieux plus secs, des toundras à touradons dans les zones imparfaitement drainées et des marais à Cypéracées dans les zones d'accumulation d'eau. La dynamique des écosystèmes du Haut-Arctique est quant à elle dominée par les phénomènes géomorphologiques périglaciaires, avec un couvert végétal

bien plus épars que dans le Bas-Arctique. C'est le domaine des arbustes nains prostrés, des plantes herbacées et des plantes en rosette. Les milieux les plus arides du Haut-Arctique sont appelés déserts polaires, la végétation couvrant moins de 10 % de la surface (Bliss 1981). Bien que cette classification soit éclairante, la végétation arctique à une latitude donnée est hautement hétérogène.

On peut percevoir cette hétérogénéité en analysant les zones bioclimatiques le long du 70° parallèle (Fig. 1). Ainsi, la relativement plate Sibérie est caractérisée par un climat continental, avec des étés chauds et des hivers extrêmement froids (Bliss and Matveyeva, 1992). La végétation s'y transforme du sud au nord en grands gradients continus, la végétation éparses et prostrées des déserts polaires ne se trouvant que sur les îles les plus nordiques. En Alaska et au Yukon, l'étendue de la zone arctique est limitée vers le sud par les chaînes de montagne Brooks et Richardson (Bliss and Matveyeva, 1992). Le climat au nord de cette chaîne de montagnes est tempéré par l'influence de l'océan Pacifique. Dans l'Archipel Arctique canadienne, l'influence de l'océan Arctique et de sa calotte polaire est omniprésente (Bliss and Matveyeva, 1992). À une même latitude, le climat est plus froid que dans le reste de l'Arctique. La couverture complète de cette zone par un glacier continental (Inlandsis) lors de la dernière période glaciaire a limité le développement des sols. Le climat polaire et le sol squelettique y rendent omniprésents les déserts et semi-déserts polaires. Toutefois, cette zone est caractérisée par une très haute hétérogénéité, dépendante de l'orientation des vallées, des zones d'accumulation de sédiments ou d'eau. On peut percevoir cette hétérogénéité sur la carte de végétation arctique circumpolaire (Walker et al., 2005, Fig. 2).

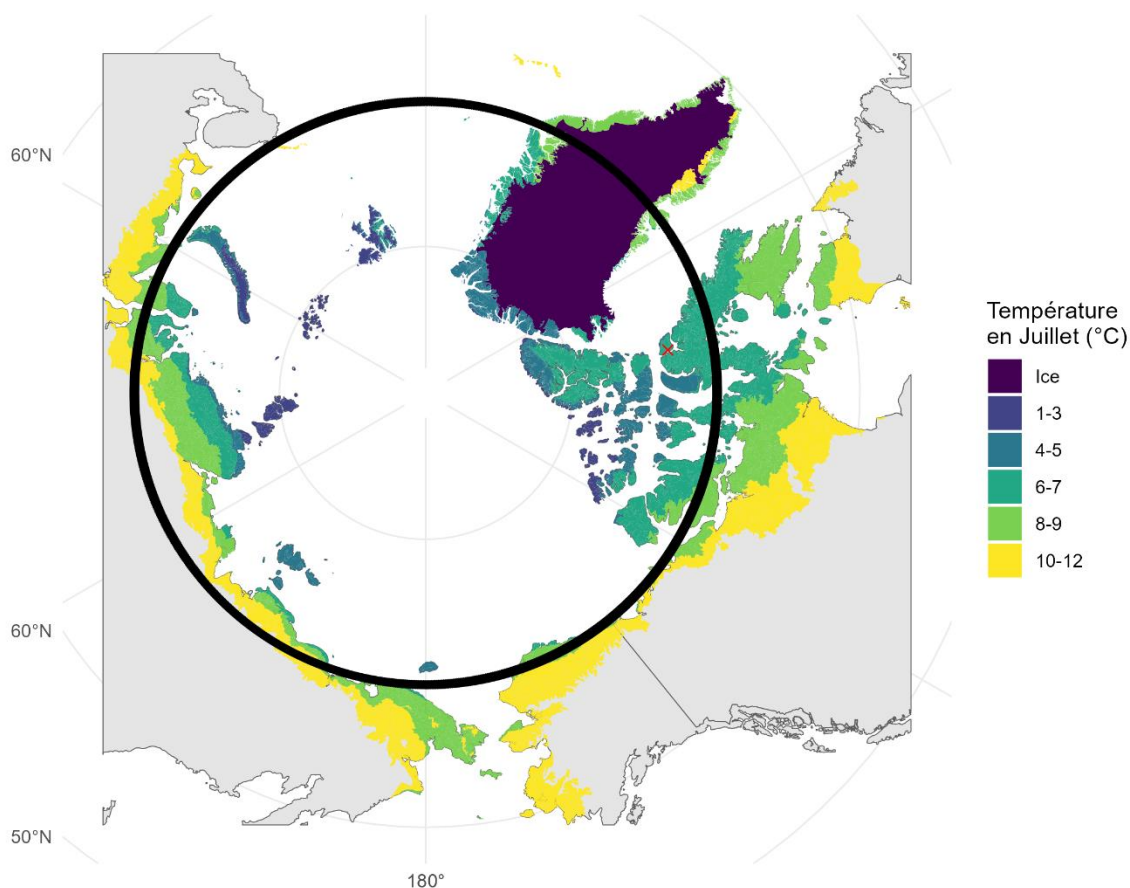


Figure 1 : Les zones bioclimatiques de l'Arctique. La ligne noire représente le 70° parallèle. La croix rouge marque l'emplacement de l'île Bylot. Données tirées de Walker et al. (2005), disponibles à l'adresse <https://arcticatlas.geobotany.org/catalog/dataset/circumpolar-arctic-vegetation-map-cavm-team-2003>.

À travers ces différents milieux de l'Archipel Arctique canadien se sont développées des oasis polaires. Pouvant côtoyer des déserts et semi-déserts polaires, ces vallées verdoyantes sont généralement caractérisées par un couvert végétal relativement abondant (Muc et al., 1989). Cette végétation productive est favorisée par une orientation et une topographie permettant l'accumulation de neige, un climat plus chaud et une saison de croissance plus longue qu'aux alentours (Freedman et al., 1994). Les oasis polaires sont souvent caractérisées par une forte disponibilité en eau. Cette flore abondante nourrit souvent de grandes populations d'herbivores (Bliss, 1975). Bien que

situées sur des îles du Haut-Arctique, les oasis polaires ont un fonctionnement proche des écosystèmes du Bas-Arctique (Freedman et al., 1994).

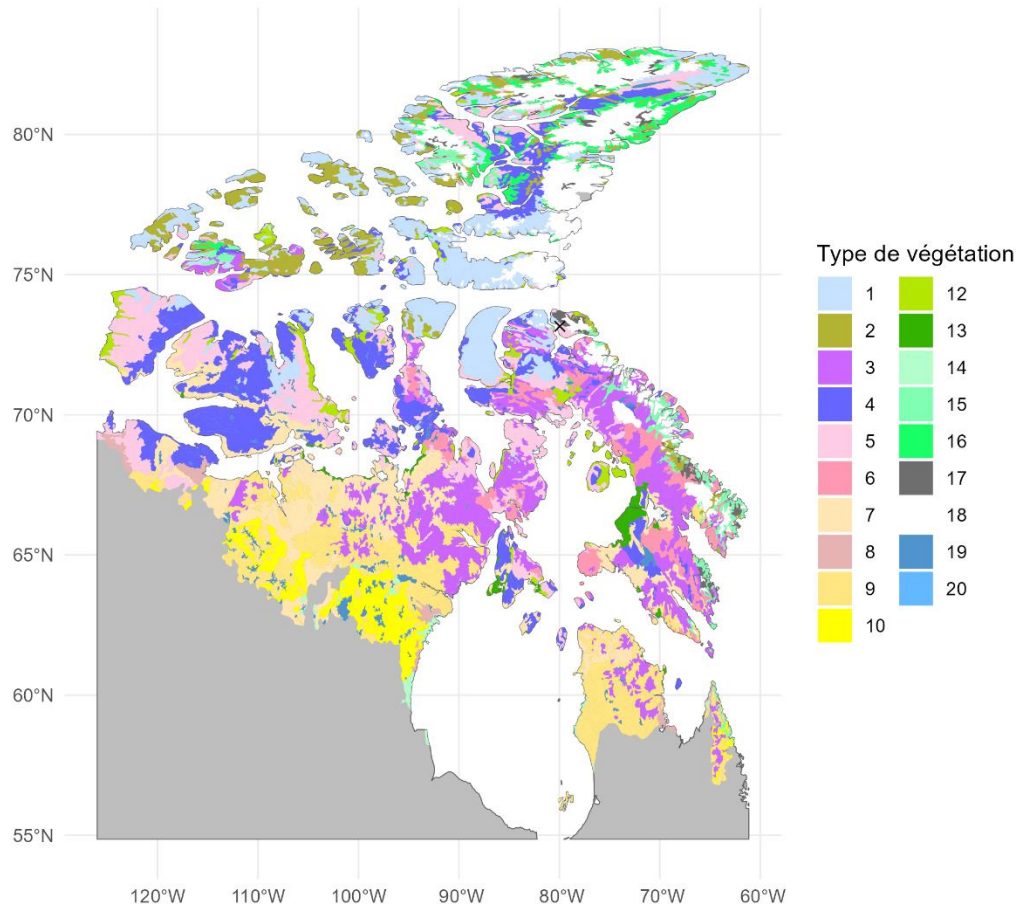


Figure 2 : Carte des types de végétation présents dans l'archipel arctique canadien. La croix noire marque l'emplacement de l'île Bylot 1 : Désert à herbacées et cryptogames ; 2 : Toundra à joncs/Graminées, phorbés et cryptogames ; 3 : Complexe désertique à cryptogames sur roche mère ; 4 : Toundra à arbustes prostrés et herbacées ; 5 : Toundra à graminoides, arbustes nains prostrés et phorbés ; 6 : Toundra à arbustes nains prostrés à semi-prostrés ; 7 : Toundra à Cypéracées sans touradons, arbustes nains et mousses ; 8 : Toundra à Cypéracées avec touradons, arbustes nains et mousse ; 9 : Toundra à arbustes nains érigés ; 10 : Toundra à arbustes bas ; 11 : Non identifiée ; 12 : Marais à Cypéracées/Graminées et mousses ; 13 : Marais à Cypéracées, mousses et arbustes nains ; 14 : Marais à Cypéracées, mousses et arbustes bas ; 15 : Complexes de montagnes non carbonatés ; 16 : Complexes de montagnes carbonatés ; 17 : Complexes de Nunataks ; 18 : Glaciers ; 19 : Eau ; 20 : Lagon. Données tirées de Walker et al. (2005), disponibles à l'adresse <https://arcticatlas.geobotany.org/catalog/dataset/circumpolar-arctic-vegetation-map-cavm-team-2003>.

Herbivores et chaîne trophique

La distribution des herbivores reflète l'hétérogénéité de la végétation et de la productivité primaire. L'Arctique accueille des populations nombreuses d'herbivores, dont la diversité est corrélée avec la productivité végétale (Barrio et al., 2016). On y retrouve ainsi de grands mammifères tels que le renne et le caribou [*Rangifer tarandus* (Linnæus, 1758), avec différentes sous-espèces] et le bœuf musqué [*Ovibos moschatus* (Zimmermann, 1780)], des rongeurs tels que les lemmings [*Lemmus sibiricus* (Kerr, 1792), *Dicrostonyx sp.*] ou encore des oiseaux migrateurs tels que la grande oie des neiges [*Anser caerulescens caerulescens* (Linnæus, 1758)] (Krebs et al., 2003). Dans le Haut-Arctique, ces herbivores s'alimentent essentiellement dans les oasis polaires, tels les bœufs musqués à Truelove Lowland (Bliss, 1975) ou les grandes oies des neiges sur l'île Bylot (Valéry et al., 2010). De manière intéressante, les zones de reproduction ou de repos peuvent être éloignées des zones les plus productives, provoquant parfois des migrations entre les aires accueillant différentes activités (Hughes et al., 1994, Schmidt et al., 2016). La diversité des prédateurs et la longueur de la chaîne trophique corrént toutes deux avec la productivité végétale (Krebs et al., 2003), les prédateurs influençant les populations d'herbivores et la productivité dans les zones à la végétation abondante (Aunapuu et al., 2008).

Le broutement augmente l'hétérogénéité de la toundra par son impact sur la végétation. Ainsi, le broutement et le piétinement peuvent causer la transition d'un régime dominé par les bryophytes vers une végétation graminéoïde, augmentant la température du sol et la décomposition (Ravolainen et al., 2020, Van der Wal, 2006). Le broutement par les grands mammifères peut aussi limiter l'installation des arbustes décidus érigés, maintenant un albédo élevé et limitant la profondeur de neige (Te Beest et al., 2016). Le broutement peut ainsi limiter l'accumulation de la matière organique dans les sols arctiques (Speed et al., 2010). Le broutement modifie les processus d'assemblage des communautés végétales et les propriétés de la végétation, limitant la compétition pour la lumière (Kaarlejärvi et al., 2017) et maintenant des feuilles riches en azote et digestibles (Gauthier et al., 1995).

Les caractéristiques uniques de l'Arctique, et les populations végétales et animales qui y sont adaptées, subissent actuellement d'importants changements. Les études de modélisation internationales suggèrent que les écosystèmes arctiques devraient subir des pressions de plus en plus importantes au cours du XXI^e siècle.

L'augmentation des températures en Arctique

L'Arctique subit, et va subir une augmentation des températures disproportionnellement plus élevées que sur le reste de la planète. Entre 1961 et 2014, l'Arctique s'est ainsi réchauffée de 1 à 2 degrés durant la saison chaude et de plus de 2 degrés durant la saison froide (Overland et al., 2017). Ceci représente un rythme de réchauffement deux fois plus important que pour le reste de la planète.

Une rétroaction positive majeure va accélérer l'augmentation des températures en Arctique : la diminution de la durée, de l'étendue et de l'épaisseur de la banquise polaire (Overland and Wang, 2013). La disparition de la glace de mer cause une diminution drastique de l'albédo, permettant à plus d'énergie d'entrer dans les systèmes nordiques (Overland et al., 2017). Ainsi, les températures devraient augmenter deux à trois fois plus rapidement en Arctique que sur le reste de la planète d'ici la fin du XXI^e siècle (Cai et al., 2021).

En plus de l'augmentation des températures moyennes, la fréquence des événements extrêmes sera, et est déjà, altérée en Arctique (Overland et al., 2017). Ainsi, le nombre d'événements de chaleur extrêmes a déjà doublé à travers la plupart des régions nordiques. À l'inverse, le nombre d'événements de froid extrêmes a diminué. Par exemple, les écosystèmes arctiques n'expérimentent plus d'événements de froid extrême durant plus de deux semaines.

Impact de l'augmentation des températures sur la décomposition

L'augmentation des températures de surface se traduit par une diffusion de plus de chaleur dans les sols arctiques. Cela a pour conséquence d'approfondir la couche active et d'augmenter la température estivale de celle-ci (Li et al., 2022, Myers-Smith et al., 2019). La dégradation d'horizons riches en glace dans ces sols plus chauds peut causer d'importants mouvements de terrain

engendrés par thermoérosion ou thermokarst (Fortier et al., 2007). Localement, les phénomènes de thermoérosion changent drastiquement le pergélisol, l'exposant à des conditions favorables à la décomposition (Chipman et al., 2016, Grosse et al., 2011).

L'augmentation de la profondeur de la couche active augmente l'intensité de la rétroaction pergélisol-climat. Cette rétroaction positive est due à la décomposition de carbone (C) millénaire stocké dans le pergélisol, possiblement jusqu'à plusieurs mètres de profondeur. Avec une augmentation du forçage radiatif et de la transmission de la chaleur dans le sol, ce C est nouvellement soumis à des températures positives favorables à la décomposition (Schuur et al., 2009). Sous forme de dioxyde de carbone ou de méthane, la libération de ce C accélère les changements climatiques (Koven et al., 2011), et ainsi favorise encore plus les émissions de gaz à effet de serre depuis les pergélisols.

L'augmentation des températures et des précipitations peut aussi altérer les émissions de C hivernales. Bien que considérablement ralentie, la décomposition se produit à des températures négatives (McMahon et al., 2009). Les micro-organismes peuvent en effet rester actifs dans les fines pellicules d'eau non gelées entourant les particules de sol même à basse température (Mikan et al., 2002). La période durant laquelle le sol est gelé et couvert de neige est particulièrement longue en Arctique. À cause de cette longueur, et même si la décomposition est ralentie, les émissions de CO₂ des écosystèmes arctiques ont majoritairement lieu durant l'hiver (Schuur et al., 2009). Dès lors, une augmentation des températures du sol en hiver pourrait fortement augmenter la respiration des écosystèmes arctiques.

L'augmentation de la décomposition n'augmentera pas que les émissions de C, mais devrait aussi libérer des nutriments pour le fonctionnement des écosystèmes arctiques. En effet, la majorité des nutriments de la couche active sont sous forme organique (Nadelhoffer et al., 1992). Ainsi, les micro-organismes contrôlent la disponibilité des nutriments sous forme minérale. La libération des nutriments depuis les molécules organiques complexes dépend des taux de décomposition des résidus végétaux et animaux entrant dans le sol. Toutefois, les micro-organismes retiennent une majeure partie des

nutriments obtenus lors de la décomposition sur de longues périodes (Ravn et al., 2017, Sorensen et al., 2008, Clemmensen et al., 2008). C'est donc ultimement le taux de minéralisation qui détermine la disponibilité en nutriments minéraux (Wild et al., 2018). Le taux de minéralisation correspond au rythme auquel les micro-organismes libèrent des nutriments facilement assimilables, par exsudation ou par mortalité (Nadelhoffer et al., 1992).

Étant donné la sensibilité de la décomposition à la température, le réchauffement de l'Arctique devrait augmenter les taux de décomposition dans la couche active (Davidson and Janssens, 2006). La relation entre augmentation des taux de décomposition et disponibilité des nutriments a été discutée, étant donné la capacité des micro-organismes à retenir les nutriments (Jonasson et al., 1996). Toutefois, une méta-analyse récente montre que le taux de minéralisation augmente avec la température dans les écosystèmes froids (Salazar et al., 2020).

Impact de l'augmentation des températures sur la productivité primaire

L'augmentation des températures tend à augmenter la productivité végétale en Arctique. Sur la période 1982-2015, un phénomène de verdissement a été observé sur 30 à 70 % de la surface de l'Arctique (Peng et al., 2020, Berner et al., 2020). Ce phénomène est attribué à l'augmentation de la productivité végétale provoquée par une augmentation du nombre de degrés-jour durant la saison de dégel (Peng et al., 2020). Le verdissement a lieu par colonisation de milieux auparavant dévégétalisés, par des changements dans la composition des communautés ou par une augmentation de la hauteur ou de la surface de feuilles de la végétation (Myers-Smith et al., 2020). Le verdissement est en partie dû à une expansion des arbustes érigés à travers l'Arctique (Forbes et al., 2010, Nill et al., 2022).

Une minéralisation plus élevée de l'azote et du phosphore devrait contribuer à l'augmentation de la productivité primaire en Arctique. La productivité primaire de la toundra arctique est grandement limitée en N et P (Gough and Hobbie, 2003, Shaver and Chapin, 1995, Jonasson et al., 1999). Les bryophytes peuvent assimiler rapidement les nutriments en solution proche de la surface (Ayres et al., 2006). Les plantes vasculaires n'ont accès aux nutriments

minéraux que lentement, après que les microbes les aient recyclés sur de longues périodes et que les tissus des bryophytes se soient dégradés (Ravn et al., 2017, Sorensen et al., 2008, Clemmensen et al., 2008). Ainsi, l'augmentation de la décomposition devrait augmenter la productivité primaire en Arctique, et donc accentuer le phénomène de verdissement.

L'approfondissement de la couche active augmente aussi la disponibilité en nutriments. L'approfondissement entraîne en effet une augmentation du volume de sol soumis à la décomposition et à l'exploration par les racines, augmentant la quantité totale de nutriments accessibles (Iversen et al., 2015). De plus, la couche transitoire entre la couche active et le pergélisol peut être très concentrée en nutriments sous forme minérale et avoir des taux de minéralisation plus élevés que dans la rhizosphère lors du dégel (Keuper et al., 2012).

Le verdissement représente une importante fixation de C, qui pourrait partiellement balancer l'augmentation de la respiration de la matière organique depuis le pergélisol (Koven et al., 2011). L'Arctique pourrait ainsi continuer à être un puits de C ou devenir une source de C, suivant la balance entre décomposition et productivité primaire. Les projections les plus sophistiquées prévoient que le stockage de C en Arctique augmente jusqu'à environ 2050 (Braghiere et al., 2023). Après ce point de bascule, les émissions de C pourraient augmenter disproportionnellement par rapport à la productivité primaire, et la capacité de puits devrait ainsi diminuer.

Les variations de productivité primaire peuvent aussi influencer la décomposition et donc les émissions de CO₂ des écosystèmes arctiques. La végétation influence en effet les flux de chaleur en surface. Le couvert de mousse joue un rôle primordial pour la diffusion de la chaleur dans les sols arctiques (Soudzilovskaia et al., 2013). La colonisation par les mousses peut ainsi diminuer la température du sol de plus de 2 degrés (Porada et al., 2016), tandis qu'un couvert de mousse plus épais ralentit le dégel de la couche active (Gornall et al., 2007). Du point de vue des plantes vasculaires, une augmentation de la surface foliaire totale peut diminuer la transmission de l'énergie solaire vers le sol et refroidir la surface (Blok et al., 2010). Toutefois, la colonisation par des arbustes érigés aux branches sombres provoque des

accumulations de neige et une diminution de la quantité d'énergie directement renvoyée dans l'atmosphère (albédo) (Myers-Smith et al., 2011). Ces deux effets ont pour conséquence de réchauffer le sol, et potentiellement d'augmenter la respiration.

Plus directement, l'apport de matière organique par les plantes dans les sols influence les sources et le rythme de la respiration de l'écosystème. Un flux important de litière d'arbustes décidus peut ainsi stimuler la décomposition dans les sols arctiques (Mekonnen et al., 2021). L'augmentation de la productivité primaire peut aussi accroître l'apport de matière organique fraîche en profondeur dans le sol, sous forme d'exsudats ou de racines mortes. Cette matière organique fraîche peut servir de source d'énergie aux micro-organismes pour décomposer de la matière organique ancienne avec un ratio C/N faible (Fontaine and Barot, 2005). Ceci cause la respiration de carbone qui était immobilisé à cause de la faible teneur en énergie des molécules qu'il composait.

Impact de l'augmentation des températures sur les populations d'herbivores
L'effet de la modification des températures sur les populations d'herbivores arctiques est compliqué à projeter. En effet, l'accroissement des températures provoque une augmentation de la quantité de nourriture totale disponible (productivité primaire). Toutefois, des températures plus élevées peuvent entraîner des altérations de la qualité nutritive des plantes nourricières.

Cette diminution de qualité nutritive peut-être due à des décalages phénologiques. Ainsi, le pic de la teneur en N de la végétation broutée par la grande oie des neiges pourrait être avancé par le réchauffement dans la vallée nourricière de l'île Bylot (Doiron et al., 2014). Ceci pourrait causer un décalage entre le pic de broutement par les jeunes oies et le pic de valeur nutritive de la végétation. La qualité nutritive de la nourriture durant la première année favorise la survie des jeunes oies (Gauthier et al., 2006). Ainsi, une végétation plus abondante, mais plus hâtive, pourrait diminuer le taux de croissance des populations d'oies des neiges.

La colonisation de la toundra par des arbustes érigés pourrait diminuer la qualité de la ressource alimentaire pour les Caribous et les bœufs musqués. Les arbustes favorisés par le réchauffement climatique ont en effet une digestibilité faible (Zamin et al., 2017). Cette qualité nutritive limitée pourrait diminuer la croissance des populations de Caribou (Fauchald et al., 2017), tandis que l'impact de ces changements est plus incertain pour les bœufs musqués (Cuyler et al., 2020).

Le changement de l'accessibilité à la nourriture hivernale est peut-être le plus grand défi auquel doivent faire face les populations d'ongulés en Arctique. En effet, le réchauffement du climat pourrait augmenter la quantité de neige au sol et surtout augmenter les épisodes de pluie sur neige (Bintanja and Andry, 2017). Ces épisodes de pluie sur neige durcissent le couvert neigeux. De telles variations d'épaisseur et de qualité de neige peuvent augmenter la difficulté à s'alimenter et le temps dédié à trouver de la nourriture, diminuant la croissance des populations de Caribou (Albon et al., 2017) et de bœufs musqués (Desforges et al., 2021).

L'influence primordiale de la teneur en eau du sol

Bien que l'Arctique soit avant tout caractérisé par ses faibles températures, la teneur en eau dans les sols est le facteur qui peut influencer le plus le fonctionnement des écosystèmes arctiques localement et régionalement.

Variation de la disponibilité en eau en Arctique

La toundra n'est pas seulement froide, mais aussi aride, avec de faibles précipitations (Schultz, 2005). La majorité des précipitations tombent sous forme de neige, la proportion neigeuse s'accroissant vers le nord (Bintanja and Andry, 2017). Cette neige est en grande partie redistribuée par le vent et accumulée dans le paysage en fonction de la topographie (Sturm and Wagner, 2010, Evans et al., 1989). Le pergélisol forme une limite presque imperméable à la diffusion de l'eau (McKenzie and Voss, 2013) et influence fortement l'hydrologie de la toundra (Bring et al., 2016). La couche active est dès lors d'une grande importance pour le stockage et le mouvement de l'eau en toundra. Étant donnée la faible quantité de pluie, l'épaisseur de neige, le drainage et les caractéristiques de la couche active vont déterminer en grande partie la

quantité d'eau disponible pour le fonctionnement des écosystèmes (Bring et al., 2016).

La disponibilité en eau dans les sols arctiques est fortement dépendante de la topographie et des propriétés de la couche active (Aalto et al., 2013, Engstrom et al., 2005). Le relief provoque de grands gradients de disponibilité en eau, par exemple entre les replats et les pentes (Ostendorf and Reynolds, 1998). À plus fine échelle, la topographie est influencée par les processus géomorphologiques d'aggradation et de dégradation du pergélisol (French, 2017a). Ces processus créent de nouveaux contrastes de disponibilité en eau au fur et à mesure des déformations de la surface. Les zones d'accumulation de neige tendent à être plus humides (Bisht et al., 2018). L'intérieur des polygones est humide, parfois inondé, alors que les bourrelets ont tendance à être secs (Zona et al., 2011). De la même manière, le sommet des monticules (hummocks) est plus sec que les creux entre les hummocks (Biasi et al., 2005).

Changements climatiques et disponibilité en eau

Les modèles climatiques projettent une augmentation des précipitations totales et un changement de la forme des précipitations d'ici la fin du XXI^e siècle. Au-delà de 70 degrés Nord, les précipitations annuelles totales pourraient augmenter de 422 % en 2100 relativement à 2000 (McCrystall et al., 2021). En plus d'augmenter, les précipitations estivales et automnales pourraient devenir dominées par la pluie, tandis que les précipitations hivernales et printanières pourraient être caractérisées par un mélange de pluie et de neige (Bintanja and Andry, 2017).

L'augmentation des températures et de la quantité de pluie devrait changer le couvert neigeux. La durée d'enneigement et la surface de l'Arctique couverte de neige ont déjà diminué (Khani et al., 2022, Brown et al., 2017). Par exemple, l'Arctique nord-américain a été couvert de neige 10 jours de moins en moyenne sur la période 2010-2014 que durant la période 1971-2000. La quantité d'eau maximale contenue dans la neige pourrait augmenter dans le Haut-Arctique, étant donnée l'augmentation de la fréquence des événements de pluie sur neige. Toutefois, cette réponse est incertaine et variable spatialement (Brown et al., 2017).

L'effet de ces changements de type et de quantité de précipitations sur la disponibilité en eau dans les sols est incertain et hautement variable spatialement. Une augmentation de la pluie et de l'écoulement sous-terrain pourrait réchauffer le pergélisol (McKenzie and Voss, 2013) tandis que des couverts de neige plus épais diminueraient le refroidissement hivernal du pergélisol et le rendrait plus sensible au réchauffement (Iijima et al., 2010). Ces deux phénomènes peuvent accélérer le dégel des horizons riches en glace et provoquer des perturbations des formes géomorphologiques.

La perturbation des formes géomorphologiques périglaciaires pourrait entraîner d'importantes redistributions de l'eau dans le paysage. La dégradation des coins de glaces entourant les polygones peut drainer ceux-ci et concentrer l'eau dans les canaux connectés entre les polygones (Liljedahl et al., 2016) et même augmenter le drainage de paysages polygonaux dans leur ensemble (Fortier et al., 2007). À l'inverse, des affaissements de la surface peuvent advenir à la suite du dégel d'horizons de pergélisol riche en glace, créant des dépressions humides (Romanovsky et al., 2017).

La disponibilité en eau du sol pourrait évoluer de manière non linéaire. Dans les dépressions ou dans les polygones, l'humidité pourrait augmenter dans un premier temps à cause d'une quantité de pluie accrue. Dans un deuxième temps, le drainage, augmenté par thermoérosion, pourrait amener cette eau vers l'exutoire du bassin-versant (Liljedahl et al., 2016).

Diffusion de la chaleur dans le sol

Le teneur en eau du sol est d'une grande importance pour la diffusion de la chaleur au sein de celui-ci. L'effet net de l'eau sur le profil de température n'est toutefois pas toujours instinctif. Tout d'abord, le taux auquel la chaleur est transportée dans le sol lorsque ce dernier est soumis à un gradient thermique augmente avec la teneur en eau du sol. Ceci est dû à la conductivité thermique élevée de l'eau [$K = 0,57 \text{ W}\cdot\text{m}^{-1}\cdot\text{K}^{-1}$, cette valeur et les suivantes proviennent de van Huissteden (2020)].

Imaginons un horizon de tourbe sèche ($K=0.14\text{W}\cdot\text{m}^{-1}\cdot\text{K}^{-1}$) de 3 m de profondeur. Sa surface est à 15 °C (288K) et la température à 3 m de -10 °C

(263K). Cette différence de température cause un gradient thermique de 25 K. Dans une tourbe sèche, le flux de chaleur généré depuis la surface vers le sol par ce gradient thermique est de $-0,14 \text{ W}\cdot\text{m}^{-1}\cdot\text{K}^{-1} \times 25\text{K} \times 3 \text{ m}^{-1} = -1,16 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$. Dans une tourbe humide ($K=0.6\text{W}\cdot\text{m}^{-1}\cdot\text{K}^{-1}$), ce gradient thermique génère un flux de chaleur de $-5 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$. Dans ce cas-ci, une tourbe humide conduira 4,3 fois plus de chaleur qu'une tourbe sèche.

Toutefois, la capacité de l'eau à stocker de la chaleur limite l'augmentation de température causée par de tels flux. Cette capacité de stockage est quantifiée par la capacité thermique volumique ($C, \text{J}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{K}^{-1}$). Elle représente la quantité de chaleur nécessaire pour augmenter la température d'un mètre cube de sol de 1 K. Ainsi, il faut 3,7 fois plus de chaleur pour faire augmenter de 1 K la température du bloc de tourbe humide ($C=3.4\times 10^6 \text{ J}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{K}^{-1}$) que le bloc de tourbe sèche ($C=0.9\times 10^6 \text{ J}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{K}^{-1}$).

L'effet net de ces deux paramètres sur la variation de température du sol peut être quantifié par la diffusivité thermique ($D=K/C, \text{m}^2\cdot\text{s}^{-1}$). Une diffusivité thermique plus élevée implique des variations de température plus rapides et de plus grande amplitude qu'une diffusivité plus faible. La capacité de stockage de la chaleur par l'eau compense presque entièrement l'augmentation du flux de chaleur dans la tourbe saturée. Ainsi, la tourbe saturée ($D=0.19 \times 10^{-6} \text{ m}^2\cdot\text{s}^{-1}$) a une diffusivité thermique très proche de la tourbe sèche ($D=0.16 \times 10^{-6} \text{ m}^2\cdot\text{s}^{-1}$). Dans un bloc uniforme, les variations de teneur en eau ont peu d'impact sur la diffusion de la chaleur dans le sol (Fig. 3).

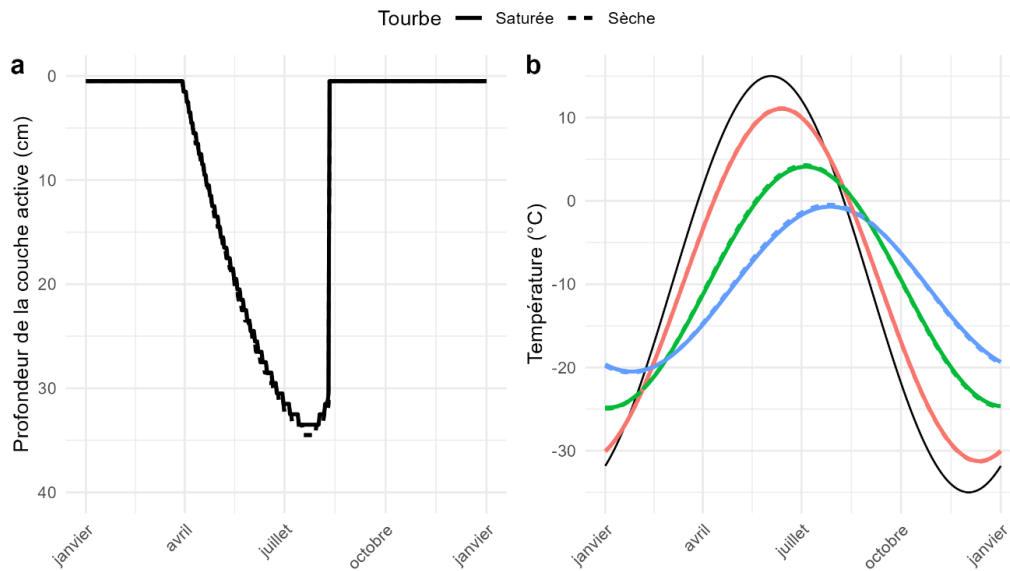


Figure 3 : Résultat de la modélisation de la diffusion de la chaleur dans des sols tourbeux saturés et secs. Le panel a montre la profondeur de la couche active durant l'année. Le panel b montre la variation de température à différentes profondeurs dans le sol. La ligne noire représente la température en surface, la ligne rouge, la température à 5 cm, la ligne verte à 20 cm et la ligne bleue à 30 cm. Le modèle suit les équations fondamentales décrites par McKenzie et al. (2007), et a été résolu numériquement à l'aide du paquet *R deSolve* (Soetaert et al., 2010).

Dans le pergélisol, la glace joue une influence majeure pour la diffusion de la chaleur. L'eau gelée a une conductivité thermique presque 4 fois plus grande que l'eau liquide, mais une capacité thermique volumique seulement 2 fois plus faible. Ainsi, la glace a une diffusivité thermique plus de huit fois plus importante que celle de l'eau, indiquant qu'un sol gelé subira de bien plus importantes variations de température qu'un sol dégelé.

Toutefois, le gel de l'eau relâche une grande quantité de chaleur latente, tandis que le dégel de la glace en consomme. Cet effet peut être capturé en calculant la capacité thermique volumique apparente du sol (McKenzie et al., 2007). Lors du dégel, qui se déroule progressivement jusqu'à zéro degré, les horizons riches en glace vont avoir une capacité thermique apparente au moins une dizaine de fois plus élevée que les horizons gelés secs (Fig. 4a). Ainsi, le dégel de la couche active et la température en profondeur seront légèrement moins élevés dans un bloc de tourbe saturé que dans un bloc de

tourbe sec (Fig. 4 b et c). Le comportement d'un bloc de tourbe saturé se rapproche de celui d'un bloc de glace, demandant une grande quantité de chaleur pour être dégelé.

Il est intéressant d'observer les « épaules » de températures stables visibles lors du dégel et du regel des horizons à différentes profondeurs (Fig. 4). Proche de zéro degré, la chaleur est surtout consommée pour la conversion de glace en eau ou d'eau en glace. Dès lors, la température reste stable jusqu'au changement de phase de la majorité de l'eau présente (il reste en effet toujours de l'eau liquide résiduelle dans les températures négatives).

L'effet de la glace sur le dégel de la couche active peut être exacerbé lorsque les phénomènes de gel et de dégel concentrent la glace dans certains horizons par cryosuction. La cryosuction est un phénomène de pression négative attirant l'eau vers la zone de regel (French, 2017b). Ce processus provoque d'importantes concentrations en glace dans la zone transitoire entre le pergélisol et la couche active. La zone transitoire est une portion du sol qui dégèle à l'échelle de décennies ou de siècle (Shur et al., 2005). Elle est impactée par des événements climatiques extrêmes, un réchauffement régional ou une perturbation de la végétation ou des horizons organiques en surface. Sa forte concentration en glace protège le pergélisol, le rendant moins sensible aux variations de température. Dégeler cette couche de sol enrichie en glace par des décennies de cryosuction demande en effet des quantités de chaleur dépassant les variations interannuelles habituelles des températures estivales en Arctique.

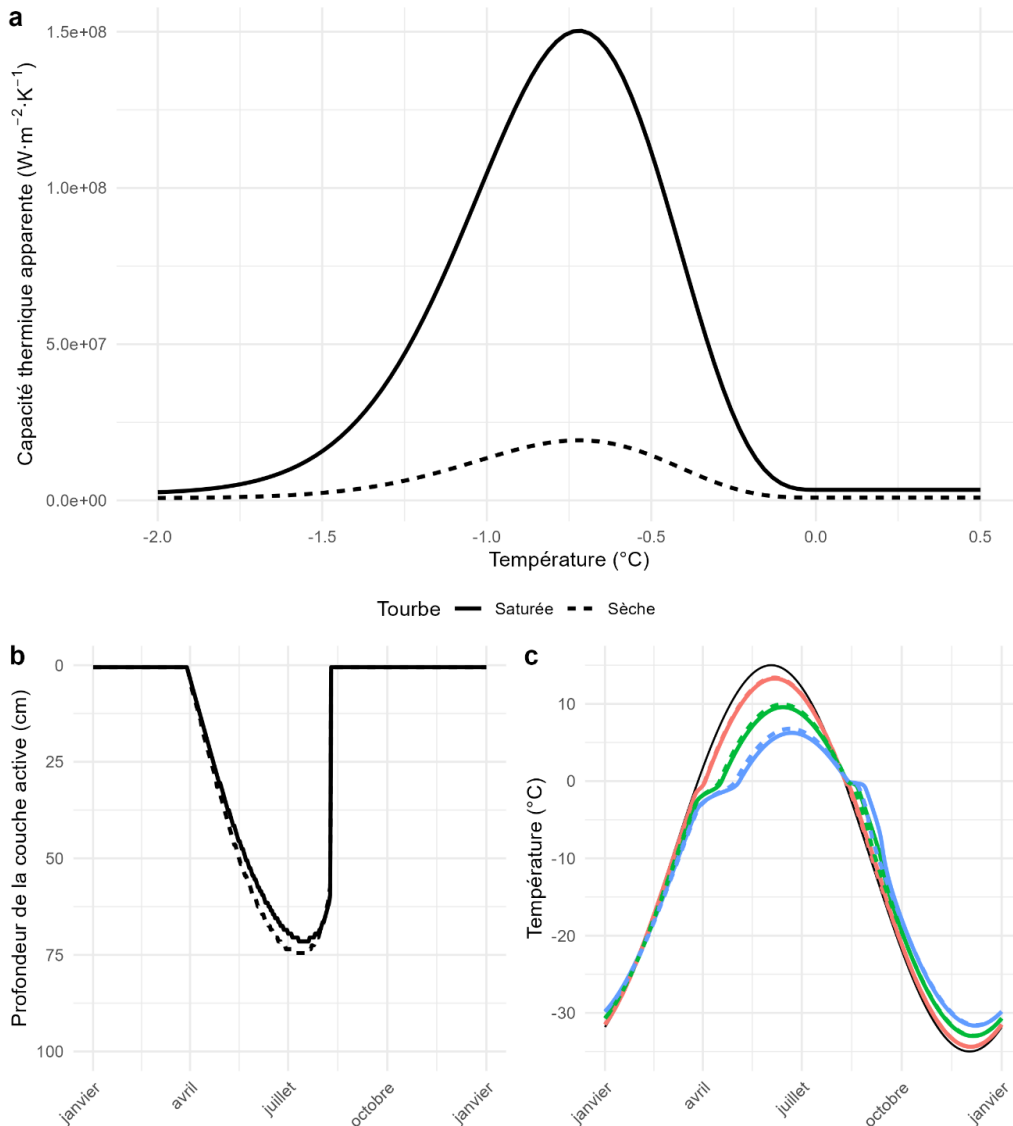


Figure 4 : Résultat de la modélisation de la diffusion de la chaleur avec dégel dans des sols tourbeux saturés et secs. Le panel a montre la différence de capacité thermique apparente entre les deux horizons lorsque la température varie autour du point de congélation. Le panel b montre la profondeur de la couche active durant l'année. Le panel c montre la variation de température à différentes profondeurs dans le sol. La ligne noire représente la température en surface, la ligne rouge, la température à 5 cm, la ligne verte à 20 cm et la ligne bleue à 30 cm. Le modèle suit les équations fondamentales décrites par McKenzie et al. (2007), et a été résolu numériquement à l'aide du paquet R *deSolve* (Soetaert et al., 2010). La conductivité thermique apparente a été calculée en se basant sur la fonction de dégel proposée par McKenzie et al. (2007).

Les blocs de sols uniformes sont rares, c'est pourquoi la considération de tels sols ne nous donne qu'un aperçu limité de ce qui se passe dans les sols arctiques. Pour nous rapprocher de la réalité, nous pouvons comparer un sol complètement saturé à un sol dont les horizons supérieurs (20 premiers centimètres) seraient secs, les horizons plus profonds étant saturés. Nous pouvons voir dans la Fig. 5b que la chaleur diffuse beaucoup moins rapidement en profondeur lorsque l'horizon supérieur a une faible conductivité thermique. Ceci mène à une couche active plus de deux fois moins profonde (Fig. 5a). De manière intéressante, l'écart de température à 5 cm est faible entre les deux sols. C'est à 20 cm de profondeur, soit en bas de l'horizon sec, que la différence de profil thermique est la plus marquée. Le peu de chaleur diffusant dans l'horizon sec permet à peine de dégeler la quantité de glace en place. À 30 cm, la chaleur diffusée dans le sol saturé est suffisante pour causer le dégel en été. À l'inverse, la température reste juste en dessous de 0 degré durant tout l'été dans le sol partiellement sec. Cette stabilité montre que la combinaison d'horizons supérieurs secs et d'un pergélisol riche en glace limite grandement le dégel de la couche active.

La chaleur contenue dans le sol complètement saturé est plus rapidement ré-émise vers l'atmosphère durant l'hiver à cause de la haute diffusivité thermique de la glace. Ainsi, le sol saturé présente des températures hivernales plus froides à toutes les profondeurs. Ce refroidissement n'est toutefois pas suffisant pour compenser les différences de flux de chaleur en été.

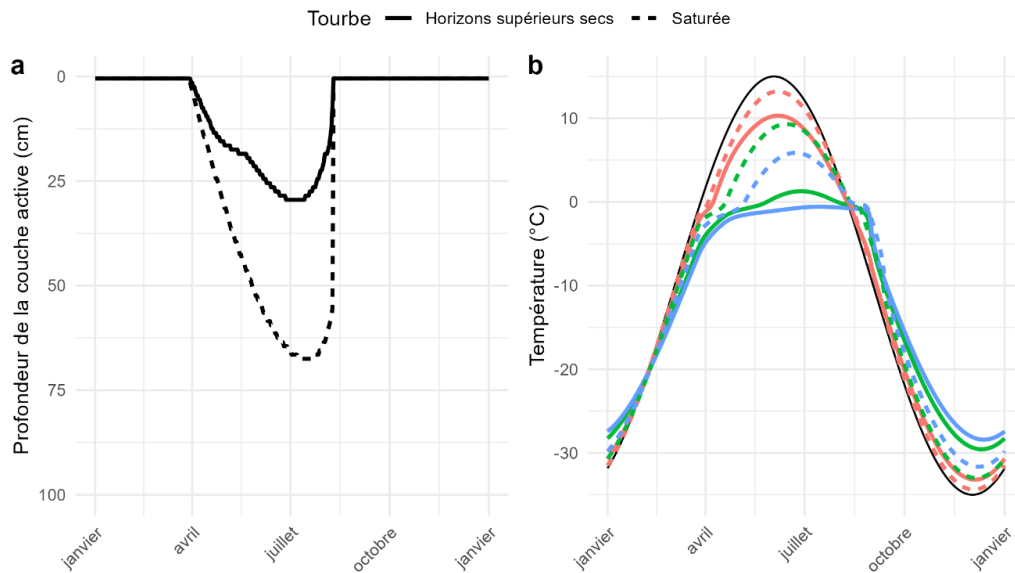


Figure 5 : Résultat de la modélisation de la diffusion de la chaleur avec dégel dans des sols tourbeux saturés et avec un horizon supérieur (0-20 cm) sec. Le panel a montre la profondeur de la couche active durant l'année. Le panel b montre la variation de température à différentes profondeurs dans le sol. La ligne noire représente la température en surface, la ligne rouge, la température à 5 cm, la ligne verte à 20 cm et la ligne bleue à 30 cm. Le modèle suit les équations fondamentales décrites par McKenzie et al. (2007), et a été résolu numériquement à l'aide du paquet R *deSolve* (Soetaert et al., 2010).

La forme et la distribution des précipitations ont aussi un impact majeur sur la quantité de chaleur diffusant dans le sol. En été, la pluie apporte de la chaleur en surface si elle est plus chaude que le sol (Chen et al., 2021). Une augmentation des précipitations sous forme de pluie pourrait donc causer une augmentation du flux de chaleur vers le sol. En hiver, et particulièrement à l'automne, un couvert de neige important entraîne une isolation diminuant la diffusion de la chaleur depuis le sol vers l'atmosphère (Park et al., 2015). Ceci cause un réchauffement du sol en hiver, qui peut se répercuter à l'été à cause de la chaleur excédentaire stockée (Gouttevin et al., 2012). Dans certaines régions, un approfondissement de la couche de neige pourrait augmenter la profondeur de la couche active (Gouttevin et al., 2012). Il est important de noter que les propriétés isolantes de la neige varient avec ses propriétés physiques. Ainsi, la conductivité thermique de la neige augmente avec sa densité et sa teneur en eau (Singh, 1999).

Décomposition

La décomposition a en général une distribution unimodale avec la teneur en eau. La décomposition des molécules organiques est la plus élevée à une teneur en eau du sol moyenne [$0.4-0.7 \text{ m}^3.\text{m}^{-3}$, Wang et al. (2010)]. En conditions plus sèches, la connectivité entre les micro-organismes et la matière organique est limitée, et la décomposition ralentit (Schmidt et al., 2011). De plus, en cas de déficit en eau sévère, les micro-organismes peuvent soit mourir soit devenir inactifs dans des formes de résistance (Schimel et al., 2007). À teneur en eau très élevée, la respiration cellulaire devient défavorable d'un point de vue thermodynamique (Boye et al., 2017). Les micro-organismes doivent dès lors se tourner vers des accepteurs d'électron alternatifs à l'oxygène (Gobat et al., 2010). Ces réactions sont généralement moins efficaces, causant un ralentissement de la décomposition. Toutefois, plusieurs de ces réactions produisent des gaz ayant un pouvoir de réchauffement du climat plus important que le CO_2 (comme le méthane, CH_4 , ou l'oxyde nitreux, N_2O).

La teneur en eau influence aussi la décomposition indirectement par son effet sur la diffusion de la chaleur. Ainsi, un drainage de la couche active peut augmenter la respiration dans les horizons superficiels asséchés, mais diminuer la respiration du C profond par refroidissement des horizons en profondeur (Kwon et al., 2019).

Une forte teneur en eau dans la couche active concourt à la grande quantité de C stockée dans le pergélisol (Grosse et al., 2011). Les sols inondés sont le plus souvent causés par la relative imperméabilité du pergélisol et l'accumulation d'eau dans les dépressions des formes géomorphologiques périglaciaires. Les milieux dans lesquels la croissance du pergélisol syngénétique capture des horizons organiques accumulent une quantité de C importante par rapport à la faible surface qu'ils représentent. Ainsi, les sols organiques avec pergélisol représentent 7 % de la surface de l'Arctique, mais contiennent 14 % des stocks totaux de C (Hugelius et al., 2014).

Végétation

Localement, la teneur en eau des sols est un des principaux déterminants de la composition des communautés végétales et de leur productivité. Les

différences de position topographique des communautés végétales créent des entités discrètes très contrastées (Ostendorf and Reynolds, 1998, Walker, 2000). On pourra par exemple contraster les toundras à arbustes nains prostrés et luzule sur les terres les mieux drainées avec les marais à Cypéracées relativement luxuriants des polygones à centre creux. Régionalement, les oasis polaires se développent dans des conditions favorisant la rétention d'eau durant l'été [dépôts de surface, topographie, Muc et al. (1989)]. À travers l'Arctique, la productivité primaire augmente avec le teneur en eau du sol (Zona et al., 2023). À plus petite échelle, les processus géomorphologiques périglaciaires créent une microtopographie causant d'importantes variations de composition végétale à l'échelle du mètre. Par exemple, les espèces croissant dans un creux de polygone ne sont pas les mêmes que sur son bourrelet sec (Minke et al., 2009).

Une teneur en eau plus élevée favorise l'augmentation de la productivité primaire avec le réchauffement (Campbell et al., 2021). Ainsi, la probabilité d'un verdissement de la végétation était maximale dans les zones avec un indice topographique d'humidité intermédiaire dans la région du delta du Beaufort [Territoires du Nord-Ouest, Canada, Seider et al. (2022)]. Dans cette région, la rétention d'eau, favorisée par certains dépôts de surface, augmentait la probabilité de verdissement. De plus, la quantité de précipitations corrèle positivement avec le verdissement dans les toundras arctiques et alpines (Peng et al., 2020).

Contexte et objectifs

L'objectif de cette thèse est de quantifier la manière dont la quantité d'eau dans la couche active, la disponibilité en nutriments et le broutement influencent les écosystèmes de toundras arctiques. Ces facteurs vont, et sont déjà en train, d'être modifiés dans les toundras nordiques. Leur variation temporelle est causée directement et indirectement par l'augmentation des températures, ou corrélée avec cette dernière. Comme expliqué précédemment, ces trois facteurs sont centraux pour expliquer la variation des écosystèmes arctiques à l'échelle du paysage et au sein des milieux naturels qui composent les paysages du Grand Nord. En utilisant des approches variées et de pointes, cette

thèse a pour but d'approfondir certains des processus qui relient ces trois aspects à la végétation et au fonctionnement du sol des écosystèmes arctiques.

Durant cette thèse, l'appellation « Arctique » inclura essentiellement les toundras à couvert végétal plus ou moins continu. Ceci inclut la majorité des toundras du bas arctique et les oasis polaires. Le fonctionnement des déserts et semi-déserts polaires est très différent, notamment à cause de l'importance des croûtes cryptogamiques, composées de lichens, d'algues, de mousses et de bactéries (Breen and Lévesque, 2006). La réaction des déserts polaires à des variations de teneur en eau, de disponibilité en nutriments et de broutement impliquera probablement des processus différents que dans le cas de toundras bien végétalisées.

Deux des trois chapitres étudient une oasis polaire, le dernier chapitre adoptant une perspective panarctique. La vallée Qarlikturvik de l'île Bylot est caractérisée par un couvert de bryophytes quasi continu (Fig. 6). À travers les bryophytes pousse une végétation herbacée et arbustive prostrée abondante par rapport à la majorité de la surface à cette latitude dans l'archipel arctique canadien. Certaines voies d'écoulement d'eau abritent même des populations d'arbustes érigés qui peuvent atteindre 80 cm de haut. À l'exception de certains sites au Groenland, Svalbard et à Barrow (Alaska, USA), la littérature arctique se concentre sur des sites du Bas-Arctique dont le fonctionnement est proche de celui des oasis polaires. Nous nous attendons donc à ce que les conclusions de la synthèse panarctique soient applicables à la vallée Qarlikturvik. De la même manière, les conclusions tirées de l'étude de la vallée Qarlikturvik devraient être applicables dans des toundras similaires à d'autres latitudes.

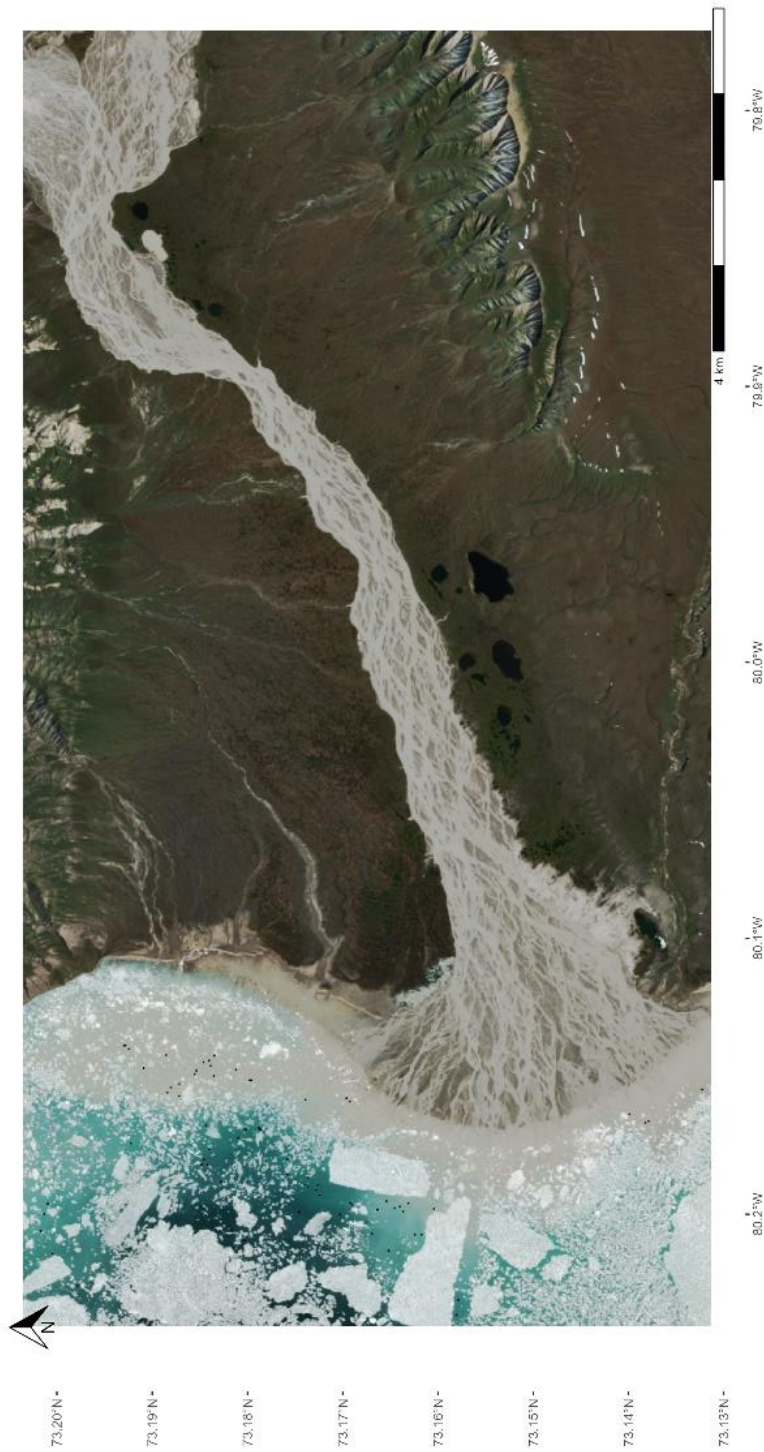


Figure 6 : Image satellite Sentinel-2 de la vallée Qarlikturvik, île Bylot, Nunavut, Canada (18 juillet 2022).

La productivité localement exceptionnelle de la vallée en fait un site d'alimentation important pour la grande oie des neiges et favorise un réseau trophique complexe (Gauthier et al., 2011). Ainsi, les oies arrivent-elles par dizaines de milliers au printemps, pour nicher plus au sud, dans des milieux moins productifs. Elles parcourent ensuite jusqu'à des dizaines de kilomètres en marchant avec leurs oisillons pour rejoindre la vallée Qarlikturvik. Là, elles se nourrissent essentiellement des graminées et cypéracées des marais qui couvrent les polygones humides du fond de la vallée (Gauthier et al., 1996), profitant des graines et rhizomes des milieux mésiques plus tard en saison (Audet et al., 2007).

La vallée Qarlikturvik a subi d'importants changements depuis quatre décennies. La population d'oie des neiges nichant dans l'Arctique canadien a augmenté d'environ 200 000 individus en 1980 à au moins 900 000 en 2015 (Lefebvre et al., 2017). Le nombre de degrés-jour au-dessus de zéro a augmenté de 381 à 521 entre 1989 et 2011 (Gauthier et al., 2013). Ceci a provoqué une multiplication par plus que deux de la productivité primaire dans les marais polygonaux à graminoides. La profondeur de neige a augmenté, mais la date de disparition de 50 % du couvert neigeux est devenue plus hâtive d'environ 7 jours entre 1993 et 2011 (Gauthier et al., 2013).

Bien que les oasis polaires représentent peu de surface sur l'île Bylot, et à cette latitude en général, elles représentent des stocks importants de C. Le fond de la vallée Qarlikturvik est par exemple couvert d'environ 3 m d'un mélange de tourbe et de loess accumulé depuis le dernier retrait glaciaire (Fortier et al., 2006). Dans le cas d'un approfondissement de la couche active ou de thermoérosion, ce sont donc des quantités importantes de C qui pourraient être respirées ou déplacées.

Les trois chapitres principaux de cette thèse s'organisent le long d'un continuum allant de la surface, couverte de végétation, jusqu'au pergélisol. On y distingue la végétation en tant que telle, dont les propriétés influencent le bilan d'énergie de surface et la dynamique du C de la couche active. En dessous se trouve la couche active, dont les propriétés influencent la décomposition et la transmission de la chaleur jusqu'au pergélisol. Finalement, les

horizons profonds, gelés depuis des centaines ou des milliers d'années, contiennent d'importants stocks de C. Les caractéristiques chimiques de ces molécules organiques, et les conditions de leur accumulation influenceront leur dégradation si elles deviennent exposées à des températures positives.

Le chapitre I explore l'impact de facteurs biotiques et abiotiques sur la végétation de la toundra. Son objectif est de quantifier l'impact de la teneur en eau du sol, de la disponibilité en nutriments et du broutement sur les communautés de plantes vasculaires de la vallée Qarlikturvik. Le but de ce chapitre est d'enrichir le cadre théorique expliquant la variation des traits fonctionnels des plantes arctiques. En effet, les stratégies d'acquisition de l'azote sont fortement sélectionnées durant l'assemblage des communautés de plantes vasculaires arctique. Toutefois, cette sélection n'est que peu considérée dans les récentes études mesurant les traits fonctionnels en toundra nordique. Nous avons exploité des parcelles permanentes le long d'un gradient de teneur en eau du sol dans des milieux à la géomorphologie contrastée. Chaque parcelle incluait des sous-parcelles broutées et non broutées. Notre première hypothèse est que les stratégies d'acquisition de l'azote des différentes espèces s'alignent le long de l'axe « lent-rapide ». Cet axe décrit le taux d'acquisition des ressources et de renouvellement des tissus des plantes vasculaires. Nous nous attendons à ce que la taille des individus et des feuilles représente un deuxième axe de variation majeur. Conséquemment, il est attendu que les milieux avec plus d'eau et de nutriments abritent des plantes plus « rapides » et plus grandes. Finalement, le broutement devrait favoriser des plantes plus basses et plus riches en N.

Le chapitre II se concentre sur la surface du sol et ses horizons superficiels. Son objectif est de quantifier l'impact de la disponibilité en nutriments et du broutement sur la dynamique de la couche active et le développement du pergélisol. En effet, la disponibilité en nutriments et le broutement influencent les propriétés de la végétation. La végétation influence la quantité d'énergie entrant dans le sol. Les propriétés thermiques de la couche actives et le développement du pergélisol sont quant à eux influencés par l'accumulation de matière organique, qui peut être accélérée par la fertilisation et ralentie

par le broutement. Nous avons exploité une expérience à long terme (16 ans) de fertilisation croisant l'addition de différentes quantités d'azote et de phosphore à une protection contre le broutement. Nous nous attendons à ce que la fertilisation augmente l'indice de surface foliaire (LAI) et la quantité de litière des parcelles, augmentant ainsi l'albédo de la surface et diminuant la quantité d'énergie entrant dans le sol. Le broutement devrait quant à lui réduire la LAI, la quantité de litière et l'albédo. Il est attendu que la fertilisation et le broutement respectivement augmentent et réduisent la quantité de matière organique accumulée dans les horizons les plus superficiels du sol. À cause des variations d'albédo et d'accumulation organique, la fertilisation devrait diminuer la profondeur de la couche active et le broutement l'augmenter.

Le chapitre III se concentre sur la matière organique contenue dans le pergélisol à travers l'Arctique. Son objectif est de formuler et de tester un cadre théorique reliant la signature isotopique du C et de l'azote aux conditions d'accumulation de la matière organique. Les isotopes stables du C et du N (dans une moindre mesure) sont en effet mesurés de manière routinière dans les études caractérisant la matière organique stockée dans le pergélisol. Toutefois, l'interprétation des signaux isotopiques fait appel à des concepts développés dans des biomes sans pergélisol. L'applicabilité de ces concepts aux conditions très particulières des sols arctiques n'a pas encore été démontrée. Nous allons résumer les principales causes de variations des concentrations en isotopes stables du C et de l'azote dans les sols. Le but est ensuite de développer un cadre théorique cohérent produisant des hypothèses testables dans les environnements arctiques. Le test de ces hypothèses sera réalisé grâce à des données provenant d'analyse de profils de pergélisols publiés dans des journaux à comité de lecture.

Chapitre I

Chapitre I

A distinct N acquisition strategical axis is needed to understand vascular plant community variation along a soil moisture gradient in a Canadian High-Arctic tundra

Authors : Lucas Deschamps, Esther Lévesque, Amélie Morneault, Vincent Maire

Summary

- 1 Globally, vascular plant functional traits are organized along two dimensions: plant size and resource economy (encompassing nitrogen, water, and carbon resources). Whereas nitrogen acquisition strategies are a major determinant of plant differentiation and community assembly in the Arctic, we do not know how they align with the two worldwide plant strategy dimensions nor respond to environmental variations. Here we aimed to assess the strategic dimensions of functional traits of High-Arctic plant communities and their relationships with environmental variables along a soil moisture gradient.
- 2 We measured seven functional traits and densities of plant populations in contrasting habitats of a High-Arctic oasis. Habitats were aligned along a gradient of soil water content (SWC), half of them being protected from grazing by the greater snow goose for > 12 years. Functional traits were selected to capture the variation in plant size, nitrogen (N), carbon (C) and water economy. We estimated the major axes of covariation of plant traits and quantified their response to SWC, grazing, soil nitrogen and phosphorus (P) availability, soil July temperature and thaw depth using a multivariate Bayesian model.
- 3 Trait covariation was organized along three strategical axes. Axis 1 was related to the acquisition rate of the N resource and plant size, Axis 2 was related to the leaf turn-over rate and the C resource, and Axis 3 was related to the diffusion rate of CO₂/H₂O within the leaf. Leaf δ¹⁵N, N concentration and height (Axis 1) increased with SWC.

Specific Leaf Area and Leaf Dry Matter Content (Axis 2) increased and decreased with higher mineral N availability and lower P availability, respectively. Leaf area (Axis 3) decreased with SWC, with no direct impact of SWC on leaf $\delta^{13}\text{C}$.

- 4 The three detected axes contradict the idea that acquisition and turnover rates of all resources are coordinated in the High-Arctic. Moreover, N, C and water economy of communities were determined by different abiotic variables.
- 5 *Synthesis*: High-Arctic plant communities are submitted to strong filtering of N acquisition strategies, forcing High-Arctic trait-based ecology to go beyond the two classical axes of trait covariation.

KEYWORDS: Determinants of plant community diversity and structure; Leaf Economic Spectrum; ^{15}N ; Polygons; Polar oasis; Functional Traits; Vegetation

Introduction

Vascular plants invest resources in different biological functions, which are thought to be organized along a plant size and a leaf economic spectrum (Díaz et al., 2015). Whereas the first axis contrasts small plants with small, numerous seeds to great plants with low-number heavy seeds, the second represents a “fast-slow” continuum of resource acquisition and recycling. Plants with “slow” resource economics are characterized by long-live tissues (as shown by low Specific Leaf Area, SLA, and high Leaf Dry Matter Content, LDMC, for example) with low nitrogen content (Wright et al., 2004), leading to a slow rate of resource acquisition and cycling but a low mortality rate when resources become scarce (Reich, 2014). Conversely, “fast” species and tissues have high growth and resource cycling rate, but a lower lifespan and a greater mortality risk (Reich, 2014, Wright et al., 2004). Reich (2014) suggested carbon, nutrients, and water economics were coordinated, leading plants to be “fast” or “slow” in the acquisition and recycling of all resources. There is evidence that both spectrums are present across the Arctic and sub-Arctic flora (Thomas et al., 2020, Freschet et al., 2010).

Dominance and coexistence in Arctic plant communities are driven by strategies for N acquisition (Nadelhoffer et al., 1996, McKane et al., 2002), which may not be summarized by a gradation of resource acquisition rate and the “fast-slow” spectrum. For example, dominance within an Alaskan community was shown to be driven by the temporal match between the availability of N molecular forms and the species preference for this form (McKane et al., 2002). The ability to coexist with dominants in such communities depended upon the ability either to acquire less abundant N forms or to shift nutrient acquisition in time or depth to avoid competition with dominants. Arctic species differentiate strongly between the depth of N acquisition, from the permafrost table to the surface (Pedersen et al., 2020, Hewitt et al., 2019, Wang et al., 2018). Competition with microbes may be overcome by developing the ability to assimilate organic N-rich molecules (Chapin et al., 1993, Henry and Jefferies, 2003) rather than depending upon mineral N only. Moreover, mycorrhiza plays a major role in the assimilation of organic N (Hobbie and Hobbie, 2006). This great diversity in N acquisition strategies is not included

in the Arctic functional traits conceptual framework. At the global scale, mycorrhiza has been thought of as a marker of slow strategies (Reich, 2014). This assertion may not hold in the Arctic where very different below-ground strategies allow coexistence within a same N limited environment (e.g., McKane, 2002). Understanding how N acquisition strategies covary with the two global spectrums is necessary to project the effect of environmental change in the Arctic tundra.

Current environmental changes are expected to alter the conditions and impact the resources available for plant growth. The exacerbated rise in surface temperature and the longer growing season observed and expected in the Arctic increase plant growth directly and indirectly (Berner et al., 2020). Increased soil temperature leads to faster mineralization rates (Hartley et al., 1999, Koven et al., 2015), while higher heat diffusion in soils deepens the active layer [the part of soil seasonally unfrozen, Koven et al. (2011), Schädel et al. (2018)]. This may increase the quantity of nutrients available for plant growth, both at the surface (Hartley et al., 1999) and at depth (Keuper et al., 2012, Salmon et al., 2016). Increased temperatures may cause drastic changes in soil water availability locally. Thermal erosion of ice wedges redistributes water in the landscape and may even cause landscapes drying irrespective of change in precipitation (Fortier et al., 2007, Liljedahl et al., 2016). Such increased drainage may cause the transition from wet to mesic plant communities at sub-decadal time scales (Perreault et al., 2016). In addition to climate change, the Arctic may be submitted to important variation of herbivorous populations, depending upon their adaptation to climate change (Mallory and Boyce, 2018, Doiron et al., 2014), southern agricultural practices (Abraham et al., 2005) and the management of their population (Lefebvre et al., 2017, Verma et al., 2020).

Global change will both directly and indirectly alter functional traits of vascular plants, with potential feedback on ecosystem functioning. Across the Arctic, higher temperatures imply, on average, taller communities with less durable, more N concentrated leaves (Bjorkman et al., 2018, Happonen et al., 2019, Kemppinen et al., 2021, Niittynen et al., 2020) and heavier seeds

(Kemppinen et al., 2021, Niittynen et al., 2020). Because soil water content (SWC) alters communities' responses to temperature, it will strongly influence the future of Arctic communities (Bjorkman et al., 2018). Yet, the variation of plant functional traits with SWC is less clear than for temperature. Higher SWC may favor taller communities (Bjorkman et al., 2018, but see Happonen et al., 2019, Kemppinen et al., 2022) with larger (Bjorkman et al., 2018, Kemppinen et al., 2022, Kemppinen et al., 2021) and less durable leaves (Bjorkman et al., 2018, but see Happonen et al., 2019, Kemppinen et al., 2022, Kemppinen et al., 2021) more concentrated in N (Kemppinen et al., 2022, Kemppinen et al., 2021) than communities in a drier context. Nutrient availability is also one of the main factors driving community assembly in the Arctic (Jonasson et al., 1999, Shaver and Jonasson, 1999), Arctic community being generally colimited by N and P (Gough and Hobbie, 2003, Shaver and Chapin, 1995). Increase in topsoil nutrient availability may favor shallowly rooted species [grasses, shrubs, Wang et al. (2017)] with high stature and large leaves with short lifespan and high N concentration (Iturrate-Garcia et al., 2020). Deepening of the active layer would favor deeply rooted species [e.g., sedges, Wang et al. (2017)] with still unknown consequences on above-ground functional traits (Iturrate-Garcia et al., 2020). Grazing may alter the responses of plant communities to warming and fertilization (Kaarlejärvi et al., 2017), potentially reducing the size and the specific leaf area of plants (Jessen et al., 2020). The results of the few studies exploring vascular plant traits variation in the Arctic are not consensual, and rare are the studies capturing the whole spectrum of traits related to nutrients, carbon, and water economy.

We aim to address two questions. 1) How N acquisition strategies correlate with the plant economic spectrum in the vascular plants of a High-Arctic oasis? 2) How size, economic traits and N acquisition strategies are shaped by availability of N, P and water resources and grazing across the landscape? Using a semi-experimental environmental gradient approach, we will disentangle the impact of thaw depth, soil temperature and water and nutrient availability on the assembly of vascular plant communities in a High-Arctic oasis by confronting two hypotheses.

H1: Vascular plant traits will be organized along two orthogonal functional axes, a resource (C, N and water) economic axis and a size axis. N acquisition strategies will reflect the “slow-fast” continuum, with plants with higher SLA and lower LDMC having more N and a non-mycorrhizal ^{15}N signal.

H2: Environments with more resources available (water, temperature, nutrients) will lead to the fastest and tallest strategies, with communities with high SLA, high leaf N concentration and low $\delta^{13}\text{C}$. Grazing shall increase leaf N concentration and favor communities with lower stature and leaf size.

Material and methods

Site description

The experiment took place in the Qarlikturvik valley, on Bylot Island, Nunavut, Canada (73°08'N, 80°00'W). The geomorphology of this glacial valley is characterized by a succession of glacio-fluvial outwash, proglacial river, alluvial fans, and aggradation terraces. The southern part of the valley is surrounded by plateaus at approximately 400 m above sea level, draining to the valley through deep ravines. The surface is almost continuously covered by vascular plants and mosses and may be considered as a polar oasis (Freedman et al., 1994). About 23% of the 70 km² of the valley and surrounding uplands is covered by wetlands located in low centered polygons (Hughes et al., 1994). Mesic environments occur on the plateaus, polygonal rims, degraded and high centered polygons, in alluvial fans and in hummocky tundra on the gentle slopes on either side of the valley (Zoltai and McCormick, 1983). Abundant wetland vegetation allowed the valley to be one of the most important brood-rearing sites for the Greater Snow Goose in the Canadian Arctic with about 20 000 nesting pairs (Reed et al., 2002). Greater Snow Geese mostly feed on grasses and sedges in wetlands and impact wetland vegetation biomass and nutrients concentration (Gauthier et al., 1995, Valéry et al., 2010). In mesic areas, greater snow geese feed primarily on grasses, rushes and tubers of *Polygonaceae* (Audet et al., 2007).

Experimental design and sampling

Permanent blocks were established to be representative of the vegetation of different dominant habitats in the valley and the surrounding plateau (Fig S1). Mesic upland plots (four blocks) were placed on the plateau in various slope and orientation (Fig S2). Mesic polygon plots (four blocks) were placed in flat or high-centered polygons and were often affected by mudboils caused by frost heave (Fig. S3). Drained polygons (two blocks) were low-centered polygons crossed by secondary or tertiary ice wedges, which caused drainage and drying of the topsoil (Fig. S4). Loess polygons (four blocks) were close to the sea and to the glacial river mouth, which caused strong winds to frequently deposit thick loess layers at the soil surface periodically covering the

vegetation (Fig. S5). Wet polygons (three blocks) were representative of wetlands in the low-centered polygons (Fig. S6). In both wet and loess polygons, the water table was above the soil surface at least at the beginning of the season. Table 1 presents the environmental description of each habitat.

Table 1: Environmental description of the habitat sampled in this study. Values are mean (\pm standard deviation).

| Habitat | Mesic uplands | Mesic polygons | Drained polygons | Loess polygons | Wet polygons |
|--|--------------------------|--------------------------|--------------------------|--------------------------|--------------------------|
| SWC ($\text{m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$) | 0.329 (± 0.095) | 0.363 (± 0.087) | 0.436 (± 0.182) | 0.713 (± 0.072) | 0.831 (± 0.041) |
| Thaw depth (cm) | 23.0 (± 3.89) | 22.0 (± 2.67) | 15.1 (± 5.00) | 32.5 (± 3.28) | 26.6 (± 3.44) |
| July soil temperature ($^{\circ}\text{C}$) | 5.60 (± 0.612) | 8.59 (± 0.374) | 6.82 (± 1.11) | 7.54 (± 1.58) | 9.03 (± 0.836) |
| Soil pH | 5.90 (± 0.232) | 6.07 (± 0.278) | 5.18 (± 0.466) | 6.40 (± 0.148) | 6.58 (± 0.305) |
| Total Nitrogen (%) | 0.497 (± 0.211) | 0.364 (± 0.068) | 0.421 (± 0.104) | 0.228 (± 0.360) | 0.675 (± 0.217) |
| Mineral Nitrogen (ppm) | 14.9 (± 6.01) | 16.0 (± 7.69) | 20.0 (± 4.24) | 10.0 (± 2.57) | 11.2 (± 3.84) |
| Total Phosphorus (ppm) | 783 (± 84.6) | 871 (± 44.0) | 929 (± 114) | 1050 (± 110) | 1080 (± 128) |
| Bray II Phosphorus (ppm) | 18.7 (± 6.36) | 55.1 (± 16.5) | 22.9 (± 11.1) | 109 (± 29.0) | 23.9 (± 15.8) |

Permanent fences, covered by criss-crossing ropes or nets to exclude goose grazing were placed within each block (Fig. S2). Control, unprotected grazed plots were marked adjacent to the protected plots, in visually similar vegetation. Fences were installed in 1994 in drained and loess polygons, 2002 in mesic uplands and polygons, and 2005 in wet polygons. Fences measured 4

m x 4 m in drained polygons, loess polygons, mesic uplands, and mesic polygons, including 2 m x 2 m subplot with finer fence excluding lemmings, not sampled in the present study. Wet polygon fences and one loess polygon fence measured 2 m x 1m. The discrepancy in size and measurements arose because plots were originally part of different experiments.

Over the sampling period (2017-2019), 2 m x 1 m plots were permanently marked within fenced and control plots. They were divided into four quadrats and identified by medals fixed in the ground. Ungrazed control plots were protected by fences from the end of June to the beginning of August during years of sampling. This avoided disturbance and allowed the vegetation to grow during sampling and measurements, but ensured grazing resumed as usual after sampling. We measured environmental variables at multiple times (two to four times) during the growing season of the three years. Four measurements (one per quadrat) were realized in 2018, whereas two measurements were made in 2017 (because of time constraints) and in 2019 (to avoid the area disturbed by 2018 vegetation sampling). Vegetation was sampled at the end of July 2018, during the peak of the growing season, as described in the next paragraph. In total, 34 plots were sampled, half of which being permanently protected from grazing for a minimum of 12 years.

Vegetation sampling

Each plot was covered by an 80 cm x 80 cm grid, divided in 64 10 cm x 10 cm cells. We selected randomly five cells from which a 10 cm x 10 cm x 10 cm clod was extracted, using a knife to cut the edges. All vascular plant individuals from the first four out of five cells were sorted by species, counted, measured for traits (see below), and dried in a furnace at the camp, and then again in the laboratory for 48 h in an oven. The density of each species was computed in the plot in individuals per unit soil surface (m^{-2}) and divided by the total density of the plot to obtain relative densities. Species were identified using the key and descriptions in Aiken et al. (2007) and (Porsild, 1964). When in vegetative state, we compared leaves, ligules, stems and odors to adjacent flowering individuals and developed a set of viable criteria to ensure correct identification. Non identifiable individuals (36 on 3000) were kept

and dried to estimate total density but were not included in subsequent analyses.

Trait analysis

We measured functional traits on 10 to 15 individuals of each species per plot from the different clods. We selected mature and intact individuals visually representative of the population in the plot. When there were less individuals, we measured traits on all of them, potentially looking at the fifth, unsorted clod to get new individuals.

Vegetative height was measured on individuals by measuring their length from the collar to the tip of the extended leaves. Then, one fully developed leaf of each individual was cut. Leaves of each species in a plot were gathered to be weighted fresh, before being counted and photographed with a red square of known dimension. Using a R script, we quantified the number of leaf and red pixels to obtain the Leaf Area (LA, in cm^2 per leaf). Leaves were then dried as described for entire individuals. Just after drying, leaves were weighted dry to obtain the Leaf Dry Matter Content (in $\text{g}_{\text{fresh}} \cdot \text{g}_{\text{dry}}^{-1}$) and the Specific Leaf Area (SLA, in $\text{cm}^2 \cdot \text{g}_{\text{dry}}^{-1}$).

After drying and weighting, leaves were grinded in powder using a Retsch MM200 mixer mill to measure nutrient and isotopic concentrations. Leaves nitrogen (N, %), ^{15}N and ^{13}C concentrations were quantified using an elemental analyzer coupled with an isotope ratio mass spectrometer (EA-IRMS, Agilent technology) at the RIVE laboratory at the University of Québec at Trois-Rivières. Leaves $\delta^{15}\text{N}$ were computed using the measured $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ isotopic ratio and the isotopic ratio of the atmospheric N_2 . Leaves $\delta^{13}\text{C}$ were computed using the measured $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ isotopic ratio and the PeeDee Belemnite standard. All species mean traits value are available in Table S1.

Environmental variables

Topsoil water content (SWC), soil temperature and thaw depth were measured between one and four times during three growing seasons in two to four quadrats of each plot. In 2017 and 2018, soil water content and soil temperature were measured by inserting a WET-2 WET sensor coupled to a HH2

moisture meter (Delta T Devices Ltd) into the soil. In 2019, SWC and temperature were measured using an Hydraprobe (Stevens). To ensure compatibility of the results, we used raw permittivity (ϵ) measured by both machines and converted it back to SWC using default HH2 calibration such as $SWC = \sqrt{((\sqrt{\epsilon} - 1.6)/8.4)}$. Thaw depth was measured using a graduated steel prob inserted into the soil down to the frozen part.

Soil pH was measured in 2018 in the four quadrats of each plot using a pH field-probe (Hanna HI-12923 electrode) device.

A 10 cm x 10 cm x 15 cm soil core was harvested at the end of July 2019 and brought back to the laboratory. After air drying, a 10 cm x 2 cm x 15 cm slice of the soil was grinded and the concentration of total N (%), mineral N, total phosphorus (P, ppm) and available P (ppm) were measured. The concentrations of mineral N and orthophosphates were quantified following KCl 2M and Bray2 (thereafter P-Bray) extractions and spectrometry with a flow injection analysis and an inductively coupled plasma - optical emission spectrometer (Tucker, 2009, McMinn, 2019). Soil total (organic and mineral) nitrogen (N_{tot}) and phosphorus (P_{tot}) were obtained for each plot following micro-Kjeldahl digestion and colorimetry analysis (NF X31 147, ISO1126:1995).

Data analysis

Analysis of abundance data

We first described the vegetation of each habitat by fitting a Non-Metric Dimensional Scaling (NMDS) to the community matrix containing the relative density of each species in each plot. NMDS scores were estimated using the *metaMDS* function in the *vegan* R package (Oksanen et al., 2022), with three dimensions. We then estimated the proportion of variance explained by habitat categories and grazing status using the permutational MANOVA implemented with the *adonis2* function. We then quantified the fidelity of species to each habitat using the *multipatt* function from the *indicspecies* (De Cáceres and Legendre, 2009) package. The proportion of the species in each habitat was then compiled in a diagonalized table, rows of the table being ordered using the habitat fidelity of each species.

Clustering of N acquisition strategies

Mixture modelling was used to identify the different strategies of N acquisition. We used the *mclust* package (Scrucca et al., 2016) to perform model-based clustering of vascular plant populations based on their leaf $\delta^{15}\text{N}$ and N concentration. Trait matrix contained the mean value of each species in the habitats in which it grew and under each grazing conditions. We performed comparisons between a wide range of models in term of number of clusters ($max = 9$) and flexibility of the covariance matrix. The model with the best Bayesian Information Criterion was retained (Fraley, 1998).

Axis of functional traits variation

Principal Components Analysis (PCA) was used to explore the functional trade-offs. The eigen decomposition was performed on a scaled matrix containing the value of the seven measured traits for each species in each habitat and grazing status, using the *rda* function from *vegan*. We retained axes with an eigenvalue superior to one. Centroid of each species was estimated using the *ordiellipse* function.

Traits – Environment relationships

Community weighted trait means (CWM, $n = 34$) were regressed against environmental variables to quantify how the environment filtered for trait values. Predictors measured in the field were the mean plot SWC, soil temperature and thaw depth.

The variation in soil chemical properties was summarized using a PCA representing the correlations among soil pH, total nitrogen (N), total phosphorus (P), mineral N and P-Bray. The first axis of variation captured 42% of the variance (Fig. S7). It clearly distinguished between plots characterized by high pH, high total P and high P-Bray (loadings of 1.25, 1.11 and 1.15, respectively) and plots with high mineral N and to a lesser extent high total N (scores of -1.01 and -0.47 , respectively). We used site scores of this first axis as an explanatory variable, to represent a gradient of N vs. P availability.

The Community Weighted trait mean (CWM) of each trait was then computed for each community i as follow:

$$CWM_i = \sum_{s=1}^S a_{s(i)} \cdot t_{sh(i)g(i)}$$

Where $a_{s(i)}$ is the relative density of species s in community i , and $t_{sh(i)g(i)}$ is the mean trait value of the species s in the habitat (h) and under the grazing status (g) describing the community i .

A multivariate Bayesian hierarchical model was fitted to quantify the impact of environmental variables on CWMs. Models for each trait contained SWC, grazing status, soil temperature, thaw depth and the N-to-P availability gradient represented by PCA scores of soil chemical variables. We added the interaction between SWC and grazing status, as goose grazing activity is more intense in the wetlands of the valley (Hughes et al., 1994). In addition, a hierarchical effect of block identity was added, normally distributed with estimated standard deviation. Residual correlations were estimated during model fitting by considering the errors were multinormally distributed. Modelling of residual correlations allow to differentiate the effect of the environment on each trait from covariation arising from trade-offs in the trait space. Residual of all traits visually respected normality, at the exception of LDMC which was logit transformed. Estimation of model parameters was done using the NUTS algorithm in *stan* (Stan Development Team, 2022) through the *brms* package (Bürkner, 2017). Model fit for each trait was evaluated with bayes R^2 (Gelman et al., 2019).

We based inferences on range standardized slopes as proposed by Lefschek (https://jslefche.github.io/sem_book/coefficients.html#range-standardization), the standardized slope (b) being defined as:

$$b = \frac{\beta \cdot [\max(x) - \min(x)]}{\max(y) - \min(y)}$$

β being the unstandardized slope, and x and y the predictor and the response variables, respectively. Such a standardization allows to interpret the slope as a proportional variation of y along its range as x goes from its minimum to its maximum value while other variables are being held constant. Values of b

become thus comparable among variables and among predictors. We considered both the magnitude of the effect and its uncertainty, measured by its 95 % highest density interval (Kruschke, 2018).

Interpretation of functional traits

Vegetative height is mostly related to light acquisition and competition for space (Westoby, 1998). Freezing and overheating mostly constrain LA worldwide (Wright et al., 2017), the size of leaves being adapted to water availability and temperature extremes. Height and LA are also influenced by grazing, herbivores favoring plants with small leaves and short statures (Díaz et al., 2007). SLA and LDMC are part of the C economic spectrum (Wang et al., 2023, Onoda et al., 2017). They correlate with leaf longevity, high SLA leaves having shorted lifespan (Reich et al., 1992). They represent the trade-offs between instantaneous photosynthetic rate and the time span during which a leaf can assimilate C (Wright et al., 2004). SLA generally correlated positively with leaf nitrogen concentration, the latter being correlated to photosynthetic capacity (Wright et al., 2005).

Variation in leaf $\delta^{15}\text{N}$ reflects the form of N rich molecules acquired, the location and the strategy of N acquisition by vascular plants. Degradation and assimilation of organic molecules through mycorrhizal association leads to plant material highly depleted in ^{15}N (Michelsen et al., 1996, Yano et al., 2010, Hobbie and Ouimette, 2009). The ineral N pool may also be depleted in ^{15}N relative to bulk soil because of the preferential excretion of ^{14}N by microbes in case of C limitation (Dijkstra et al., 2008). N-containing molecules originating more heavily cycled from organic matter are more enriched in ^{15}N than fresh organic matter [because of preferential microbial excretion of ^{14}N , Dijkstra et al. (2008)]. This leads to plant assimilating N in more decomposed OM at depth to be more enriched in ^{15}N relative to plants assimilating N close to the surface or mycorrhizal plants (Nadelhoffer et al., 1996).

Leaf $\delta^{13}\text{C}$ is influenced by the diffusion of CO_2 within the leaf and is often considered as a proxy of stomatal opening during leaf-lifespan (Farquhar et al., 1989). The higher the diffusion rate is between the atmosphere and the rubisco site (higher stomatal opening), the higher will be the discrimination

of rubisco against ^{13}C . High discrimination against ^{13}C leads to leaves depleted in ^{13}C , with a low $\delta^{13}\text{C}$ reflecting high utilization of water through transpiration because of higher stomatal opening.

Results

Community composition was strongly impacted by habitat type ($R^2 = 0.616$), whereas grazing had little effect ($R^2 = 0.016$). Mesic plots (uplands, mesic and drained polygons) were characterized by abundant *Arctagrostis latifolia* and *Salix arctica* (Table 1). Mesic upland plots were differentiated by constant presence of *Bistorta vivipara* and *Luzula nivalis*, whereas *Salix reticulata* differentiated mesic polygons from other mesic habitats. *Carex aquatilis* and *Eriophorum scheuchzeri* were associated with drained, loess and wet polygons. *Dupontia fisheri* was dominant and indicator in loess and wet polygons but less abundant in drained polygons (Table 2).

Table 2: Relative density of all vascular plant species in the different habitats (%). +: < 1 % cover.

| Species | Abbreviation | Mesic upland (n=8) | Mesic polygon (n=8) | Drained polygon (n=4) | Loess polygon (n=8) | Wet polygon (n=6) |
|---|--------------|-----------------------|------------------------|--------------------------|------------------------|----------------------|
| <i>Bistorta vivipara</i> (L.) Delarbre | Pol.viv | 3 | | | | |
| <i>Saxifraga oppositifolia</i> L. | Sax.opp | + | | | | |
| <i>Cassiope tetragona</i> (L.) D.Don | Cas.tet | 7 | | | | |
| <i>Poa arctica</i> R.Br. | Poa.arc | 3 | | | | + |
| <i>Oxyria digyna</i> (L.) Hill | Oxy.dig | 1 | | | | |
| <i>Salix herbacea</i> L. | Sal.her | 19 | | | | |
| <i>Luzula nivalis</i> (Laest.) Spreng. | Luz.niv | 13 | 7 | | | |
| <i>Arctagrostis latifolia</i> (R.Br.) Griseb. | Arc.lat | 30 | 29 | 6 | | |
| <i>Salix arctica</i> Pall. | Sal.arc | 21 | 28 | 16 | + | |
| <i>Luzula confusa</i> Lindeb. | Luz.con | 1 | 3 | 21 | | |
| <i>Stellaria longipes</i> Goldie | Ste.lon | 2 | 3 | 3 | 1 | + |
| <i>Salix reticulata</i> L. | Sal.ret | | 19 | | + | |
| <i>Dryas integrifolia</i> Vahl | Dry.int | | 1 | | | |
| <i>Astragalus alpinus</i> L. | Ast.alp | | 1 | | | |
| <i>Saxifraga hirculus</i> L. | Sax.hir | | + | | | |
| <i>Hierochloa pauciflora</i> R.Br. | Hie.pau | | | 2 | 3 | 13 |
| <i>Carex aquatilis</i> Wahlenb. | Car.aqu | | | 16 | 8 | 13 |
| <i>Eriophorum scheuchzeri</i> Hoppe | Eri.sch | | | 26 | 12 | 9 |
| <i>Dupontia fisheri</i> R.Br. | Dup.fis | | 1 | 1 | 72 | 60 |
| <i>Pleuropogon sabinei</i> R.Br. | Ple.sab | | | | 1 | |
| <i>Cardamine polemonioides</i> Rouy | Car.pra | | | | + | + |
| <i>Eriophorum angustifolium</i> Honck. | Eri.ang | | | | 3 | 4 |
| <i>Pedicularis novaiae-zemliae</i> (Hul-tén) Kozhevnik. | Ped.alb | | | | | 1 |
| Median density (ind·m ⁻²) | | 1288 | 850 | 1025 | 2525 | 2412 |
| Total species richness | | 11 | 10 | 8 | 10 | 9 |

Functional traits of populations were organized along three axes of variation (Fig. 1, Fig. S8). The first axis represented N acquisition strategies and vegetative height variation (Fig. 1), with high loadings for leaf N, leaf $\delta^{15}\text{N}$ and plant height. The second axis represented the leaf lifespan strategies, contrasting populations with long-lived leaves, low specific leaf area (SLA) and high leaf dry matter content (LDMC) from populations with short leaf longevity. The third axis represented a water economic axis, contrasting populations with high leaf area (LA) and high $\delta^{13}\text{C}$ from populations with small leaves depleted in ^{13}C . Leaves $\delta^{15}\text{N}$ had a negative loading on this axis, suggesting that small and ^{13}C depleted leaves were enriched in ^{15}N .

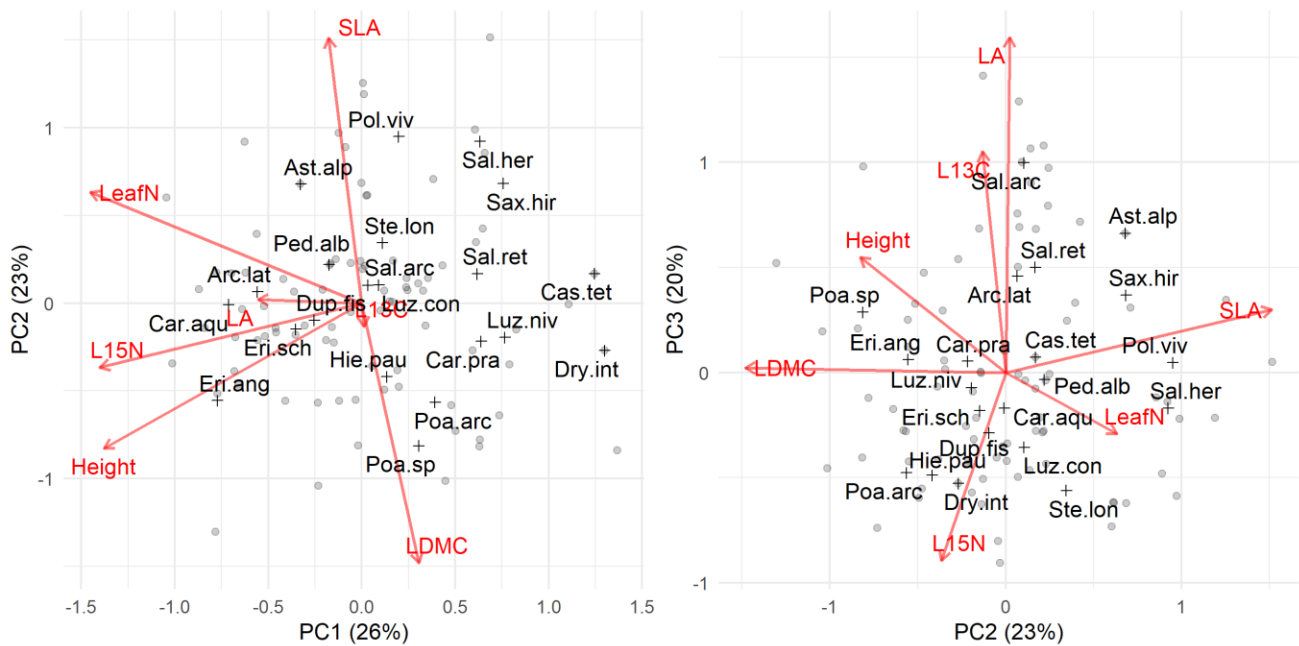


Figure 1: Principal component analysis of the scaled trait matrix from the vascular plants of the main habitats of the Qarlikturvik valley, Bylot Island, Nunavut, Canada. Points represent the mean value of species in a given habitat and submitted to a given grazing condition. Crosses represent species centroids. LN: leaf nitrogen concentration (%); L15N: leaf $\delta^{15}\text{N}$ (‰); SLA: Specific-Leaf-Area ($\text{cm}^2\cdot\text{g}^{-1}$); LDMC: Leaf-Dry-Matter-Content ($\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$); Height: vegetative height (cm); LA: Leaf area (cm^2); L13C: leaf $\delta^{13}\text{C}$ (‰). Species abbreviations are presented in Table 1.

Four contrasting N strategies were identified based on leaf N and ^{15}N concentration. The best classification model identified four groups, the best covariance structure being ellipsoidal with equal orientation (Fig. 2). This implies there was a relationship between leaf ^{15}N and N concentration both

globally and within groups, with equal slopes among groups. Group 1 had both high ^{15}N and N concentrations, and contained species from the wettest polygons, at the exception of *Arctagrostis latifolia*, which was characteristic of mesic habitats. Group 2 contained populations of *Carex aquatilis* characterized by very high N and ^{15}N concentration, in addition to populations of *Stellaria longipes*, which was present in every habitat. Group 3 contained species from the mesic habitats which were characterized by high N concentration but very low ^{15}N concentration (between -7.48 and -4.16‰). Group 4 contained rare species from mesic habitats (at the exception of *Cardamine polemonioides* scarcely recovered in loess and wet polygons). These populations were characterized by medium to very low ^{15}N concentration and low leaf N concentration.

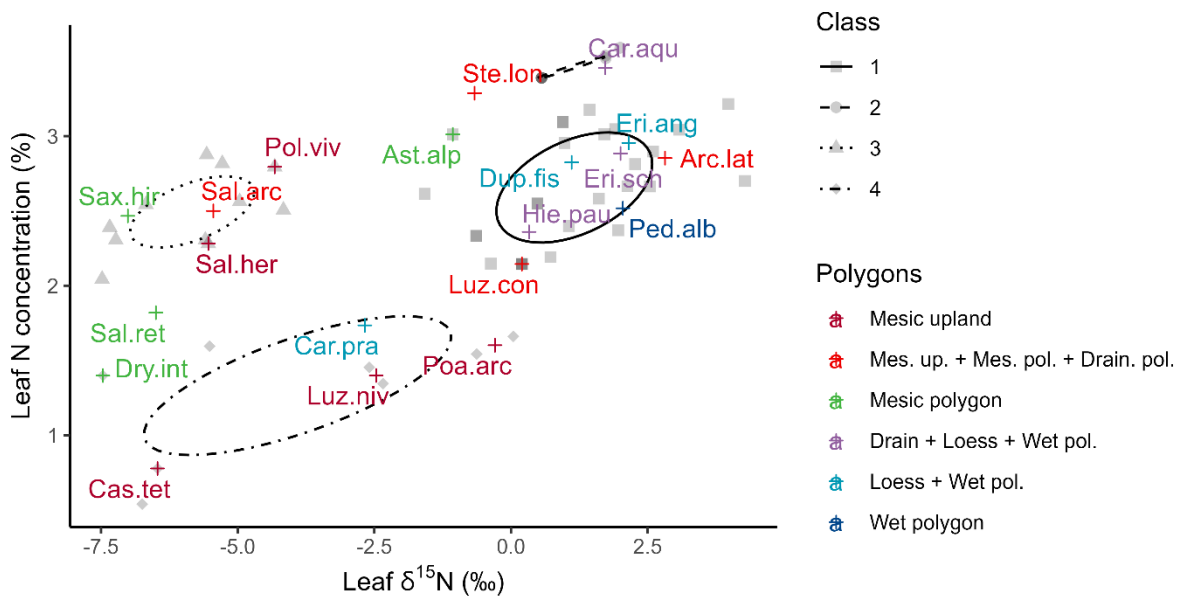


Figure 2: Results of the classification of vascular plant species of the Qarlikturvik valley, Bylot Island, Nunavut, Canada, based on their leaf $\delta^{15}\text{N}$ and leaf N concentration. Ellipses were drawn from the covariance matrix of each class and represent variance around class means. Grey points represent the mean values of the species in a given habitat and under a given grazing condition. Crosses represent the mean of each species; the color being attributed using the fidelity score of the species. Species abbreviation and relative densities are presented in Table 1.

Soil volumetric water content (SWC) impacted the N acquisition strategies, the size, and the water economy of communities, after controlling for every other variable (Table 3). Both leaf N and ^{15}N concentration strongly increased with SWC (Table 3, Fig. 3a and b). Vegetative height strongly increased with SWC (Table 3, Fig. 3c), whereas LA decreased (Table 3, Fig. 3d).

Table 3: Results of the hierarchical model analysis. Slopes are standardized such as they represent a proportion of the range of the response variable when the explanatory variable goes from its lowest to its greatest value. Numbers are the median of the posterior distribution (95% highest density interval). Evident moderate and strong positive and negative effects are highlighted by dark red and dark blue background respectively, strong effect being written in bold. Weak or uncertain positive and negative effects are highlighted in orange and light blue, respectively. See Figure 1 for trait abbreviation.

| Variable | LN | $\delta^{15}\text{N}$ | H | SLA | LDMC | LA | $\delta^{13}\text{C}$ |
|------------------|-----------------------------|--------------------------------|--------------------------------|--------------------------------|-----------------------------|--------------------------------|--------------------------------|
| SWC | 0.55 (0.12; 0.96) | 0.78 (0.42; 1.14) | 0.59 (0.23; 0.98) | -0.16 (-0.45; 0.13) | 0.01 (-0.34; 0.35) | -0.78 (-1.2; -0.38) | -0.25 (-0.70; 0.18) |
| Grazing | 0.13 (0.00; 0.26) | 0.06 (-0.07; 0.18) | -0.32 (-0.45; -0.18) | 0.05 (-0.05; 0.15) | -0.04 (-0.16; 0.09) | -0.20 (-0.35; -0.05) | -0.16 (-0.31; -0.01) |
| SWC x Grazing | 0.07 (-0.29; 0.45) | 0.06 (-0.28; 0.37) | -0.31 (-0.69; 0.08) | 0.2 (-0.08; 0.47) | -0.26 (-0.59; 0.11) | 0.03 (-0.34; 0.46) | -0.18 (-0.61; 0.23) |
| N to P gradient | -0.34 (-1.30; 0.62) | 0.21 (-0.62; 0.96) | 0.32 (-0.61; 0.17) | -0.96 (-1.62; -0.34) | 0.94 (0.10; 1.77) | -0.28 (-1.23; 0.78) | 0.07 (-0.99; 1.04) |
| Soil temperature | 0.16 (-0.15; 0.48) | -0.37 (-0.62; -0.11) | -0.05 (-0.32; 0.23) | -0.33 (-0.55; -0.11) | -0.10 (-0.37; 0.15) | 0.16 (-0.11; 0.44) | 0.07 (-0.26; 0.37) |
| Thaw depth | -0.22 (-0.66; 0.22) | -0.01 (-0.36; 0.36) | 0.01 (-0.38; 0.46) | 0.05 (-0.28; 0.36) | 0.27 (-0.12; 0.62) | 0.25 (-0.16; 0.66) | -0.33 (-0.80; 0.13) |
| R ² | 0.66 (0.48; 0.79) | 0.77 (0.64; 0.85) | 0.66 (0.50; 0.76) | 0.65 (0.45; 0.78) | 0.47 (0.26; 0.62) | 0.66 (0.50; 0.76) | 0.58 (0.39; 0.69) |

Grazing moderately reduced the size of plants and leaves, but also impacted the N economy of plant communities. Grazing tended to slightly increase leaf N concentration (Table 3, Fig 3a), whereas it decreased both vegetative height and LA (Table 3, Fig. 3c and d). Grazing slightly decreased leaf $\delta^{13}\text{C}$ (Table 3).

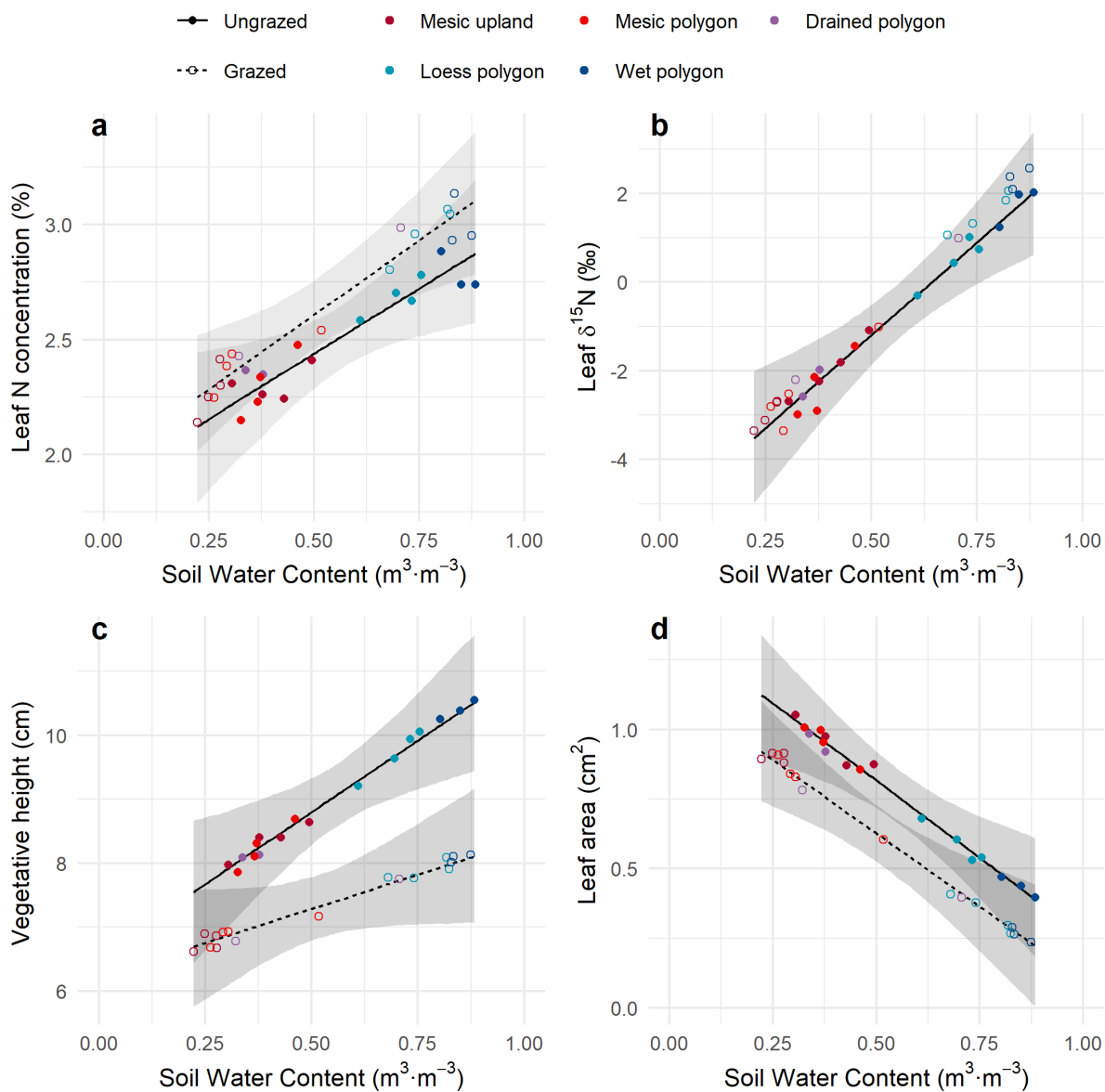


Figure 3: Relevant relationships between soil water content and a) community weighted mean (CWM) leaf N concentration, b) CWM leaf $\delta^{15}\text{N}$, c) CWM vegetative height, d) CWM leaf area in the Qarlikturvik valley of Bylot Island, Nunavut, Canada. Grazing effect is illustrated by the dashed and plain lines when it was statistically supported. Colored points are the partial residuals, that is the CWM of a plot once every other predictor has been considered.

Nutrient availability only impacted C economy and the longevity of leaves. Nutrient availability was represented by a PCA axis along which sites are ordered from high mineral N and low P concentrations to low mineral N and high P concentration. Increasing the availability of P relative to N led to a strong decrease of SLA (Table 3, Fig. 4a), whereas LDMC strongly increased along the first axis of the PCA decomposing the variation in soil N and P availability (Table 3, Fig. 4b).

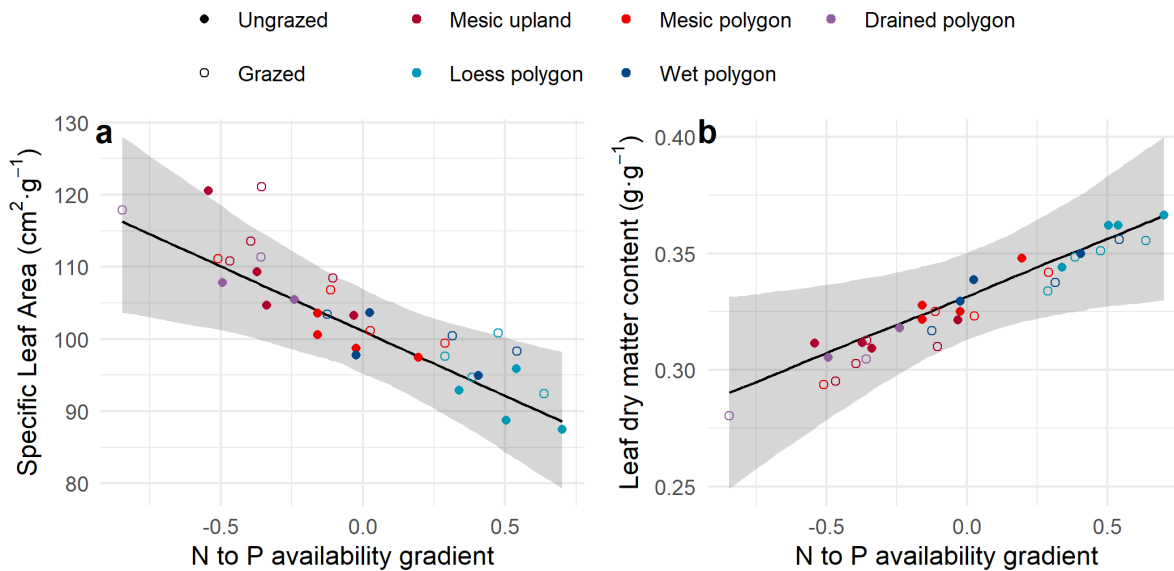


Figure 4: Relevant relationships between the N to P availability gradient and a) community weighted mean (CWM) specific leaf area and b) CWM leaf dry matter content in the Qarlikturvik valley of Bylot Island, Nunavut, Canada. The N to P availability gradient is the first axis of a PCA representing the correlations among soil total N and P, soil mineral N, soil P-bray II and soil pH. Colored points are the partial residuals, that is the CWM of a plot once every other predictor has been considered.

Mean July soil temperature impacted the N and C economy of communities, whereas no evident effect of thaw depth was detected (Table 3), after controlling for every other variable. Both leaf $\delta^{15}\text{N}$ and SLA moderately decreased with soil temperature (Fig. 5, Table 3).

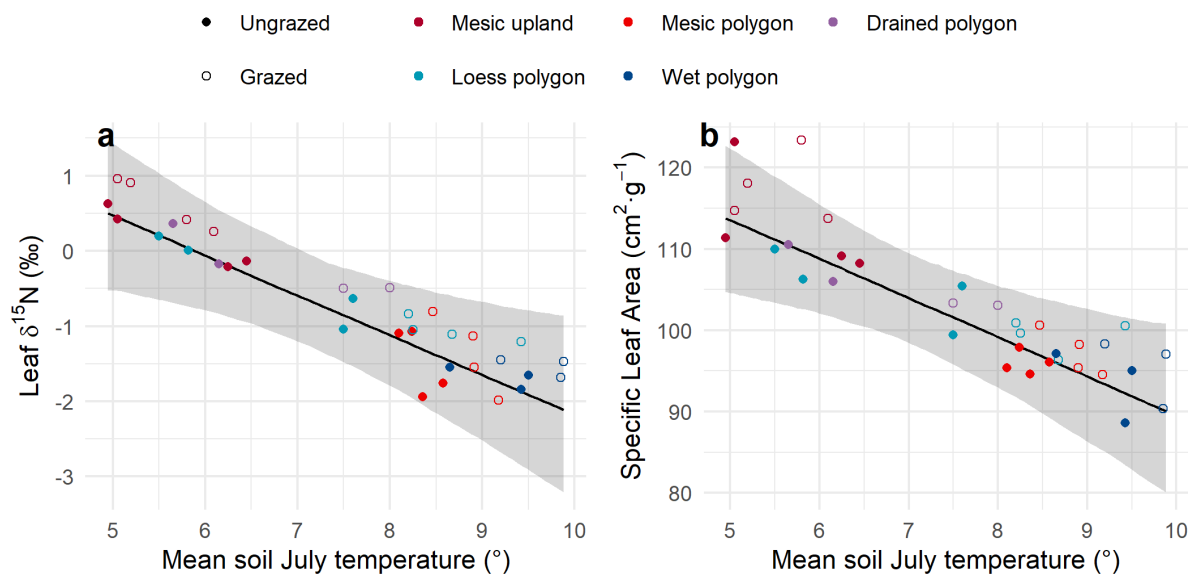


Figure 5: Statistically supported relationships between mean soil July temperature and a) community weighted mean (CWM) leaf $\delta^{15}\text{N}$ and b) CWM specific leaf area, in the Qarlikturvik valley of Bylot Island, Nunavut, Canada. Colored points are the partial residuals, that is the CWM of a plot once every other predictor has been considered.

Several correlations remained or appeared between community weighted means after accounting for the variation due to environmental factors. SLA remained negatively correlated with LDMC (Table S2). Vegetative height was positively correlated with leaf LA and $\delta^{13}\text{C}$ (Table S2).

Discussion

The habitats spread along a clear gradient of soil water content (SWC) with contrasting temperature and N and P availability. There was an almost complete species turn-over from one extreme of the gradient to the other. In this flora, our results showed three orthogonal strategical axes, each trait being related to either nitrogen (N), carbon (C) or water resource economy. Leaf N concentration was more correlated to vegetative height and leaf $\delta^{15}\text{N}$ than with the specific leaf area (SLA)-leaf dry matter content (LDMC) axis, as it was expected from the leaf economic spectrum. As such, N acquisition strategies were a direct driver of N resource economy, rather than related to the rate of C turnover. The C economy was nevertheless structuring the strategies of vascular plant species along the second PCA axis contrasting SLA with LDMC. High leaf $\delta^{13}\text{C}$, interpreted as low carbon diffusion to the rubisco site during leaf activity, was related to high LA and tall plants rather than with long-lived leaves with low rate of C turn-over. Overall, these results suggest N, C and water acquisition and turn-over rates were mostly independent, which refutes our initial assumption.

This independence is partly reflected by the drivers of community weighted means (CWM), each axis being driven by independent environmental variables. Absolute values of standardized slopes indicate SWC was the most important driver of trait variation across the valley. It caused the variation of N and water strategical axes, high SWC environment hosting tall plants with small leaves highly concentrated in N and ^{15}N . Conversely, low N availability and high P availability environments implied more durable leaves with lower SLA and high LDMC, with surprisingly no consequence on leaf N concentration. The only variable impacting N and C economy simultaneously was soil temperature, warmer environments hosting species with leaves characterized by both low $\delta^{15}\text{N}$ and SLA values.

Three independent axes of plant strategies for C-N-water resources

Contrary to our expectation, C turn-over rate (represented by the SLA-LDMC PCA axis) was mostly independent from leaf N concentration and N acquisition strategies. The “fast-slow” theory implies that low lifespan is

compensated by high photosynthetic and N acquisition rate (Reich, 2014), related to high leaf N concentration (Wright et al., 2004). It is still unclear if net photosynthetic rate of Arctic plants is correlated to leaf N, as respiration may increase more than photosynthesis with increased leaf N concentration (Heskel et al., 2012, but see Chapin and Shaver, 1996). In the Arctic, high leaf turn-over rate generally implies low stem and below-ground turn-over rate (Jonasson and Shaver, 1999), whereas most of the N of a leaf comes from internal stocks rather than direct uptake (e.g., Chapin et al., 1986). In our study including deciduous shrubs, graminoids and forbs, this trade-off suggests that lower leaf lifespan could be compensated by long-lived storage organs. Moreover, N uptake may arise after the end of the photosynthetic period (Pedersen et al., 2020, Keuper et al., 2012), which would explain the disconnection between N and C and water economy. As litter decomposition depends upon leaf traits (Cornwell et al., 2008), understanding the relative availability of N and C in litter as vegetation changes is key to understand the future of High-Arctic soil carbon stocks.

Contrary to our expectation, leaf ^{13}C discrimination during photosynthesis was not related to SLA and LDMC, suggesting that CO_2 and H_2O diffusion within the leaf were independent of leaf lifespan and C turn-over rate. $\delta^{13}\text{C}$ was rather positively correlated to leaf area. Larger leaves have higher boundary layer resistance (Jones, 2013). Higher resistance probably reduced CO_2 and H_2O diffusion rate between the leaf and the atmosphere in larger leaves, likely leading to lower C^{13} discrimination and higher $\delta^{13}\text{C}$ values than in smaller leaves. The absence of correlation between $\delta^{13}\text{C}$ -LA and SLA-LDMC suggests that evaporation rates, which is the product of H_2O diffusion rate and LA, and water economy are not dependent upon C economy along the soil moisture gradient.

N economic strategies

Leaf N concentration was mostly dependent upon the way N was acquired, as reflected by leaf $\delta^{15}\text{N}$. High $\delta^{15}\text{N}$ value suggests an absence of proteolytic mycorrhizal association (Hobbie et al., 2009) and acquisition of N rich molecules originating from organic matter (OM) enriched in ^{15}N by the recycling

of microbial biomass (Nadelhoffer et al., 1996), potentially at depth. The absence of a high ^{15}N -low N strategy suggests that plants with low N acquisition rate were filtered out in habitats where decomposition and OM cycling is the fastest or where deep N sources are available. This is coherent with within-group positive correlation between leaf N and $\delta^{15}\text{N}$, suggesting that high OM turn-over rate favors high leaf N content (Hobbie et al., 2009, Barthelemy et al., 2017).

Three strategies led to high leaf N concentration. Two groups had both high leaf ^{15}N and N concentration, being mostly constituted by species growing in wet habitats. Interestingly, two species from mesic habitats were included in this group, one being non-mycorrhizal or arbuscular mycorrhizal [*A. latifolia*, Iversen et al. (2015)], and the later possibly relying on atmospheric N fixation by symbiotic diazotrophs [*Astragalus alpinus*, leading to a $\delta^{15}\text{N}$ close to zero, Nadelhoffer et al. (1996)]. Other species from wet habitats probably acquired N from heavily cycled sources, potentially at depth. Wet sedges and grasses have indeed high maximum rooting depth (Shaver and Billings, 1975, Wang et al., 2018, Blume-Werry et al., 2019). Populations of these two groups lack the ^{15}N depleted signature typical of mycorrhizal species (Michelsen et al., 1998). Another group achieved high leaf N concentration, but with highly depleted $\delta^{15}\text{N}$ signature. This group contained mesic species only (including *Salix arctica*, *S. reticulata* and *S. herbacea*), all being potentially ecto-mycorrhizal (Iversen et al., 2015, Bledsoe et al., 1990), which typically have $\delta^{15}\text{N}$ below -2‰ in the Arctic (Michelsen et al., 1998, Barthelemy et al., 2017). Our results suggest that two contrasting N acquisition strategies allow to achieve, mycorrhizal and non-mycorrhizal high leaf N concentration in a High-Arctic tundra.

The final group was characterized by a relatively great range of $\delta^{15}\text{N}$ values, but with constantly low leaf N concentration. These species (*Luzula nivea*, *Cardamine pratensis*, *Dryas integrifolia* and *Cassiope tetragona*) may have relied upon mycorrhiza or upon ^{15}N depleted mineral N from deposition or young OM, potentially close to the surface. These species were generally subordinate in their habitats. These populations with low N concentration may

have relied on alternative strategies to coexist with the most acquisitive species such as the ones with ecto-mycorrhiza or the ones relying on heavily cycled OM.

N strategical axis

Increase of leaf $\delta^{15}\text{N}$ with SWC indicates the increasing dominance of deeply rooted non mycorrhizal species and the exclusion of mycorrhizal deciduous shrubs as SWC increased. Mesic habitats were co-dominated by plants with multiple strategies of N acquisition. Ecto-mycorrhizal ^{15}N depleted, high N deciduous shrubs with a shallow routing system (Nadelhoffer et al., 1996, Wang et al., 2017, Wang et al., 2018) co-dominated mesic habitats with a ^{15}N rich, high N grass, *Arctagrostis latifolia*. They both co-occurred with medium N and $\delta^{15}\text{N}$ *Luzula* spp. and the low N and ^{15}N depleted ericoid mycorrhizal *Cassiope tetragona*. This co-dominance of contrasting strategies suggests niche partitioning for N uptake in mesic habitats. This codominance was mirrored by the coexistence of tall (e.g., *A. latifolia*) and short (e.g., *Salix reticulata*) species in mesic habitats.

^{15}N depleted, low N and short strategies were progressively excluded along the SWC gradient. Sedges and grasses dominating the wettest habitats are known to have high maximum rooting depth (Iversen et al., 2015) and were probably non-mycorrhizal, as suggested by their high leaf $\delta^{15}\text{N}$. Deeply rooted species are certainly favored by the nature of deep horizons drained, loess and wet polygons resulting from a millennial accumulation of a mix of loess and peat (Fortier et al., 2006), with potentially high N availability at depth (Keuper et al., 2012). At high SWC, grasses and sedges probably exploited their ability to uptake both mineral nitrogen and amino acids (Atkin, 1996) to align N acquisition to N availability at different depths, depending upon the moment of the season. McKane et al. (2002) showed that dominance of *Eriophorum vaginatum* in an Alaskan tussock tundra was explained by its ability to uptake the most abundant N form at the best timing. Similarly, the dominance of *Dupontia fisherii* in loess and wet polygons may reveal its synchronisation with the most abundant N forms.

Because strategies leading to high N concentrations probably relied upon organic N, leaf N concentration was disconnected from fertility as it may be defined in more southern ecosystems (*e.g.*, Daou and Shipley, 2019). This supports the idea that plants shall acquire N by competing with microbes with high N use efficiency (Wild et al., 2018, Sorensen et al., 2008b, Sorensen et al., 2008a), which maintain N in microbially derived compounds (Clemmensen et al., 2008), rather than depending upon slowly excreted mineral N.

High leaf N concentration in wet habitats may also be due to co-evolution with grazers. Grazed communities had higher leaf N content than ungrazed ones. This high N concentration, essential for geese feeding (Gauthier et al., 2006), corresponds well to results already observed in wetlands on Bylot Island (Gauthier et al., 1995) and generally in Arctic systems grazed by geese (Chapin, 1980, Jefferies et al., 1992). Both Arctic wetland sedges (Raillard and Svoboda, 1999, Archer and Tieszen, 1983) and grasses (Mattheis and Tieszen, 1976) are known for their regrowth ability after defoliation. Regrowth implies producing young leaves with high photosynthetic capacity (Archer et al., 1980), which correlates with high N concentration (Wright et al., 2005). Overall, our results suggest that grazing history may be responsible for a part of the landscape scale variation in leaf N in High-Arctic tundra grazed by geese.

Higher topsoil temperature decreased $\delta^{15}\text{N}$ probably by favoring the uptake of N in the shallowest horizon of the soil. Warming increases available nutrients in topsoil by increasing mineralization rates (Hartley et al., 1999). Increase in topsoil nutrients availability favors shallow-rooted species and may shift intra-specific root depth distribution toward the surface (Wang et al., 2017). However, soil temperature did not impact leaf N content. The impact of temperature on leaf N is unclear in the Arctic [null or weak in Hudson et al. (2011), and Kemppinen et al. (2022), dependent upon SWC in Bjorkman et al. (2018), positive in Kemppinen et al. (2021), Niittynen et al. (2020)]. The absence of relationship between temperature and leaf N content suggests

that shift in N acquisition strategies due to temperature did not alter the efficiency of N acquisition and retention once SWC was accounted for.

C strategical axis

After controlling for every other variable, SWC did not impact the C economic axis, whereas it increased SLA in most available/other Arctic studies (Bjorkman et al., 2018, Happonen et al., 2019, Kemppinen et al., 2022, Kemppinen et al., 2021). Arctic trait studies generally do not include variables describing nutrient availability (but see Kemppinen et al. (2022), and Kemppinen et al. (2021), including soil pH). In our study, SLA and LDMC were especially impacted by the N vs. P availability gradient. Community growing in high mineral N environments had higher SLA and lower LDMC than communities growing in high total P and P-Bray environments. This echoes global patterns where SLA increases with soil total N (Maire et al., 2015) and LDMC decreases at high fertility (Hodgson et al., 2011). It is still noticeable that at a given SWC, the main factor of variation among habitats, variations in nutrient availability considerably influence leaf lifespan. Our results suggest that the relationship between SWC and the C economic axis in the Arctic deserves more attention, to establish if there is a causal link or an indirect effect through variation of soil nutrient availability.

Water strategical axis

Leaf area (LA) seems to be the major determinant of water and CO₂ diffusion rates within the leaf in the studied High-Arctic flora. LA was positively correlated with d¹³C at the population level, suggesting that SWC indirectly increased diffusion and reduced C isotopic discrimination during photosynthesis by decreasing LA.

Contrary to what was expected, LA decreased with SWC, possibly because of adaptive evolution to grazing. LA increased with SWC in most Arctic trait studies (Bjorkman et al., 2018, Kemppinen et al., 2022, Kemppinen et al., 2021). This is expected mostly because water availability allows high evapotranspiration, which increases with LA at Arctic summer temperatures (Konrad et al., 2021). However, wetland plants are the primary source of food for greater snow geese in the valley (Valéry et al., 2010). Small leaf area being

considered as an avoidance trait (Brown and Lawton, 1991, Briske, 1996, Díaz et al., 2001), long-term adaptation to grazing by wetland graminoids may explain the reduction in size with SWC. Avoidance of grazing by size and leaf area reduction is supported by the observed long-term effect of grazing of these traits in the present study.

Methodological considerations

Assessing the effect of temperature and thaw depth on community trait values represents a methodological challenge. Mean soil July temperature does not represent all the thermal constraints influencing plant growth. For example, Kemppinen et al. (2022) revealed CWMs leaf N content and SLA responded differently to frozen degree days and growing degree days. The effect of temperature on vegetation may also be influenced by SWC (Bjorkman et al., 2018), but we did not have enough statistical power to estimate this interaction. Measurements of thaw depth in rocky habitats (such as the mesic uplands in this study) have limited precision, as it is difficult to know if the probe hit a rock or a thick ice layer. Moreover, thaw depth covaried with deep soil characteristics, being higher in deep organic soils and lower in mesic habitats with mineral subsoil.

The multivariate modelling of traits allows to isolate the role of the environment and of inherent physiological trade-offs in the covariation of community weighted mean trait values. Globally, CWMs are organized along the two size and “fast-slow” axes (Bruehlheide et al., 2018). Despite our low power, we detected a clear and strong residual correlation between SLA and LDMC. Surprisingly, SLA increased with mean soil temperature, but LDMC did not decrease with it, as expected following the literature (Bjorkman et al., 2018, Happonen et al., 2019, Kemppinen et al., 2022, Kemppinen et al., 2021). While these traits are inherently linked by physiological trade-offs, they may not respond redundantly to the same environmental variables (Hodgson et al., 2011). Multivariate modelling allows to capture such uncoordinated responses. Our results suggest that multivariate modelling can advance our understanding of how physiological trade-offs constrain community assembly.

Acknowledgements

We are grateful to the many people who allow the access to the Sirmilik National Park and the maintenance of the long-term ecological sites on Bylot Island, including the Mittimatalik community and Parks Canada's staff, with a special thanks to Maryse Mahy. We are especially grateful to the many field and laboratory workers involved over the years. This study was supported by the Fonds de Recherche du Québec-Nature et technologies (FRQNT-2018-PR-208107), the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (Discovery program), the Network of Centers of Excellence of Canada Arctic Net, the Northern Scientific Training Program (Polar Knowledge), Université Laval and Université du Québec à Trois-Rivières with the UQTR Chair in Functional Arctic Ecology (2019-2022), the RIVE research center and GRBV research group. Logistical support for fieldwork was provided and organized by the Polar Continental Shelf Program (Natural Resources Canada) and the Centre d'Études Nordiques (CEN), a strategic cluster funded by the Fonds québécois de recherche Nature et Technologie, with a special thanks to M.-C. Cadieux and C. Boismenu.

Conflict of interest

The authors have no conflicts of interest.

Authors Contribution

Lucas Deschamps conceptualized the study; realized measurements; compiled data; designed and realized statistical analysis; wrote the manuscript.

Vincent Maire conceptualized and funded the study; organized and realized field sampling; revised the manuscript at all stages.

Amélie Morneault realized measurements; revised the final version of the manuscript.

Esther Lévesque maintained the experiment; conceptualized and funded the study; organized field sampling; revised the manuscript at all stages.

Data availability

All the data and code will be stored in a *Figshare* repository at the acceptance of the manuscript.

References

- Abraham, K. F., Jefferies, R. L. & Alisauskas, R. T. (2005) The dynamics of landscape change and snow geese in mid-continent North America. *Global Change Biology*, **11**, 841-855.
- Aiken, S. G., Dallwitz, M. J., Consaul, L. L., McJannet, C. L., Boles, R. L., Argus, G. W., Gillett, J. M., Scott, P. J., Elven, R., LeBlanc, M. C., Gillespie, L. J., Brysting, A. K., Solstad, H. & Harris, J. G. (2007) *Flora of the Canadian Arctic Archipelago: Descriptions, Illustrations, Identification, and Information Retrieval*. NRC Research Press, National Research Council of Canada, Ottawa.
- Archer, S. & Tieszen, L. L. (1983) Effects of simulated grazing on foliage and root production and biomass allocation in an arctic tundra sedge (*Eriophorum vaginatum*). *Oecologia*, **58**, 92-102.
- Archer, S., Tieszen, L. L. & Archer, S. (1980) Growth and Physiological Responses of Tundra Plants to Defoliation. *Arctic and Alpine Research*, **12**, 531-552.
- Atkin, O. K. (1996) Reassessing the nitrogen relations of Arctic plants: A mini-review. *Plant, Cell and Environment*, **19**, 695-704.
- Audet, B., Gauthier, G. & Lévesque, E. (2007) Feeding Ecology of Greater Snow Goose Goslings in Mesic Tundra on Bylot Island, Nunavut, Canada. Author(s): Benoît Audet, Gilles Gauthier and Esther Lévesque. Published by: Oxford University Press. Stable URL: <https://www.jstor.org/stable/4500967> REF. *The Condor*, **109**, 361-376.
- Barthelemy, H., Stark, S., Kytöviita, M. M. & Olofsson, J. (2017) Grazing decreases N partitioning among coexisting plant species. *Functional Ecology*, **31**, 2051-2060.
- Berner, L. T., Massey, R., Jantz, P., Forbes, B. C., Macias-Fauria, M., Myers-Smith, I., Kumpula, T., Gauthier, G., Andreu-Hayles, L., Gaglioti, B. V., Burns, P., Zetterberg, P., D'Arrigo, R. & Goetz, S. J. (2020) Summer warming explains widespread but not uniform greening in the Arctic tundra biome. *Nature Communications*, **11**.
- Bjorkman, A., H. Myers-Smith, I., C. Elmendorf, S., Normand, S., Rüger, N., Beck, P., Blach-Overgaard, A., Blok, D., Hans C. Cornelissen, J., C. Forbes, B., Georges, D., Goetz, S., Guay, K., Henry, G., HilleRisLambers, J., Hollister, R., Karger, D. N., Kattge, J. & Manning, P. (2018)

Plant functional trait change across a warming tundra biome. *Nature*, **562**.

- Bledsoe, C., Klein, P. & Bliss, L. C. (1990) A survey of mycorrhizal plants on Truelove Lowland, Devon Island, NWT, Canada. *Canadian Journal of Botany*, **68**, 1848-1856.
- Blume-Werry, G., Milbau, A., Teuber, L. M., Johansson, M. & Dorrepaal, E. (2019) Dwelling in the deep – strongly increased root growth and rooting depth enhance plant interactions with thawing permafrost soil. *New Phytologist*, **223**, 1328-1339.
- Briske, D. D. (1996) Strategies of Plant Survival in Grazed Systems: A Functional Interpretation. *The Ecology and Management of Grazing Systems*. (eds J. Hodgson & A. W. Illius), pp. 37-67. Society for Range Management, Denver, Colorado.
- Brown, V. K. & Lawton, J. H. (1991) Herbivory and the evolution of leaf size and shape. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **333**, 265-272.
- Bruehlheide, H., Dengler, J., Purschke, O., Lenoir, J., Jiménez-Alfaro, B., Hennekens, S. M., Botta-Dukát, Z., Chytrý, M., Field, R., Jansen, F., Kattge, J., Pillar, V. D., Schrodte, F., Mahecha, M. D., Peet, R. K., Sandel, B., van Bodegom, P., Altman, J., Alvarez-Dávila, E., Arfin Khan, M. A. S., Attorre, F., Aubin, I., Baraloto, C., Barroso, J. G., Bauters, M., Bergmeier, E., Biurrun, I., Bjorkman, A. D., Blonder, B., Čarni, A., Cayuela, L., Černý, T., Cornelissen, J. H. C., Craven, D., Dainese, M., Derroire, G., De Sanctis, M., Díaz, S., Doležal, J., Farfan-Rios, W., Feldpausch, T. R., Fenton, N. J., Garnier, E., Guerin, G. R., Gutiérrez, A. G., Haider, S., Hattab, T., Henry, G., Hérault, B., Higuchi, P., Hölzel, N., Homeier, J., Jentsch, A., Jürgens, N., Kački, Z., Karger, D. N., Kessler, M., Kleyer, M., Knollová, I., Korolyuk, A. Y., Kühn, I., Laughlin, D. C., Lens, F., Loos, J., Louault, F., Lyubenova, M. I., Malhi, Y., Marcenò, C., Mencuccini, M., Müller, J. V., Munzinger, J., Myers-Smith, I. H., Neill, D. A., Niinemets, Ü., Orwin, K. H., Ozinga, W. A., Penuelas, J., Pérez-Haase, A., Petřík, P., Phillips, O. L., Pärtel, M., Reich, P. B., Römermann, C., Rodrigues, A. V., Sabatini, F. M., Sardans, J., Schmidt, M., Seidler, G., Silva Espejo, J. E., Silveira, M., Smyth, A., Sporbert, M., Svenning, J. C., Tang, Z., Thomas, R., Tsiripidis, I., Vassilev, K., Violle, C., Virtanen, R., Weiher, E., et al. (2018) Global trait–environment relationships of plant communities. *Nature Ecology and Evolution*, **2**, 1906-1917.

- Bürkner, P.-C. (2017) brms: An R Package for Bayesian Multilevel Models Using Stan. *Journal of Statistical Software*, **80**, 1-28.
- Chapin, E. S. & Shaver, G. R. (1996) Physiological and Growth Responses of Arctic Plants to a Field Experiment Simulating Climatic Change. *Ecology*, pp. 822-840.
- Chapin, F. S. (1980) Nutrient Allocation and Responses to Defoliation in Tundra Plants. *Arctic and Alpine Research*, **12**, 553-563.
- Chapin, F. S., Moilanen, L. & Kielland, K. (1993) Preferential use of organic nitrogen for growth by a non-mycorrhizal arctic sedge. *Nature*, **361**, 150-153.
- Chapin, F. S., Shaver, G. R. & Kedrowski, R. A. (1986) Environmental controls over carbon, nitrogen and phosphorus fractions in eriphorum vaginatum in alaskan tussock tundra. *Journal of Ecology*, pp. 167-195.
- Clemmensen, K. E., Sorensen, P. L., Michelsen, A., Jonasson, S. & Ström, L. (2008) Site-dependent N uptake from N-form mixtures by arctic plants, soil microbes and ectomycorrhizal fungi. *Oecologia*, **155**, 771-783.
- Cornwell, W. K., Cornelissen, J. H. C., Amatangelo, K., Dorrepaal, E., Eviner, V. T., Godoy, O., Hobbie, S. E., Hoorens, B., Kurokawa, H., Pérez-Harguindeguy, N., Quested, H. M., Santiago, L. S., Wardle, D. A., Wright, I. J., Aerts, R., Allison, S. D., van Bodegom, P., Brovkin, V., Chatain, A., Callaghan, T. V., Díaz, S., Garnier, E., Gurvich, D. E., Kazakou, E., Klein, J. A., Read, J., Reich, P. B., Soudzilovskaia, N. A., Vaieretti, M. V. & Westoby, M. (2008) Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology letters*, **11**, 1065-71.
- Daou, L. & Shipley, B. (2019) The measurement and quantification of generalized gradients of soil fertility relevant to plant community ecology. *Ecology*, **100**.
- De Caceres, M. & Legendre, P. (2009) Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. *Ecology*, **90**, 3566-3574.
- Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J. H. C., Wright, I. J., Lavorel, S., Dray, S., Reu, B., Kleyer, M., Wirth, C., Prentice, I. C., Garnier, E., Bönisch, G., Westoby, M., Poorter, H., Reich, P. B., Moles, A. T., Dickie, J., Gillison, A. N., Zanne, A. E., Chave, J., Wright, S. J., Sheremet'ev, S. N.,

- Jactel, H., Christopher, B., Cerabolini, B., Pierce, S., Shipley, B., Kirkup, D., Casanoves, F., Joswig, J. S., Günther, A., Falczuk, V., Rüger, N., Mahecha, M. D. & Gorné, L. D. (2015) The global spectrum of plant form and function. *Nature*, **529**, 1-17.
- Díaz, S., Lavorel, S., McIntyre, S., Falczuk, V., Casanoves, F., Milchunas, D. G., Skarpe, C., Rusch, G., Sternberg, M., Noy-Meir, I., Landsberg, J., Zhang, W., Clark, H. & Campbell, B. D. (2007) Plant trait responses to grazing - A global synthesis. *Global Change Biology*, **13**, 313-341.
- Díaz, S., Noy-Meir, I. & Cabido, M. (2001) Can grazing response of herbaceous plants be predicted from simple vegetative traits? *Journal of Applied Ecology*, **38**, 497-508.
- Dijkstra, P., Laviolette, C. M., Coyle, J. S., Doucett, R. R., Schwartz, E., Hart, S. C. & Hungate, B. A. (2008) 15N enrichment as an integrator of the effects of C and N on microbial metabolism and ecosystem function. *Ecology Letters*, **11**, 389-397.
- Doiron, M., Gauthier, G. & Lévesque, E. (2014) Effects of experimental warming on nitrogen concentration and biomass of forage plants for an arctic herbivore. *Journal of Ecology*, **102**, 508-517.
- Farquhar, G. D., Ehleringer, J. R. & Hubick, K. T. (1989) Carbon Isotope Discrimination and Photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, **40**, 503-537.
- Fortier, D., Allard, M. & Pivot, F. (2006) A late-Holocene record of loess deposition in ice-wedge polygons reflecting wind activity and ground moisture conditions, Bylot Island, eastern Canadian Arctic. *Holocene*, **16**, 635-646.
- Fortier, D., Allard, M. & Shur, Y. (2007) Observation of Rapid Drainage System Development by Thermal Erosion of Ice Wedges on Bylot Island, Canadian Arctic Archipelago. *Permafrost and Periglacial Processes*, **18**, 229-243.
- Fraley, C. (1998) How Many Clusters? Which Clustering Method? Answers Via Model-Based Cluster Analysis. *The Computer Journal*, **41**, 578-588.
- Freedman, B., Svoboda, J. & Henry, G. H. R. (1994) Alexandra Fiord - An ecological Oasis in the Polar Desert. *Ecology of a Polar Oasis. Alexandra Fiord, Ellesmere Island, Canada* (eds J. Svoboda & B. Freedman). Captus University Publications, Canada.

- Freschet, G. T., Cornelissen, J. H. C., van Logtestijn, R. S. P. & Aerts, R. (2010) Evidence of the 'plant economics spectrum' in a subarctic flora. *Journal of Ecology*, **98**, 362-373.
- Gauthier, G., Fournier, F. & Larochelle, J. (2006) The effect of environmental conditions on early growth in geese. *Acta zoologica sinica*, **52**, 670-674.
- Gauthier, G., Hughes, R. J., Reed, A., Beaulieu, J. & Rochefort, L. (1995) Effect of Grazing by Greater Snow Geese on the Production of Graminoids at an Arctic Site. *Journal of ecology*, **83**, 653-664.
- Gelman, A., Goodrich, B., Gabry, J. & Vehtari, A. (2019) R-squared for Bayesian Regression Models. *American Statistician*, pp. 307-309. American Statistical Association.
- Gough, L. & Hobbie, S. E. (2003) Responses of Moist Non-Acidic Arctic Tundra to Altered Environment : Productivity , Biomass , and Species Richness. *Oikos*, **103**, 204-216.
- Happonen, K., Aalto, J., Kemppinen, J., Niittynen, P., Virkkala, A. M. & Luoto, M. (2019) Snow is an important control of plant community functional composition in oroarctic tundra. *Oecologia*, **191**, 601-608.
- Hartley, A. E., Neill, C., Melillo, J. M., Crabtree, R. & Bowles, F. P. (1999) Plant Performance and Soil Nitrogen Mineralization in Response to Simulated Climate Change in Subarctic Dwarf Shrub Heath. *Oikos*, **86**, 331-331.
- Henry, H. A. L. & Jefferies, R. L. (2003) Plant amino acid uptake, soluble N turnover and microbial N capture in soils of a grazed Arctic salt marsh. *Journal of Ecology*, **91**, 627-636.
- Heskel, M. A., Roger Anderson, O., Atkin, O. K., Turnbull, M. H. & Griffin, K. L. (2012) Leaf- and cell-level carbon cycling responses to a nitrogen and phosphorus gradient in two arctic tundra species. *American Journal of Botany*, **99**, 1702-1714.
- Hewitt, R. E., Taylor, D. L., Genet, H., McGuire, A. D. & Mack, M. C. (2019) Below-ground plant traits influence tundra plant acquisition of newly thawed permafrost nitrogen. *Journal of Ecology*, **107**, 950-962.
- Hobbie, E. A. & Ouimette, A. P. (2009) Controls of nitrogen isotope patterns in soil profiles. *Biogeochemistry*, **95**, 355-371.

- Hobbie, J. E. & Hobbie, E. A. (2006) 15N in symbiotic fungi and plants estimates nitrogen and carbon flux rates in arctic tundra. *Ecology*, **87**, 816-822.
- Hobbie, J. E., Hobbie, E. A., Drossman, H., Conte, M., Weber, J. C., Shammhart, J. & Weinrobe, M. (2009) Mycorrhizal fungi supply nitrogen to host plants in Arctic tundra and boreal forests: 15N is the key signal. *Canadian Journal of Microbiology*, **55**, 84-94.
- Hodgson, J. G., Montserrat-Martí, G., Charles, M., Jones, G., Wilson, P., Shipley, B., Sharafi, M., Cerabolini, B. E. L., Cornelissen, J. H. C., Band, S. R., Bogard, A., Castro-Díez, P., Guerrero-Campo, J., Palmer, C., Pérez-Rontomé, M. C., Carter, G., Hynd, A., Romo-Díez, A., De Torres Espuny, L. & Royo Pla, F. (2011) Is leaf dry matter content a better predictor of soil fertility than specific leaf area? *Annals of Botany*, **108**, 1337-1345.
- Hudson, J. M. G., Henry, G. H. R. & Cornwell, W. K. (2011) Taller and larger: Shifts in Arctic tundra leaf traits after 16 years of experimental warming. *Global Change Biology*, **17**, 1013-1021.
- Hughes, R. J., Reed, A. & Gauthier, G. (1994) Space and Habitat Use by Greater Snow Goose Broods on Bylot Island, Northwest Territories. *The Journal of Wildlife Management*, **58**, 536-545.
- Iturrate-Garcia, M., Heijmans, M., Cornelissen, J. H. C., Schweingruber, F., Niklaus, P. & Schaepman-Strub, G. (2020) Plant trait response of tundra shrubs to permafrost thaw and nutrient addition. *Biogeosciences Discussions*, 1-29.
- Iversen, C. M., Sloan, V. L., Sullivan, P. F., Euskirchen, E. S., McGuire, A. D., Norby, R. J., Walker, A. P., Warren, J. M. & Wullschlegel, S. D. (2015) The unseen iceberg: plant roots in arctic tundra. *New Phytologist*, **205**, 34-58.
- Jefferies, R. L., Svoboda, J., Henry, G., Raillard, M. & Ruess, R. (1992) Tundra grazing systems and climatic change. *Arctic ecosystems in a changing climate: an ecophysiological perspective*, 391-412.
- Jessen, M. T., Kaarlejärvi, E., Olofsson, J. & Eskelinen, A. (2020) Mammalian herbivory shapes intraspecific trait responses to warmer climate and nutrient enrichment. *Global Change Biology*, **26**, 6742-6752.
- Jonasson, S., Michelsen, A., Schmidt, I. K. & Nielsen, E. V. (1999) Responses in microbes and plants to changed temperature, nutrient, and light regimes in the arctic. *Ecology*, **80**, 1828-1843.

- Jonasson, S. & Shaver, G. R. (1999) Within-stand nutrient cycling in arctic and boreal wetlands. *Ecology*, **80**, 2139-2150.
- Jones, H. G. (2013) Heat, mass and momentum transfer. *Plants and Microclimate: A Quantitative Approach to Environmental Plant Physiology* (ed H. G. Jones), pp. 47-67. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kaarlejärvi, E., Eskelinen, A. & Olofsson, J. (2017) Herbivores rescue diversity in warming tundra by modulating trait-dependent species losses and gains. *Nature Communications*, **8**.
- Kemppinen, J., Niittynen, P., Happonen, K., le Roux, P. C., Aalto, J., Hjort, J., Maliniemi, T., Karjalainen, O., Rautakoski, H. & Luoto, M. (2022) Geomorphological processes shape plant community traits in the Arctic. *Global Ecology and Biogeography*, **31**, 1381-1398.
- Kemppinen, J., Niittynen, P., le Roux, P. C., Momberg, M., Happonen, K., Aalto, J., Rautakoski, H., Enquist, B. J., Vandvik, V., Halbritter, A. H., Maitner, B. & Luoto, M. (2021) Consistent trait–environment relationships within and across tundra plant communities. *Nature Ecology and Evolution*, **5**, 458-467.
- Keuper, F., van Bodegom, P. M., Dorrepaal, E., Weedon, J. T., van Hal, J., van Logtestijn, R. S. P. & Aerts, R. (2012) A frozen feast: Thawing permafrost increases plant-available nitrogen in subarctic peatlands. *Global Change Biology*, **18**, 1998-2007.
- Konrad, W., Katul, G. & Roth-Nebelsick, A. (2021) Leaf temperature and its dependence on atmospheric CO₂ and leaf size. *Geological Journal*, **56**, 866-885.
- Koven, C. D., Lawrence, D. M. & Riley, W. J. (2015) Permafrost carbon–climate feedback is sensitive to deep soil carbon decomposability but not deep soil nitrogen dynamics. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **112**, 3752-3757.
- Koven, C. D., Ringeval, B., Friedlingstein, P., Ciais, P., Cadule, P., Khvorostyanov, D., Krinner, G. & Tarnocai, C. (2011) Permafrost carbon-climate feedbacks accelerate global warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **108**, 14769-14774.
- Kruschke, J. K. (2018) Rejecting or Accepting Parameter Values in Bayesian Estimation. *Advances in Methods and Practices in Psychological Science*, **1**, 270-280.

- Lefebvre, J., Gauthier, G., Giroux, J. F., Reed, A., Reed, E. T. & Bélanger, L. (2017) The greater snow goose *Anser caerulescens atlanticus*: Managing an overabundant population. *Ambio*, **46**, 262-274.
- Liljedahl, A. K., Boike, J., Daanen, R. P., Fedorov, A. N., Frost, G. V., Grosse, G., Hinzman, L. D., Iijma, Y., Jorgenson, J. C., Matveyeva, N., Necsoiu, M., Reynolds, M. K., Romanovsky, V. E., Schulla, J., Tape, K. D., Walker, D. A., Wilson, C. J., Yabuki, H. & Zona, D. (2016) Pan-Arctic ice-wedge degradation in warming permafrost and its influence on tundra hydrology. *Nature Geoscience*, **9**, 312-318.
- Maire, V., Wright, I. J., Prentice, I. C., Batjes, N. H., Bhaskar, R., van Bodegom, P. M., Cornwell, W. K., Ellsworth, D., Niinemets, Ü., Ordonez, A., Reich, P. B. & Santiago, L. S. (2015) Global effects of soil and climate on leaf photosynthetic traits and rates. *Global Ecology and Biogeography*, **24**, 706-717.
- Mallory, C. D. & Boyce, M. S. (2018) Observed and predicted effects of climate change on Arctic caribou and reindeer. *Environmental Reviews*, pp. 13-25. Canadian Science Publishing.
- Mattheis, P. J. & Tieszen, L. L. (1976) Responses of *Dupontia fisheri* to Simulated Lemming Grazing in an Alaskan Arctic Tundra. *Annals of Botany*, **40**, 179-197.
- McKane, R. B. (2002) Resource-based niches provide a basis for plant species diversity and dominance in arctic tundra. **415**, 3-6.
- McKane, R. B., Johnson, L. C., Shaver, G. R., Nadelhoffer, K. J., Rastetter, E. B., Fry, B., Giblin, A. E., Kielland, K., Kwiatkowski, B. L., Laundre, J. A. & Murray, G. (2002) Resource-based niches provide a basis for plant species diversity and dominance in arctic tundra. *Nature*, **415**, 68-71.
- McMinn, C. (2019) Ammonia (Salicylate) in 2M KCl Soil extracts. Quikchem Method 12-107-06-2-A.
- Michelsen, A., Quarmby, C., Sleep, D. & Jonasson, S. (1998) Vascular plant ¹⁵N natural abundance in heath and forest tundra ecosystems is closely correlated with presence and type of mycorrhizal fungi in roots. *Oecologia*, **115**, 406-418.
- Michelsen, A., Schmidt, I. K., Jonasson, S., Quarmby, C. & Sleep, D. (1996) Leaf ¹⁵N abundance of subarctic plants provides field evidence that ericoid, ectomycorrhizal and non- and arbuscular mycorrhizal species access different sources of soil nitrogen. *Oecologia*, **105**, 53-63.

- Nadelhoffer, K., Shaver, G., Fry, B., Giblin, A., Johnson, L. & McKane, R. (1996) 15N natural abundances and N use by tundra plants. *Oecologia*, **107**, 386-394.
- Niittynen, P., Heikkinen, R. K. & Luoto, M. (2020) Decreasing snow cover alters functional composition and diversity of Arctic tundra. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **117**, 21480-21487.
- Oksanen, J., Simpson, G. L., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Szoecs, E., Wagner, H., Barbour, M., Bedward, M., Bolker, B., Borcard, D., Carvalho, G., Chirico, M., De Caceres, M., Durand, S., Evangelista, H. B. A., FitzJohn, R., Friendly, M., Furneaux, B., Hannigan, G., Hill, M. O., Lahti, L., McGlinn, D., Ouellette, M.-H., Ribeiro Cunha, E., Smith, T., Stier, A., Ter Braak, C. J. F. & Weedon, J. (2022) vegan: Community Ecology Package.
- Onoda, Y., Wright, I. J., Evans, J. R., Hikosaka, K., Kitajima, K., Niinemets, I., Poorter, H., Tosens, T. & Westoby, M. (2017) Physiological and structural tradeoffs underlying the leaf economics spectrum. *New Phytologist*, 1447-1463.
- Pedersen, E. P., Elberling, B. & Michelsen, A. (2020) Foraging deeply: Depth-specific plant nitrogen uptake in response to climate-induced N-release and permafrost thaw in the High Arctic. *Global Change Biology*.
- Perreault, N., Lévesque, E., Fortier, D. & Lamarque, L. J. (2016) Thermo-erosion gullies boost the transition from wet to mesic tundra vegetation. *Biogeosciences*, **13**, 1237-1253.
- Porsild, A. E. (1964) *Illustrated flora of the Canadian Arctic Archipelago (2nd edition, revised)*. National Museum of Canada Bulletin.
- Raillard, M. C. & Svoboda, J. (1999) Exact Growth and Increased Nitrogen Compensation by the Arctic Sedge *Carex aquatilis* var. *stans* after Simulated Grazing. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, **31**, 21-26.
- Reed, A., Hughes, R. J. & Boyd, H. (2002) Patterns of distribution and abundance of Greater Snow Geese on Bylot Island, Nunavut, Canada 1983-1998. *Wildfowl*, **53**, 53-65.
- Reich, P. B. (2014) The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: A traits manifesto. *Journal of Ecology*, **102**, 275-301.

- Reich, P. B., Walters, M. B. & Ellsworth, D. S. (1992) Leaf Life-Span in Relation to Leaf, Plant, and Stand Characteristics among Diverse Ecosystems. *Source: Ecological Monographs*, pp. 365-392.
- Salmon, V. G., Soucy, P., Mauritz, M., Celis, G., Natali, S. M., Mack, M. C. & Schuur, E. A. G. (2016) Nitrogen availability increases in a tundra ecosystem during five years of experimental permafrost thaw. *Global Change Biology*, **22**, 1927-1941.
- Schädel, C., Koven, C. D., Lawrence, D. M., Celis, G., Garnello, A. J., Hutchings, J., Mauritz, M., Natali, S. M., Pegoraro, E., Rodenhizer, H., Salmon, V. G., Taylor, M. A., Webb, E. E., Wieder, W. R. & Schuur, E. A. G. (2018) Divergent patterns of experimental and model-derived permafrost ecosystem carbon dynamics in response to Arctic warming. *Environmental Research Letters*, **13**.
- Scrucca, L., Fop, M., Murphy, T. B. & Raftery, A. E. (2016) mclust 5: Clustering, Classification and Density Estimation Using Gaussian Finite Mixture Models. *The R Journal*, **8**, 289-289.
- Shaver, G. R. & Billings, W. D. (1975) Root Production and Root Turnover in a Wet Tundra Ecosystem, Barrow, Alaska. *Ecology*, **56**, 401-409.
- Shaver, G. R. & Chapin, F. S. (1995) Long-term responses to factorial, NPK fertilizer treatment by Alaskan wet and moist tundra sedge species. *Ecography*, **18**, 259-275.
- Shaver, G. R. & Jonasson, S. (1999) Response of Arctic ecosystems to climate change: Results of long-term field experiments in Sweden and Alaska. *Polar Research*, pp. 245-252. Norwegian Polar Institute.
- Sorensen, P. L., Michelsen, A. & Jonasson, S. (2008a) Ecosystem partitioning of ¹⁵N-glycine after long-term climate and nutrient manipulations, plant clipping and addition of labile carbon in a subarctic heath tundra. *Soil Biology and Biochemistry*, **40**, 2344-2350.
- Sorensen, P. L., Michelsen, A. & Jonasson, S. (2008b) Nitrogen uptake during one year in subarctic plant functional groups and in microbes after long-term warming and fertilization. *Ecosystems*, **11**, 1223-1233.
- Stan Development Team (2022) Stan Modeling Language Users Guide and Reference Manual, 2.30.
- Thomas, H. J. D., Bjorkman, A. D., Myers-Smith, I. H., Elmendorf, S. C., Kattge, J., Diaz, S., Vellend, M., Blok, D., Cornelissen, J. H. C., Forbes, B. C., Henry, G. H. R., Hollister, R. D., Normand, S., Prevéy,

- J. S., Rixen, C., Schaepman-Strub, G., Wilmking, M., Wipf, S., Cornwell, W. K., Beck, P. S. A., Georges, D., Goetz, S. J., Guay, K. C., Ruger, N., Soudzilovskaia, N. A., Spasojevic, M. J., Alatalo, J. M., Alexander, H. D., Anadon-Rosell, A., Angers-Blondin, S., te Beest, M., Berner, L. T., Bjork, R. G., Buchwal, A., Buras, A., Carbognani, M., Christie, K. S., Collier, L. S., Cooper, E. J., Elberling, B., Eskelinen, A., Frei, E. R., Grau, O., Grogan, P., Hallinger, M., Heijmans, M. M. P. D., Hermanutz, L., Hudson, J. M. G., Johnstone, J. F., Hulber, K., Iturrate-Garcia, M., Iversen, C. M., Jaroszynska, F., Kaarlejarvi, E., Kulonen, A., Lamarque, L. J., Lantz, T. C., Levesque, E., Little, C. J., Michelsen, A., Milbau, A., Nabe-Nielsen, J., Nielsen, S. S., Ninot, J. M., Oberbauer, S. F., Olofsson, J., Onipchenko, V. G., Petraglia, A., Rumpf, S. B., Shetti, R., Speed, J. D. M., Suding, K. N., Tape, K. D., Tomaselli, M., Trant, A. J., Treier, U. A., Tremblay, M., Venn, S. E., Vowles, T., Weijers, S., Wookey, P. A., Zamin, T. J., Bahn, M., Blonder, B., van Bodegom, P. M., Bond-Lamberty, B., Campetella, G., Cerabolini, B. E. L., Chapin, F. S., Craine, J. M., Dainese, M., Green, W. A., Jansen, S., Kleyer, M., Manning, P., Niinemets, Onoda, Y., Ozinga, W. A., Peuelas, J., Poschlod, P., et al. (2020) Global plant trait relationships extend to the climatic extremes of the tundra biome. *Nature Communications*, **11**.
- Tucker, S. (2009) Nitrate in 2M KCl Soil Extracts. Quikchem Method 12-107-04-1-B.
- Valery, L., Cadieux, M. C. & Gauthier, G. (2010) Spatial heterogeneity of primary production as both cause and consequence of foraging patterns of an expanding greater snow goose colony. *Ecoscience*, **17**, 9-19.
- Verma, M., Schulte to Buhne, H., Lopes, M., Ehrich, D., Sokovnina, S., Hofhuis, S. P. & Pettorelli, N. (2020) Can reindeer husbandry management slow down the shrubification of the Arctic? *Journal of Environmental Management*, **267**.
- Wang, H., Prentice, I. C., Wright, I. J., Warton, D. I., Qiao, S., Xu, X., Zhou, J., Kikuzawa, K. & Stenseth, N. C. (2023) Leaf economics fundamentals explained by optimality principles. *Science Advances*, **9**.
- Wang, P., Limpens, J., Mommer, L., van Ruijven, J., Nauta, A. L., Berendse, F., Schaepman-Strub, G., Blok, D., Maximov, T. C. & Heijmans, M. M. P. D. (2017) Above- and below-ground responses of four tundra plant functional types to deep soil heating and surface soil fertilization. *Journal of Ecology*, **105**, 947-957.

- Wang, P., Limpens, J., Nauta, A., van Huissteden, C., van Rijssel, S., Mommer, L., de Kroon, H., Maximov, T. C. & Heijmans, M. M. P. D. (2018) Depth-based differentiation in nitrogen uptake between graminoids and shrubs in an Arctic tundra plant community. *Journal of Vegetation Science*, **29**, 34-41.
- Westoby, M. (1998) A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*, pp. 213-227.
- Wild, B., Alves, R. J. E., Bárta, J., Čapek, P., Gentsch, N., Guggenberger, G., Hugelius, G., Knoltsch, A., Kuhry, P., Lashchinskiy, N., Mikutta, R., Palmtag, J., Prommer, J., Schneckner, J., Shibistova, O., Takriti, M., Urich, T. & Richter, A. (2018) Amino acid production exceeds plant nitrogen demand in Siberian tundra. *Environmental Research Letters*, **13**.
- Wright, I. J., Dong, N., Maire, V., Prentice, I. C., Westoby, M., Gallagher, R. V., Jacobs, B. F., Kooyman, R., Law, E. A., Leishman, M. R., Reich, P. B., Sack, L., Villar, R., Wang, H. & Wilf, P. (2017) Global climatic drivers of leaf size. **12**, 917-921.
- Wright, I. J., Reich, P. B., Cornelissen, J. H. C., Falster, D. S., Groom, P. K., Hikosaka, K., Lee, W., Lusk, C. H., Niinemets, Ü., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Warton, D. I. & Westoby, M. (2005) Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate. *Global Ecology and Biogeography*, **14**, 411-421.
- Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J. H. C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P. K. & Gulias, J. (2004) The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, **428**.
- Yano, Y., Shaver, G. R., Giblin, A. E. & Rastetter, E. B. (2010) Depleted 15N in hydrolysable-N of arctic soils and its implication for mycorrhizal fungi-plant interaction. *Biogeochemistry*, **97**, 183-194.
- Zoltai, S. C. & McCormick, K. J. (1983) A natural resource survey of Bylot Island and adjacent Baffin Island, Northwest Territories. pp. 176. Canada, Parks, Ottawa, ON.

Supplementary figures

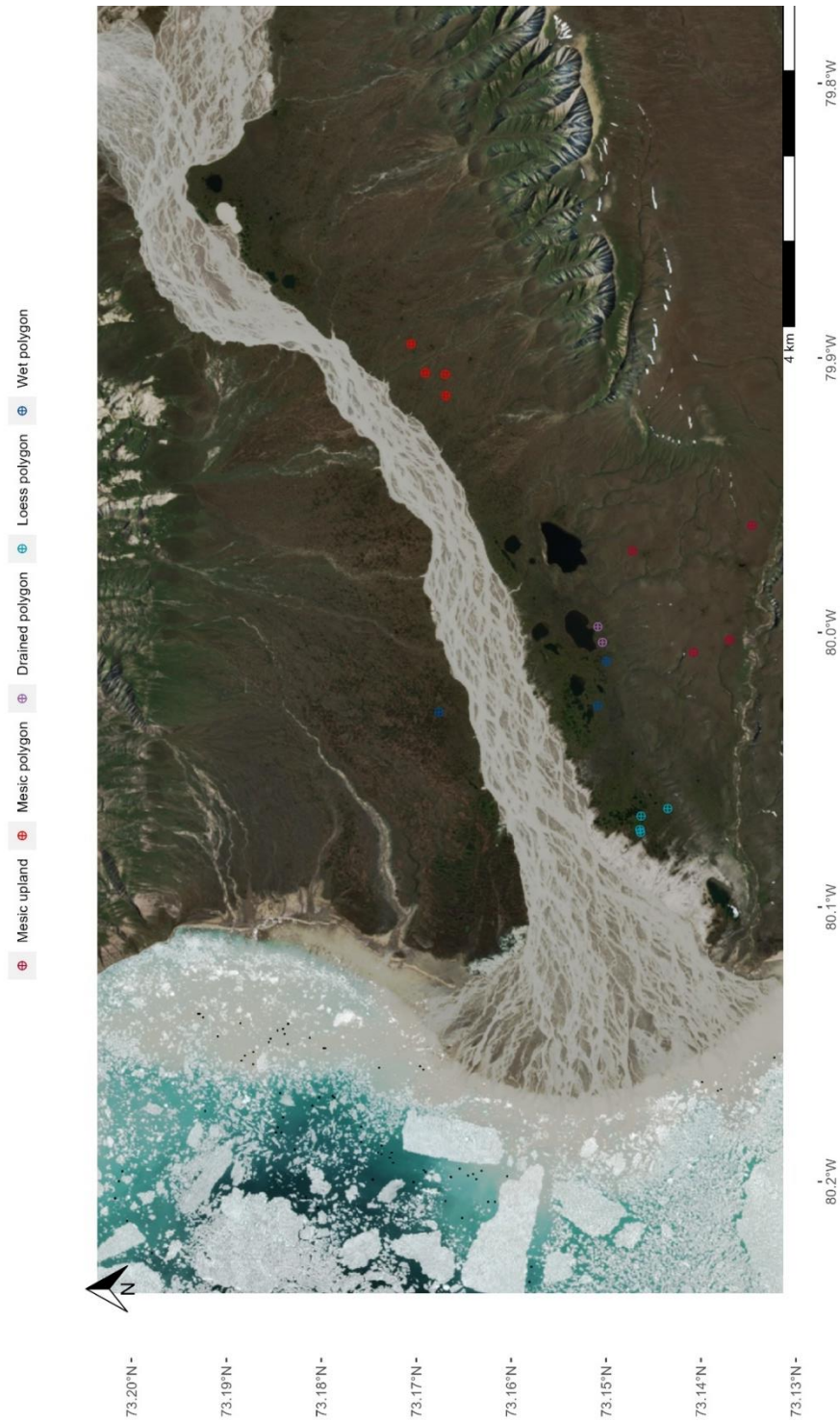


Figure S1 : Map of the plots in the Qarlikturvik valley, Bylot Island (Nunavut). Background is a sentinel-II enhanced color image taken the July 18th 2022.





Figure S2: Pictures illustrating the mesic plots. a) Enlarged view of a part of the plateau, b) fences to protect plot from grazing, c) close-up view of the vegetation in a grazed plot.

Figure S3 (next page): Pictures illustrating the mesic polygon plots. a) Broad view of a mesic polygon plot, b) close-up view of the vegetation in a grazed plot.

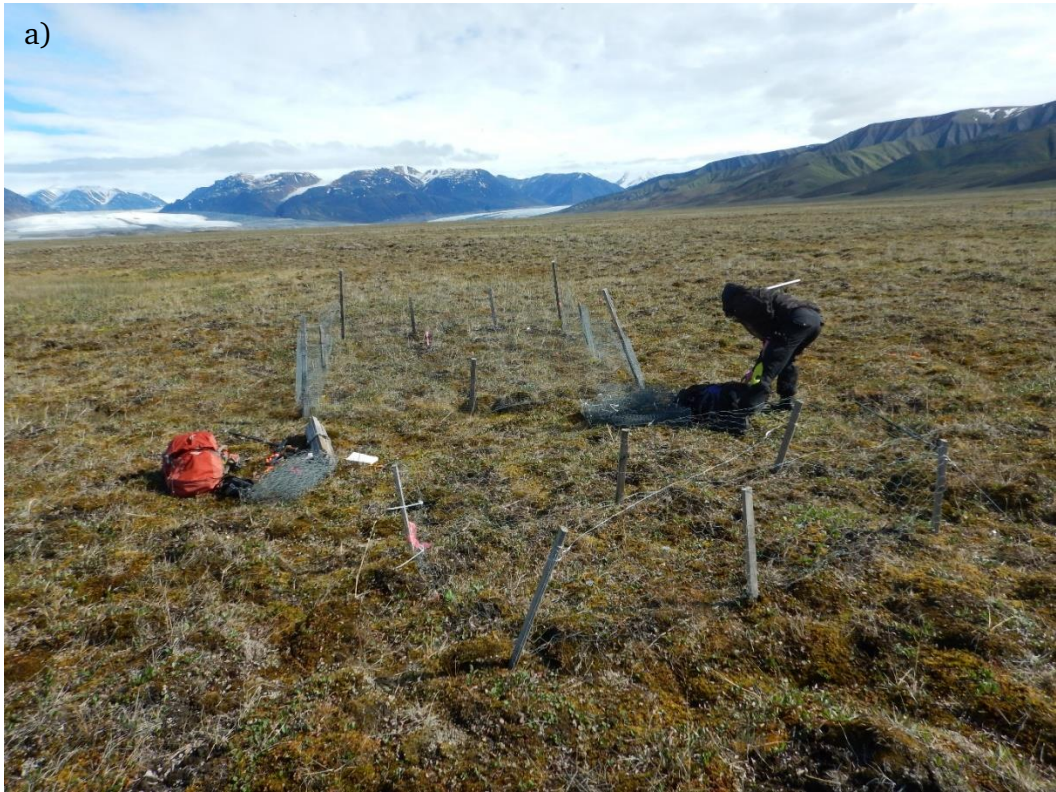


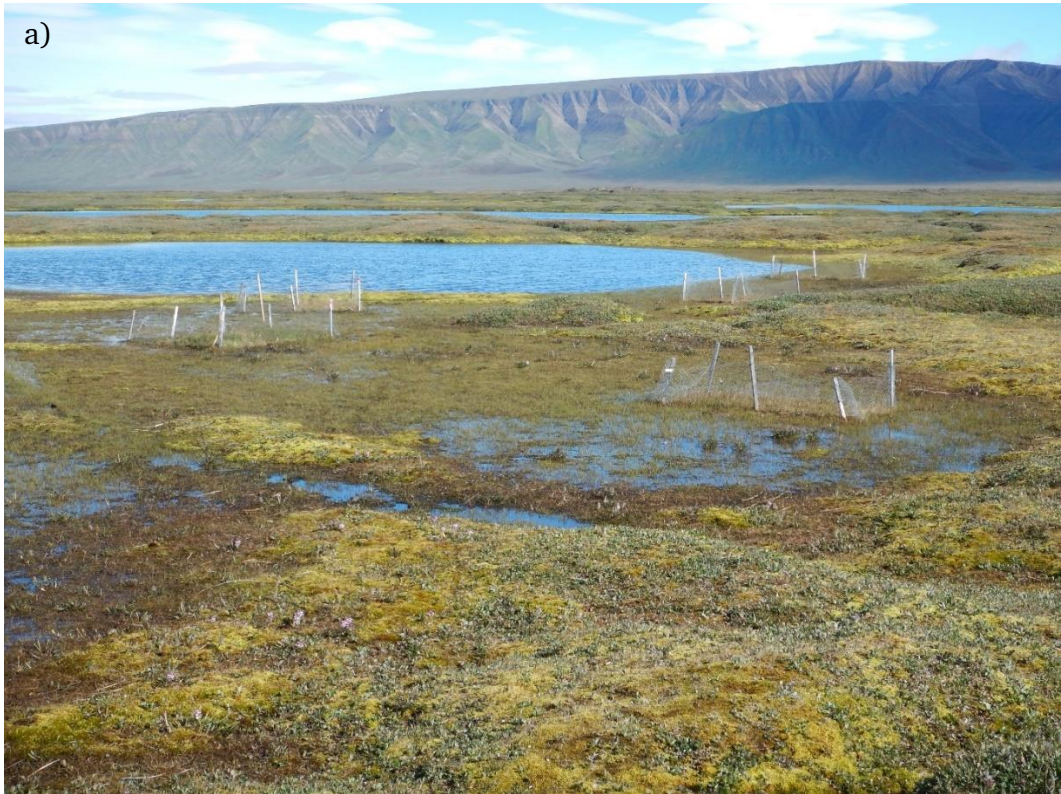


Figure S4: Close up view of the vegetation of a grazed drained polygon plot.



Figure S5: Close up view of the vegetation of an ungrazed loess polygon plot illustrating loess deposition.

Figure S6 (next page): Pictures illustrating the wet polygon plots. a) Broad view of a polygon, b) Close up view of the vegetation of a grazed plot.



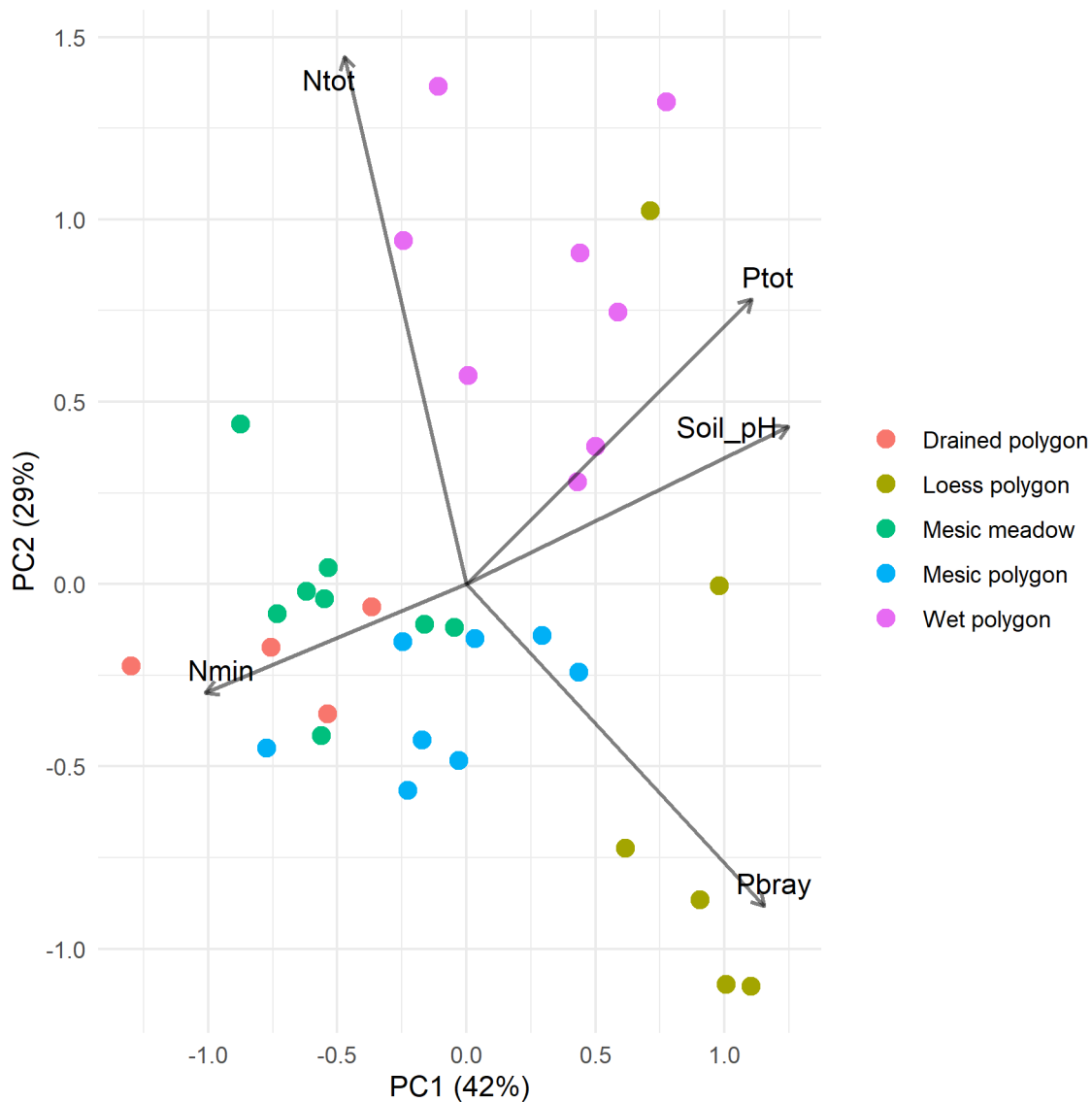


Figure S7: Results of a principal component analysis decomposing the covariance among soil chemical variables. *Nmin* is the mineral nitrogen (N) concentration, measured as the sum of ammonium (NH_4^+) and nitrate (NO_3^-) concentrations. *Pbray* is the phosphorus (P) concentration extracted using the Bray-II method. *Ntot* and *Ptot* are respectively the total N and total P concentrations.

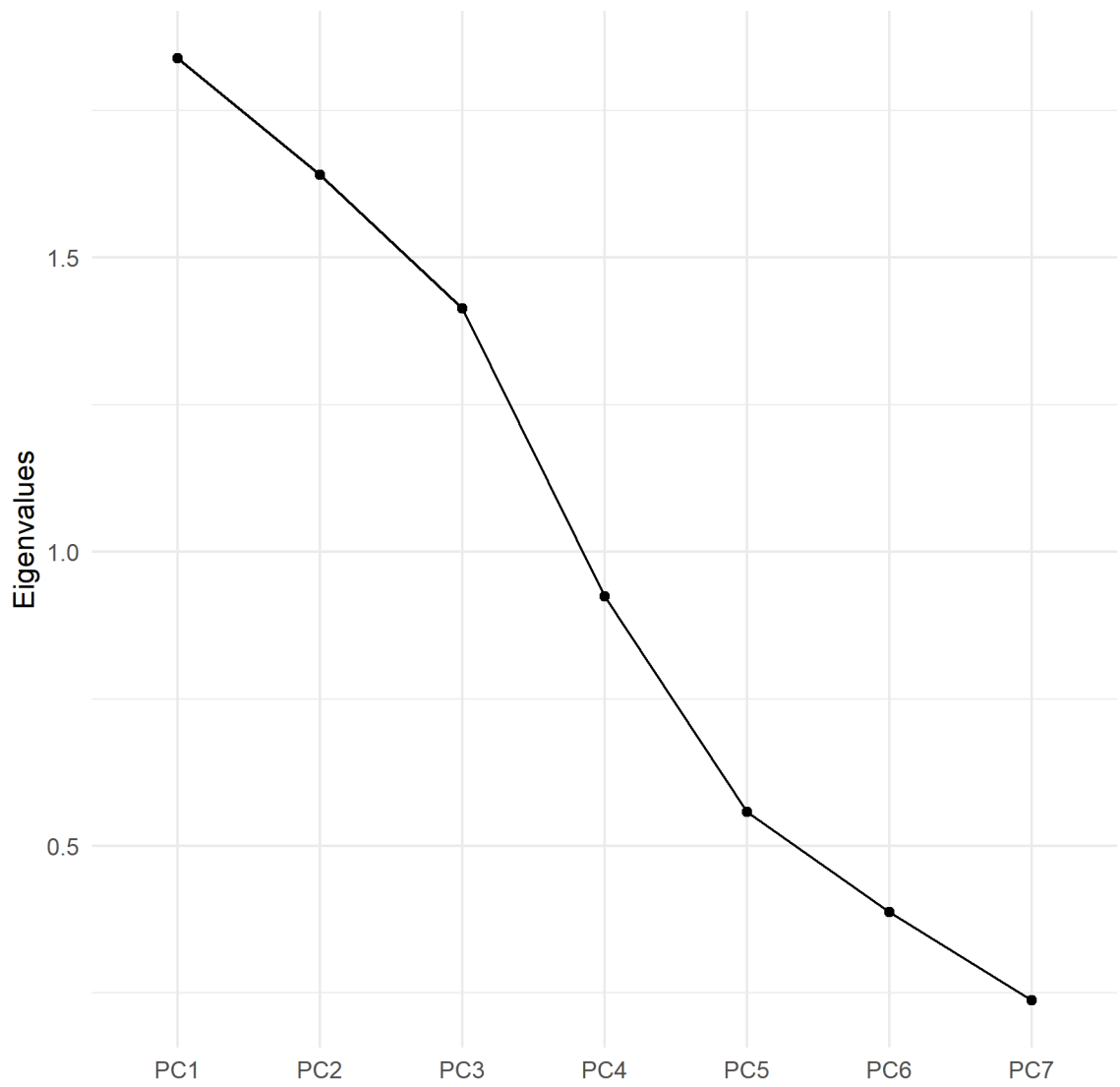


Figure S8: Screeplot of the eigenvalues of the principal component analysis decomposing the covariance among functional traits.

Table S1: Mean trait values of the species in the Qarliktuvik valley, Bylot Island, Nunavut, Canada. Variables and species abbreviation in Table 1?

| Species | LN | L ¹⁵ N | H | SLA | LDMC | LA | L13C |
|---------|------|-------------------|-------|--------|------|------|--------|
| Pol.viv | 2.79 | -4.32 | 4.26 | 136.07 | 0.22 | 0.6 | -30.17 |
| Sax.opp | | | | | | | |
| Cas.tet | 0.78 | -6.47 | 3.94 | 119.62 | 0.31 | 0.05 | -29.42 |
| Poa.arc | 1.57 | -0.49 | 6.98 | 80 | 0.41 | 0.26 | -31.24 |
| Oxy.dig | | | 2.84 | 156.79 | 0.17 | 0.44 | |
| Sal.her | 2.28 | -5.54 | 3.06 | 159.24 | 0.3 | 0.38 | -31.24 |
| Luz.niv | 1.42 | -2.52 | 4.32 | 111.23 | 0.38 | 0.38 | -30.26 |
| Arc.lat | 2.8 | 3.15 | 10.09 | 120.18 | 0.31 | 0.96 | -28.57 |
| Sal.arc | 2.4 | -5.84 | 8.64 | 108.52 | 0.31 | 1.35 | -29.42 |
| Luz.con | 2.15 | 0.2 | 7.43 | 96.47 | 0.23 | 0.21 | -30.29 |
| Ste.lon | 3.35 | 0.09 | 2.83 | 100.92 | 0.28 | 0.05 | -29.62 |
| Sal.ret | 1.98 | -7.2 | 5.09 | 113.72 | 0.31 | 0.93 | -30.15 |
| Dry.int | 1.4 | -7.47 | 2.13 | 67.56 | 0.37 | 0.13 | -31.74 |
| Ast.alp | 3.01 | -1.06 | 6.2 | 124.47 | 0.21 | 1.35 | -29.5 |
| Sax.hir | 2.47 | -7.01 | 2.18 | 105.04 | 0.2 | 0.28 | -27.74 |
| Hie.pau | 2.31 | 0.36 | 6.86 | 77.53 | 0.4 | 0.19 | -30.33 |
| Car.aqu | 3.45 | 1.74 | 10.19 | 108.56 | 0.34 | 0.63 | -30.46 |
| Eri.sch | 2.86 | 2.2 | 8.56 | 92.26 | 0.33 | 0.35 | -29.51 |
| Dup.fis | 2.77 | 1.09 | 8.7 | 95.1 | 0.32 | 0.4 | -30.24 |
| Ple.sab | | | 9.48 | 177.69 | 0.31 | 0.36 | |
| Car.pra | 2.03 | -1.65 | 4.24 | 73.54 | 0.27 | 0.42 | -28.82 |
| Eri.ang | 2.95 | 2.16 | 13.57 | 79.12 | 0.39 | 0.71 | -29.6 |
| Ped.alb | 2.52 | 2.05 | 5.38 | 82.06 | 0.2 | 0.91 | -30.03 |

Table S2: Residual correlations modeled in the multivariate hierarchical model. Values are the median of the posterior distribution (95% highest density interval). Positive and negative correlations are highlighted in dark red and dark blue, respectively, the strongest correlations being highlighted in bold. LN: leaf nitrogen concentration (%); L15N: leaf $\delta^{15}\text{N}$ (‰); SLA: Specific-Leaf-Area ($\text{cm}^2\cdot\text{g}^{-1}$); LDMC: Leaf-Dry-Matter-Content ($\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$); Height: vegetative height (cm); LA: Leaf area (cm^2); L13C: leaf $\delta^{13}\text{C}$ (‰).

| | LN | $\delta^{15}\text{N}$ | H | SLA | LDMC | LA |
|-----------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------------------|--------------------------------------|----------------------|----------------------|
| $\delta^{15}\text{N}$ | 0.32 (-0.05:0.61) | | | | | |
| H | 0.01 (-0.35:0.36) | 0.25 (-0.10:0.55) | | | | |
| SLA | 0.28 (-0.08:0.58) | -0.25 (-0.56:0.10) | -0.31 (-0.59:0.04) | | | |
| LDMC | -0.03 (-0.37:0.34) | -0.13 (-0.45:0.22) | 0.17 (-0.19:0.51) | -0.48 (-0.72:-0.15) | | |
| LA | 0.20 (-0.15:0.53) | -0.18 (-0.50:0.16) | 0.35 (0.03:0.65) | 0.28 (-0.08:0.58) | 0.15 (-0.18:0.47) | |
| $\delta^{13}\text{C}$ | -0.19 (-0.51:0.17) | -0.01 (-0.37:0.35) | 0.36 (0.02:0.64) | -0.08 (-0.41:0.27) | 0.27 (-0.07:0.57) | 0.26 (-0.09:0.57) |

Chapitre II

Chapitre II

Increased nutrient availability speeds up permafrost development, while goose grazing slows it down in a Canadian High Arctic wetland

Authors: Lucas Deschamps, Vincent Maire, Lin Chen, Daniel Fortier, Gilles Gauthier, Amélie Morneault, Elisabeth Hardy-Lachance, Isabelle Dalcher-Gosselin, François Tanguay, Charles Gignac, Jeffrey M. McKenzie, Line Rochefort, Esther Lévesque

Journal of ecology volume 111, issue 2, pages 449-463 (2023)

Summary

It is of prime importance to understand feedbacks due to the release of carbon (C) stored in permafrost soils (permafrost-climate feedback) and direct impacts of climatic variations on permafrost dynamics therefore received considerable attention. However, indirect effects of global change, such as the variation in soil nutrient availability and grazing pressure, can alter soil and surface properties of the Arctic tundra, with the potential to modify soil heat transfers toward the permafrost and impact resilience of Arctic ecosystems.

We determined the potential of nutrients availability and grazing to alter soil energy balance using a 16-year split-plot experiment crossing fertilization at different doses of nitrogen (N) and phosphorus (P) with protection from goose grazing. Moss biomass and some determinants of the surface energy budget (leaf area index (LAI), dead vascular plant biomass and albedo) were quantified and active layer thaw depth repeatedly measured during three growing seasons. We measured soil physical properties and thermal conductivity and used a physical model to link topsoil organic accumulation processes to heat transfer.

Fertilization increased LAI and albedo, whereas grazing decreased dead vascular plant biomass and albedo. Fertilization increased organic accumulation at the top of the soil leading to drier and more porous topsoil, whereas grazing increased water content of topsoil. As a result, topsoil thermal conductivity

was higher in grazed plots than in ungrazed ones. Including these properties into a simulation model, we showed that, after 16 years, nutrient addition tended to shallow the active layer whereas grazing deepened mean July active layer by 3.3 cm relative to ungrazed subplots. As a result of OM accumulation at the surface, fertilization increased permafrost vertical aggradation rate by almost an order of magnitude (up to 5 mm·year⁻¹ instead of 0.7 mm·year⁻¹), whereas grazing slowed down permafrost aggradation by reducing surface uprisings and deepening thaw depth.

Synthesis: We demonstrated that long-term grazing and N and P addition, through their impact on vegetation and soil properties have the potential to impact permafrost dynamics to the same extent as contemporary temperature increase in High Arctic polygonal wetlands.

KEYWORDS: Active layer; Albedo; Fertilization; Global change ecology; Greater snow goose; Organic matter; Polygons; Tundra

Résumé

Afin de comprendre les rétroactions causées par la respiration du carbone (C) stocké dans le pergélisol (rétroaction pergélisol-climat), les impacts directs du changement climatique sur la dynamique du pergélisol ont reçu une attention considérable. Toutefois, les effets indirects du changement climatique, telles que la disponibilité en nutriments du sol et la pression de broutement, peuvent altérer les propriétés du sol et de surface de la toundra Arctique, avec le potentiel de modifier les transferts de chaleur vers le pergélisol et d'impacter la résilience des écosystèmes Arctiques.

Nous avons déterminé l'effet potentiel d'une disponibilité accrue en nutriment et du broutement sur la balance énergétique du sol grâce à une expérimentation en tiroir croisant différents niveaux de fertilisation en azote (N) et phosphore (P) à une protection contre le broutement durant 16 ans. La biomasse des plantes vasculaires et des mousses, ainsi que plusieurs déterminants du budget radiatif de surface ont été quantifiés (indice de surface foliaire (LAI), biomasse de plantes vasculaires mortes et albédo). La profondeur de la couche active a été mesurée à répétition durant trois saisons de croissance. Les propriétés physiques du sol et sa conductivité thermique ont été mesurées, et nous avons utilisé un modèle physique de simulation pour lier l'accumulation de matière organique en surface aux transferts de chaleur dans le sol.

L'indice de surface foliaire et l'albédo ont augmenté dans les traitements de fertilisation, alors que le broutement a diminué la biomasse de plantes vasculaires mortes et l'albédo. La fertilisation a causé l'ajout de nouveaux horizons organiques peu décomposés sous la surface du sol, menant à des conditions plus sèches et à un sol plus poreux. À l'inverse, le broutement a augmenté la teneur en eau du sol. En conséquence, la conductivité thermique du sol était plus élevée dans les sous-parcelles broutées que dans celles non-broutées. En incluant ces propriétés dans un modèle de simulation, nous avons montré que l'addition de nutriments a diminué la profondeur de la couche active, tandis que le broutement l'a approfondie de 3.3 cm en moyenne. En conséquence de la création de nouveaux horizons organiques en surface, la fertilisation a

augmenté le taux d'aggradation vertical du pergélisol par un ordre de grandeur (jusqu'à $5.5 \text{ mm}\cdot\text{an}^{-1}$ au lieu de $0.7 \text{ mm}\cdot\text{an}^{-1}$), tandis que le broutement a ralenti l'aggradation du pergélisol en limitant l'élévation de la surface et en approfondissant la couche active.

Synthèse : Nous avons montré que l'effet à long-terme du broutement et de l'ajout de N et P influençait la dynamique du pergélisol dans la même mesure que les augmentations de températures contemporaines, et ce en impactant la végétation et les propriétés du sol dans les marais polygonaux du Haut-Arctique.

Introduction

Thawing of the active layer (AL), the near-surface part of permafrost seasonally warming above 0 °C, has important impacts on net carbon emission in the Arctic biome and may turn it from a carbon sink to a carbon source (Schuur *et al.*, 2009; Koven *et al.*, 2011; Miner *et al.*, 2022). Much effort has been devoted to understanding the response of the AL to increased radiative forcing and air temperature, both with modelling (Schädel *et al.*, 2018) and empirical (Hollister *et al.*, 2006) approaches. Physical properties of the land surface influence transmission of radiation and energy partitioning among heat fluxes and may slow or accelerate AL thaw rate and increase depth depending upon topsoil characteristics and vegetation cover (Yi *et al.*, 2007). Surface properties are strongly influenced by vegetation, for example through its influence on snow accumulation (Myers-Smith *et al.*, 2011) or shading (Blok *et al.*, 2010). Because Arctic vegetation is driven by indirect influences of climate (for instance nutrient availability, Gough *et al.*, 2016; hydrology, Hodkinson *et al.*, 1999) and other unrelated forces (for instance grazing, Pouliot *et al.*, 2009), global change may alter local AL dynamic in unexpected ways.

Nutrient availability may alter AL thaw through its impact on tundra vegetation. Nutrient availability is expected to increase in terrestrial Arctic ecosystems following an increase of topsoil temperature (Hartley *et al.*, 1999, Koven *et al.*, 2015). Arctic vegetation growth has been demonstrated to be co-limited by N and P (Shaver & Chapin, 1995; Gough & Hobbie, 2003). Grasses (Liu *et al.*, 2020; Yläne *et al.*, 2020) and deciduous shrubs (Shaver *et al.*, 2001; van Wijk *et al.*, 2004; Gu & Grogan, 2020) benefit generally the most from increased nutrient availability in topsoils, at the expense of mosses, which become submitted to severe light limitation (Grellman, 2002; Gough *et al.*, 2016). The net effect of such vegetation change on active layer depth is however not evident. An increase in dead vascular plant and grass cover increases albedo (te Beest *et al.*, 2016), while an increase in shrub cover and height diminishes it (Juszak *et al.*, 2014), decreasing and increasing the quantity of energy available to warm the system, respectively. Higher vascular plant leaf area index (LAI) reduces radiative input at the soil surface by shading (Juszak

et al., 2016 and 2017), potentially reducing the available energy to thaw the active layer (Blok *et al.*, 2010). The reduction in moss cover potentially removes an insulative layer at the top of the soil column (Gornall *et al.*, 2009, Soudzilovskaia *et al.*, 2013) and can increase AL depth (Gornall *et al.*, 2007). Altogether, these changes all represent potential vegetation-mediated feedback between global warming and active layer depth, as nutrient availability is expected to increase along with Arctic temperatures.

Grazing by abundant herbivore populations has the potential to increase thaw depth through their impact on vegetation. Grazing generally reduces living vascular plant biomass (Gauthier *et al.* 1995; Sjögersten *et al.*, 2011 for goose grazing, Falk *et al.*, 2015 for mammal grazing; but see Bernes *et al.*, 2015 for reindeer grazing), potentially reducing live LAI (Sundqvist *et al.*, 2019 for mammal grazing) and dead vascular plant accumulation (Speed *et al.*, 2010; Sjögersten *et al.*, 2012 for goose grazing; Mosbacher *et al.*, 2019 for mammal grazing). This results in an increase in the quantity of radiation reaching the ground (Juszak *et al.*, 2016 and 2017). Conversely, reduction of shrub cover by heavy mammalian grazing increases albedo, thereby decreasing the quantity of energy able to thaw the active layer (te Beest *et al.*, 2016). Goose feeding on below-ground parts (grubbing) is also known to disturb the moss mat, decreasing its insulative effect (van der Wal *et al.*, 2001, Gornall *et al.*, 2009) with an unknown long-term effect on AL depth. Arctic herbivores certainly have the potential to influence surface radiative transfer in Arctic terrestrial ecosystems, but their impact in the context of increased soil nutrient availability is poorly known.

Fertilization and grazing may affect active layer thaw through their impact on soil organic matter (SOM) accumulation. Long-term SOM accumulation causes the extension of syngenetic permafrost (the permafrost building upward after an addition of material at the surface, Vincent *et al.*, 2017). Relative to mineral topsoil, low thermal diffusivity of SOM at the top of the soil protects permafrost from thaw (Jorgenson *et al.*, 2010) and favors the creation of a thick, ice-rich transient layer at the top of the permafrost table (Shur *et al.*, 2005). Both fertilization and grazing have the potential to alter SOM

quantity and structure by altering both the C fixation and decomposition rates in Arctic ecosystems. A long-term Alaskan study revealed increased SOM accumulation in the first 5 cm, and a decreased of SOM abundance below 5 cm in the soil of an experiment adding N and P simultaneously (Mack *et al.*, 2004). There is evidence that while fertilization increases C input and storage in the shallowest horizon, it may accelerate decomposition at depth (Nowinski *et al.*, 2008). Both goose grazing (Sjögersten *et al.*, 2012) and grubbing (van der Wal *et al.*, 2007) have been shown to reduce SOM stocks by reducing vascular plant growth and litter accumulation at Svalbard. Topsoil water content (SWC) has also been shown to be increased by goose grazing in Arctic wetlands (Sjögersten *et al.*, 2011 and 2012), potentially increasing topsoil thermal conductivity (O'Donnell *et al.*, 2009). Both grazing and increased nutrient availability may alter SOM accumulation at the top of the soil, but the consequences for active layer thaw and permafrost development are still to be explored.

The aim of this study is to reveal the potential long-term effects of surface fertilization and grazing by greater snow geese [*Anser caerulescens caerulescens* (Linnaeus, 1758)], an important grazer of the tundra (Gauthier *et al.* 2006), on active layer thaw in polygonal wetlands of a Canadian High Arctic oasis (Bylot Island, Nunavut). To do so, we characterized vegetation, surface properties, hydrology, and soil thermal properties in a 16-year-old experiment of fertilization and grazing exclusion. Our hypotheses are:

- 6 N and P fertilization will increase leaf area index and dead vascular plant biomass, and consequently increase surface albedo by covering the wet and dark moss layer, while grazing is expected to reduce LAI, dead vascular plant biomass and albedo.
- 7 N and P fertilization will increase organic matter accumulation at the top of the soil, while grazing will limit such accumulation.
- 8 N and P fertilization will decrease seasonal thaw depth, while grazing will increase it.

Materials and methods

Site

The experiment took place in the Qarlikturvik valley, on Bylot Island, Nunavut, Canada (73°08'N, 80°00'W). The geomorphology of this glacial valley is characterized by a succession of glacio-fluvial outwash, proglacial river, alluvial fans, and aggradation terraces. The surface is almost continuously covered by vascular plants and mosses and may be considered as a polar oasis (Bliss & Matveyeva, 1992). About 23% of the 70 km² of the valley and surrounding upland is covered by wetlands located in low centered polygons (Hughes *et al.*, 1994a) dominated by sedges (*Carex aquatilis* Walhenb., *Eriophorum angustifolium* Honck, *E. scheuzerii* Hoppe), grasses (*Dupontia fischeri* R.Br., *Pleuropogon sabinei* R.Br., Gauthier *et al.*, 1995) and mosses (*Drepanocladus* spp., *Calliergon giganteum* (Schimp.) Kindb., Pouliot *et al.*, 2009). Mesic environments occur on polygonal rims, degraded and high centered polygons, in alluvial fans and in hummocky tundra on the gentle slopes on either side of the valley (Zoltai *et al.*, 1983). Abundant wetland vegetation allows the valley to be one of the most important brood-rearing sites for the Greater Snow Goose in the Canadian Arctic with about 20,000 nesting pairs (Reed *et al.*, 2002). Greater Snow Geese mostly feed on *D. fischeri* and *Eriophorum* spp. in wetlands and are known to impact wetland vegetation biomass and nutrients concentration (Gauthier *et al.*, 1995, Valéry *et al.*, 2010).

Experimental design

A long-term randomized block split-plot design with four block and four fertilization treatments plus a control were established in polygonal wetlands of the valley in 2003. Blocks were selected with a distance of at least 500 m from one another to capture polygon heterogeneity in terms of vegetation, substrate type and soil wetness. Within polygons, fertilization treatments were randomly attributed to five 2 m x 2 m permanent plots and fertilized yearly between 2003 and 2019. Half of each plot (thereafter referenced as a subplot) was protected with a permanent 50-cm tall chicken wire fence with ropes criss-crossing the top since 2005, the protected part being randomly selected. During the installation, plots were placed in homogeneous environment,

characterized by a well-developed moss-carpet and a good cover of graminoids typically grazed by geese. Plots were at least 5 m apart to prevent cross-contamination of added nutrients (verified by Pouliot *et al.*, 2009).

Fertilization treatments were selected to mimic both the range of potential nutrient release associated with higher mineralization rates in the shallowest horizons of the soil (Gignac *et al.*, 2022, Wang *et al.*, 2017), in addition to the possible nutrient addition via goose faeces and atmospheric deposition. A low N treatment plot received 1 g·m⁻² of N, whereas the High N plot treatment received 5 g·m⁻² of N. High P treatment was fertilized with 3 g·m⁻² of P and the High N+P treatment with 5 g·m⁻² of N and 1 g·m⁻² of P. Control treatment received the same quantity of water as other treatments. Fertilization treatments exceeded the maximal amount of nutrients added by goose faeces (maximum of 29 faeces·m⁻² recorded on a single plot, equivalent to 0.6-1 g·m⁻² of N and 0.03-0.06 g·m⁻² of P, G. Gauthier, unpublished data), but was lower than many other Arctic fertilization experiments (*e.g.*, Shaver & Chapin 1995; Gough and Hobbie, 2003; Yläne *et al.*, 2020). The complete fertilization protocol, applied each year, is available in Pouliot *et al.* (2009).

Field sampling

Field sampling took place during the summer months (primarily July-August) of 2017, 2018 and 2019. Fences were deployed over the usually unprotected part of the plot during the sampling year to avoid grazing between the emergence of the vegetation and sampling. Therefore, we measured the long-term impact of fertilization and grazing on ecosystem properties, without capturing the signal of annual disturbance due to goose presence. Temporary fences were removed after sampling to allow late-summer grazing and early season grubbing to resume normally.

Vegetation

We harvested vascular plants and mosses in grazed and ungrazed subplots at the peak of the 2018 growing season (between July 25, 2018 and August 3, 2018). Using a knife, we extracted four 10 cm x 10 cm x 10 cm clods randomly chosen in an 80 cm x 80 cm grid covering half of each subplot. We counted the number of vascular ramets of each species in each clod and summed them

to obtain total vascular plant density per subplot in $\text{ind}\cdot\text{m}^{-2}$. Vascular plant biomass ($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$) was obtained by weighing green parts of plants sampled in a subplot after drying them 48 h in a furnace at 60°C . In each clod, a 19.6 cm^2 circular subsample was harvested using a cylinder with cutting edges to sample mosses through the 10 cm depth of the clod. Bryophytes of three out of four subsamples were sorted at the species level and weighed after drying to obtain green biomass per species. Again, species biomasses were summed to obtain a total green moss biomass per subplot, in $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$. We limited vegetation sampling within one half of the subplots, to let an undisturbed area for the 2019 measurements. All the subplots in a block were harvested the same day and treated in the two following days.

Leaf area index (LAI) and dead vascular plant biomass were measured in 2018 and 2019, respectively. LAI was estimated per subplot using the mean leaf area of each species, their density in the plot and their mean number of leaves (Appendix A). For dead vascular plant biomass, two or three $10\text{ cm} \times 10\text{ cm} \times 10\text{ cm}$ clods were selected arbitrarily in every subplot to represent standing vegetation. Standing dead parts of plant individuals and dead parts on the ground were separated from green parts and weighted dry to obtain a dead biomass for each subplot, in $\text{g}\cdot\text{cm}^2$.

Thaw depth and soil volumetric water content

Thaw depth and soil water content were measured repeatedly during the 2017, 2018 and 2019 summer. Thaw depth was measured physically using a graduated steel probe driven into the soil down to the frozen part. Because of different sampling period length allowed in the field, we measured thaw depth two times in 2017, four times in 2018 and six times in 2019, from early June to mid-August. At each visit, we measured thaw depth at two to four locations in each subplot depending upon the year. Soil volumetric water content (SWC) was measured one, three and four times in 2017, 2018 and 2019, respectively. In 2017 and 2018, we measured SWC at three and four locations per subplot using a WET-2 WET sensor coupled to a HH2 moisture meter (Delta T Devices Ltd), respectively. In 2019, SWC was measured at a unique location, using an Hydraprobe (Stevens). To ensure compatibility of the

results, we used raw permittivity (ϵ) of both machine and converted it back to SWC using default HH2 calibration such as $SWC = \sqrt{(\sqrt{\epsilon} - 1.6)/8.4}$. Each subplot within a block was measured within 2 h on the same day, and measurements taken in a subplot were averaged to give a value per subplot per date.

Distance between surface and water table

Distance between soil surface and water table was measured four times in each subplot during the 2019 growing season. About 8.25 cm diameter and 1 m deep holes were drilled in each plot early in June 2019. At each subplot visit, the distance was measured in cm using a graduated probe. If there was no liquid water, the distance between surface and ice was used.

Albedo

We measured repeatedly incident and reflected radiations during the 2018 (three times) and 2019 (four times) summers using a radiometer (SKR 1850/S light sensor, coupled to a SpectroSense2+ logger, Skye). Measurements were made around four wavelengths: blue (466 ± 19 nm), green (556 ± 22 nm), red (644 ± 51 nm) and Near Infra-Red (NIR, 860 ± 37 nm). Incident radiations were captured with a cosine-corrected sensor. Sensors were placed on a handheld pole keeping the reflected light sensor 150 cm above the soil surface, representing a 0.35m^2 surface of measurement for reflected radiation. We measured radiations at four (2018) or two (2019) different locations within each subplot and averaged them per subplot per date. Horizontality of sensors was checked with a level. We calibrated reflectance (the ratio between incident and reflected radiations) per band against six Spectralon® standards of known reflectance (2%, 5%, 10%, 20%, 40% and 50% reflectance). We then computed albedo using the *albedo* function in the *microclima* R package (Maclean *et al.*, 2019), weighting corrected reflectance of each band by its relative energy contribution along all the measured bands. Each treatment of a block was measured during a 1 h interval.

Soil physical properties

Soil cores (10 cm x 10 cm) were harvested in each subplot at the beginning of August 2019 (except for one lost sample in one grazed control). Soil was sampled down to approximately 20 cm. After bringing refrigerated samples to the University of Quebec at Trois-Rivières, thermal conductivity was measured at 5, 10 and 15 cm (when possible) using a TP08 non-steady-state probe (Hukseflux), inserted into a copper made insertion guide, coupled to a Campbell CR1000 datalogger (Appendix B). Valid measurements (as defined in appendix B) were averaged to obtain a mean value per sample per depth.

After thermal conductivity measurements, soil samples were photographed and separated by visually homogeneous horizons. For each horizon, we determined the organic matter content as the Loss-On-Ignition (LOI, $\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$), calculated using the dry weight (W_d) and the burned weight (W_b) as $(W_d - W_b)/W_d$. Soil LOI is linearly related to soil C content in highly organic peat (Bhatti & Bauer, 2002; Klingenfuß *et al.*, 2014). We then computed dry density and porosity using the equations and the compiled values in Balland and Arp (2005, details in appendix B). These three variables link the biological processes driving SOM accumulation to the thermal conductivity of soil. For example, we expect less decomposed SOM to form a soil less dense and more porous, than in case of more decomposed SOM. This high soil porosity could lead to low conductivity if pores are filled with air, or to high conductivity if pores are filled with water.

Data analysis

Statistical analysis

We used linear mixed effect models and generalized additive mixed models (GAMMs) to estimate interactive effects of fertilization and grazing. Each model contained discrete fertilization treatments (with levels Control, Low N, High P, High N, High N+P), grazing status and the interaction between fertilization and grazing as fixed effects. Details of models' structure and transformation are presented in Table 1.

Following Amrhein *et al.* (2019), we avoided discrete thinking by not choosing a *p-value* threshold guiding statistical inference. Instead, we highlighted a statistically supported effect by analysing both the *p-value* of the factor continuously and considering the magnitude and 95 % confidence interval of the post-hoc differences between the control and other experimental treatments.

All statistical analyses were calculated with R 4.0.3 (R Core Team, 2020). Mixed effects models were fitted using the *lme4* package (Bates *et al.*, 2014) and inferences were made using functions in *lmerTest* (Kuznetsova *et al.*, 2017). GAMMs were fitted using the *gam* function and in the *mgcv* package (Wood, 2011), random effects being represented as penalized regression terms. Treatment marginal means and inferences about contrasts were estimated using the *emmeans* package (Lenth, 2021).

Table 1 : Description of data, model structure and transformation (Transf.) for each variable analysed in this study. Transformations were selected to ensure normality of residuals. Each model contained fertilization (F, five levels), grazing (G) status and their interaction as fixed effects. Random effects structure was determined following Gumpertz and Brownie (1992).

| Variable | Transf. | Measurements | Fixed effects | Random effects |
|-----------------------------|----------------------------|---|--|--|
| Vascular plant biomass | <i>none</i> | Unique value per subplot | Block | Plot |
| Leaf area index | | (2018) | | |
| Bryophyte biomass | <i>logit</i> <i>log</i> | $n = 40$ | | |
| Dead vascular plant biomass | <i>log</i> | | | |
| Soil Loss-on-Ignition | <i>logit</i> <i>log</i> | Unique value for each horizon of each subplot, | Block | Plot Subplot |
| Soil dry density | <i>logit</i> | weighted by the relative thickness of the horizon (2019) | | Third order cubic spline along depth for each F x G level (GAMM) |
| Soil porosity | | $n = 39 \times \text{number of horizons in each soil column}$ | | |
| Soil thermal conductivity | <i>log</i> | Mean value at 5 and 10 cm | Block Depth (two levels) Depth x | Plot Subplot |

| | | | | |
|-------------------------------|--------------|---------------------------------|----------------------|-------------|
| | | depth for each subplot (2019) | Fertilization | |
| | | $n = 39 \times 2$ | Depth x Grazing | |
| | | <i>depths</i> | Depth x F x G | |
| Water table depth | none | Mean value per subplot (2019) | Block | Plot |
| | | $n = 40$ | | |
| Albedo | <i>logit</i> | Mean value per subplot per year | Block | Plot |
| Soil Volumetric Water Content | none | (2017, 2018, 2019) | Year | Subplot |
| Thaw depth | none | | Year x Block | Year x Plot |
| | | $n = 40 \times 3$ | Year x Fertilization | |
| | | <i>years</i> | Year x Grazing | |
| | | | Year x F x G | |

Numerical modelling

We used a numerical heat transfer model with phase change to disentangle the effect of changes in surface and soil properties on active layer thaw. Using marginal means of soil parameters of the grazed and ungrazed Control and High N+P treatments, we examined what part of the observed variation in thaw depth may be attributed to change in soil properties. We explored two scenarios: the “Soil scenario” reproduced the differences among treatments in term of soil properties only, with fixed albedo. The “Soil+Albedo scenario” implemented the observed differences in both soil properties and albedo. Developing a complete radiative and land-surface modelling was beyond the scope of the study, so we evaluated the impact of surface properties by interpreting the difference between observed and modelled thaw depth.

Preliminary results showed that thaw depth was insensitive to variation in snow depth or depth hoar formation during the five year of the modelling experiment, max snow depth ranging from 0.10 to 0.36 m. We thus used the observed snow depth with similar snow properties for all scenario and treatments. Complete model specification is available in Appendix C and Chen *et al.* (2021).

Results

Fertilization increased vascular plant biomass, but grazing had no effect (Table 2, Fig. S1), whereas neither fertilization nor grazing impacted bryophyte biomass (Table 2, Fig. S2). Vascular plant biomass of High N+P plots was 318% higher than biomass of Control plots [mean effect (95% confidence interval, ci): 69.8 (45.0;94.6) $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$].

Surface properties

Fertilization increased green Leaf Area Index (LAI), but grazing had no effect (Fig. 1b, Table 2), whereas grazing reduced dead vascular plant biomass with little effect of fertilization (Fig. 1c, Table 2). LAI of High N+P plots was 345% higher than LAI of Control plots [mean effect (95% ci): 0.54 (0.34;0.73) $\text{m}^2\cdot\text{m}^{-2}$]. Grazed subplots had a dead vascular plant biomass 60.0% lower than ungrazed subplots [mean effect (95% ci): -15.6 (-7.69;-23.4) $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$].

Fertilization increased surface albedo whereas grazing decreased it (Fig. 1a, Table 3). For example, albedo of High N+P plots was higher by 79% [mean effect (95% ci): 0.05 (0.03;0.08)] than albedo of Control plots. Grazed subplots had a 25% lower albedo [mean effect (95% ci): 0.03 (0.02;0.03)] than ungrazed ones. Grazing effect was slightly reduced in more fertilized plots. For example, grazed Control had a 32% lower albedo than the respective ungrazed subplots [mean effect (95% ci): -0.03 (-0.02;-0.04)] whereas ungrazed High N+P had a 10.8% lower albedo than High N+P ungrazed subplots [mean effect (95% ci): -0.02 (-0.03;0.01)].

Table 2: Results of the linear mixed models and generalized additive mixed models fitted to estimate the impact of fertilization (F) and goose grazing (G) on Leaf Area Index (LAI); dead vascular plant biomass; bryophyte biomass; soil Loss-on-Ignition, dry bulk density and porosity; distance between soil surface and water table and soil thermal conductivity in wetlands of Bylot Island, Nunavut, Canada.

| | Fertilization | | | Grazing | | | Block | | | F×G | | |
|---------------------------|---------------|----------|----------|-----------|----------|----------|-----------|----------|----------|-----------|----------|----------|
| | <i>df</i> | <i>F</i> | <i>P</i> | <i>df</i> | <i>F</i> | <i>P</i> | <i>df</i> | <i>F</i> | <i>P</i> | <i>df</i> | <i>F</i> | <i>P</i> |
| Vascular biomass | 4,23 | 30.2 | <0.001 | 1,23 | 0.273 | 0.606 | 3,23 | 7.12 | 0.002 | 4,23 | 1.25 | 0.317 |
| Bryophyte biomass | 4,10 | 1.15 | 0.388 | 1,13 | 0.03 | 0.858 | 3,10 | 8.35 | 0.005 | 4,13 | 2.82 | 0.069 |
| Leaf Area Index | 4,10 | 12.7 | 0.001 | 1,13 | 0.01 | 0.912 | 3,10 | 1.47 | 0.230 | 4,13 | 1.7 | 0.268 |
| Dead vascular biomass | 4,12 | 3.17 | 0.054 | 1,15 | 29.0 | <0.001 | 3,12 | 2.63 | 0.098 | 4,15 | 0.97 | 0.455 |
| Soil Loss-On-Ignition | 4,145 | 10.2 | <0.001 | 1,145 | 1.05 | 0.307 | 3,145 | 70.4 | <0.001 | 4,145 | 2.49 | 0.046 |
| Soil dry density | 4,139 | 6.66 | <0.001 | 1,139 | 1.62 | 0.206 | 3,139 | 24.8 | <0.001 | 4,139 | 1.82 | 0.128 |
| Soil Porosity | 4,137 | 5.16 | 0.001 | 1,137 | 1.41 | 0.238 | 3,137 | 18.2 | <0.001 | 4,137 | 1.5 | 0.218 |
| Distance to water table | 4,27 | 10.7 | <0.001 | 1,27 | 11.9 | 0.002 | 3,27 | 7.84 | 0.001 | 4,27 | 0.40 | 0.810 |
| Soil thermal conductivity | 4,24 | 2.88 | 0.044 | 1,24 | 11.7 | 0.002 | 3,24 | 1.42 | 0.262 | 4,24 | 1.00 | 0.432 |

Figure 1: Effect of fertilization treatments and goose grazing on a) albedo, b) green leaf area index (LAI) and c) dead vascular plant biomass in wetlands of Bylot Island, Nunavut, Canada. Colored points are measured values. Plain and open symbols represent ungrazed and grazed treatments, respectively. Colored circles and squares represent measurements made in 2018 and 2019, respectively. Black points represent each treatment marginal mean, and the line the 95% confidence interval.

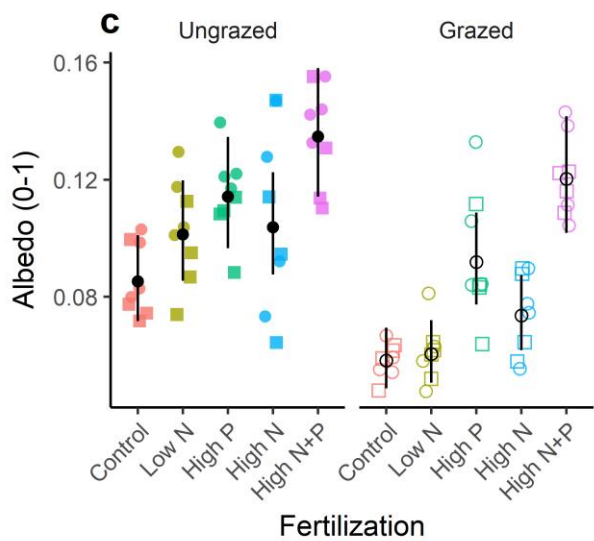
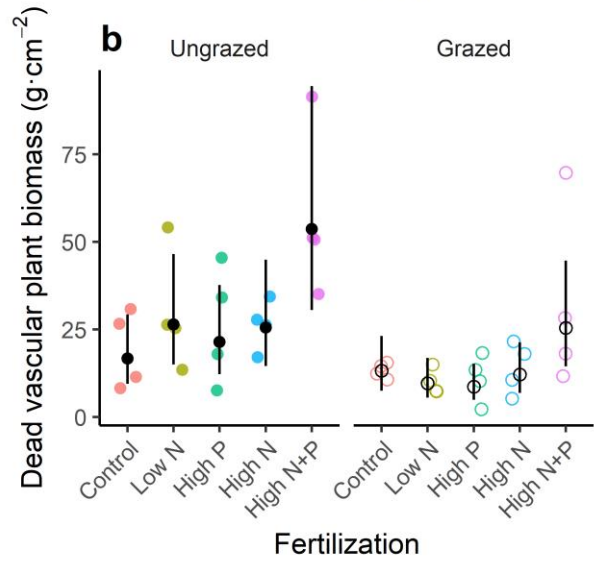
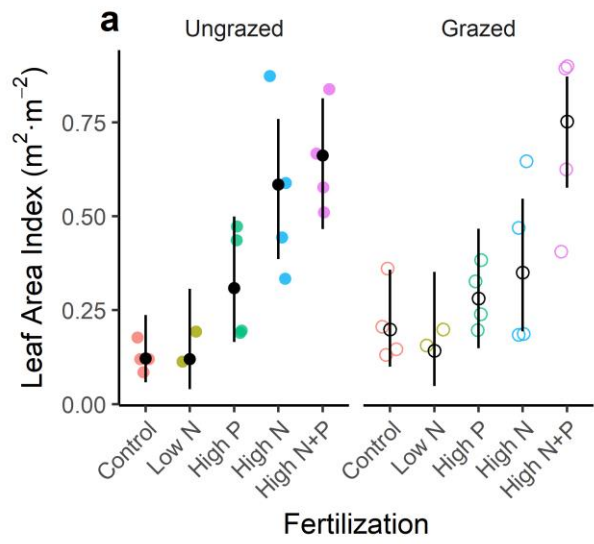


Table 3: Results of the linear mixed models fitted to estimate the impact of fertilization and grazing on albedo; topsoil volumetric water content (0-5cm depth, SWC) and thaw depth in wetlands of Bylot Island, Nunavut, Canada.

| | Albedo | | | SWC | | | Thaw depth | | |
|---------------|---------------|----------|----------|------------|----------|----------|-------------------|----------|----------|
| | <i>df</i> | <i>F</i> | <i>P</i> | <i>df</i> | <i>F</i> | <i>P</i> | <i>df</i> | <i>F</i> | <i>P</i> |
| Fertilization | 4,12 | 10.7 | 0.001 | 4,11 | 4.91 | 0.015 | 4,12 | 1.87 | 0.180 |
| Grazing | 1,14 | 79.4 | <0.001 | 1,15 | 22.9 | 0.001 | 1,15 | 9.70 | 0.007 |
| FxG | 4,14 | 3.65 | 0.029 | 4,15 | 2.06 | 0.138 | 4,15 | 0.65 | 0.633 |
| Block | 3,12 | 0.81 | 0.510 | 3,11 | 0.93 | 0.456 | 3,12 | 1.12 | 0.380 |
| Year | 1,12 | 12.8 | 0.004 | 2,24 | 15.2 | <0.001 | 2,23 | 35.8 | <0.001 |
| YxB | 3,12 | 0.87 | 0.482 | 6,24 | 2.09 | 0.092 | 6,23 | 1.47 | 0.233 |
| YxF | 4,12 | 0.90 | 0.496 | 8,24 | 0.61 | 0.765 | 8,23 | 0.75 | 0.648 |
| YxG | 1,15 | 2.87 | 0.111 | 2,30 | 1.72 | 0.197 | 2,29 | 0.66 | 0.524 |
| YxFxG | 4,15 | 0.31 | 0.865 | 8,30 | 0.49 | 0.852 | 8,29 | 0.47 | 0.868 |

Soil organic matter accumulation and properties

By adding new barely decomposed organic horizons at the top of the soil column (Fig. S3, S4), fertilization increased the distance between the surface and the water table, whereas grazing decreased it (Fig. 2, Table 2). For example, the land surface was 486% further from the water table in High N+P plots than in Control plots [mean effect (95% ci): 7.16 (3.99;10.3) cm]. On average, the surface of grazed subplots was 50% closer to the water table than the surface of ungrazed ones [mean effect (95% ci): -2.62 (-1.05;-4.2) cm].

Fertilization favored dry topsoil conditions (Fig. 3a, Table 3, topsoil referring approximately to the shallowest 5 cm of the soil column), creating soil characterized by low dry bulk density, high LOI and high porosity (Table 3, Fig. S4-6) whereas grazing maintained the soil wetter (Fig. 3a, Table 3). For example, SWC was 37% lower in the High N+P plots than in the Control [mean effect (95% ci): -0.31 (-0.52;-0.1) m³·m⁻³], whereas it was 20% higher in grazed subplots than in ungrazed ones [mean effect (95% ci): 0.1 (0.07;0.19) m³·m⁻³].

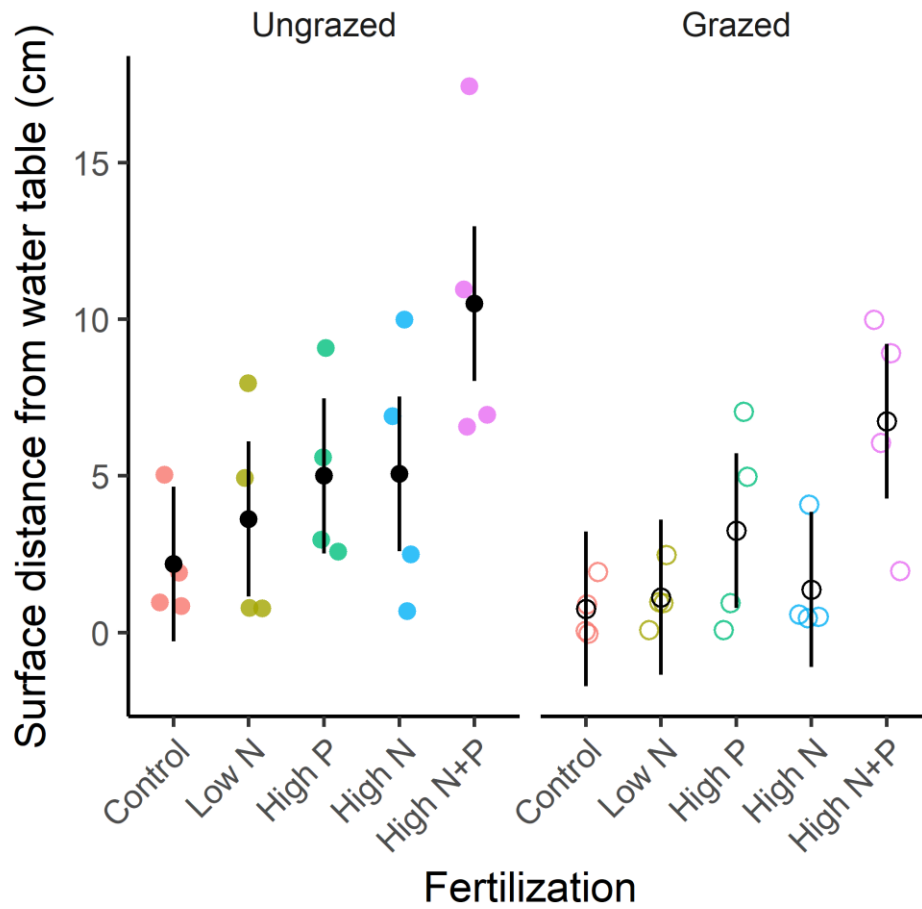


Figure 2: Effect of fertilization and grazing treatments on distance between soil surface and the water table in wetlands of Bylot Island, Nunavut, Canada. Colored points are measured values. Plain and open symbols represent ungrazed and grazed treatments, respectively. Black points represent each treatment marginal mean, and the line the 95% confidence interval.

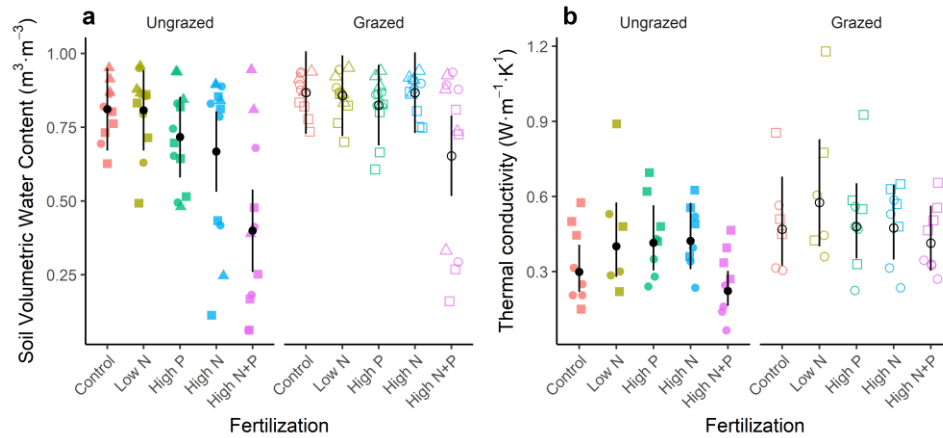


Figure 3: Effect of fertilization and grazing treatments on a) topsoil volumetric water content and b) soil thermal conductivity in wetlands of Bylot Island, Nunavut, Canada. Colored points are measured values. In panel a), colored triangles, circles and squares represent measurements made in 2017, 2018 and 2019, respectively. In panel b), colored circles and squares represent measurements made at 5 and 10 cm depth, respectively. Black points represent each treatment marginal mean, and the line the 95% confidence interval.

Grazing increased thermal conductivity (Table 2, Fig. 3b), whereas the fertilization effect was weak and too uncertain to be interpreted [e.g., High N+P – Control = -0.05 ($-0.22;0.11$) $W \cdot m^{-1} \cdot K^{-1}$, mean (95% ci)]. Grazed subplots had a thermal conductivity 38% higher than ungrazed ones [mean effect (95% ci): 0.131 ($0.03;0.22$) $W \cdot m^{-1} \cdot K^{-1}$]. Thermal conductivity increased with depth (p -value < 0.001, Fig. S7). The higher thermal conductivity in grazed treatment was caused by the higher SWC in these subplots. Adding SWC as a covariate in the linear mixed model predicting thermal conductivity canceled the effect of grazing (Fertilization: p -value = 0.510; Grazing: p -value = 0.730, Fig. S8). Computed frozen thermal conductivity showed a similar pattern, with soil of High N+P being less conductive than soil of Control plots and the soil of grazed subplots being more conductive than the soil of ungrazed subplots (Appendix C, table C6).

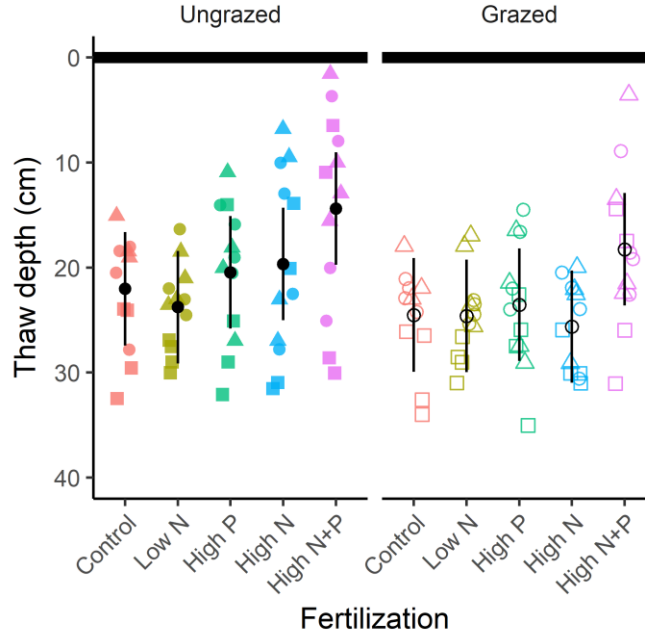


Figure 4: Effect of fertilization and grazing treatments on thaw depth. Colored points are measured values in wetlands of Bylot Island, Nunavut, Canada. Black horizontal line represents soil surface. Plain and open symbols represent ungrazed and grazed treatments, respectively. Colored triangles, circles and squares represent measurements made in 2017, 2018 and 2019, respectively. Black points represent each treatment marginal mean, and the line the 95% confidence interval. Note the inverted y-axis, zero representing soil surface.

Thaw depth

Grazing increased thaw depth, with strong variations of average thaw depth among years (Tab. 3, Fig. 4). Grazed subplots had a 16% lower thaw depth than ungrazed ones [mean effect (95% ci): 3.25 (1.10;5.40) cm].

Modelling of thaw depth dynamics supported the effect of grazing on thaw depth (Fig. 5), mainly driven by an increase of topsoil thermal conductivity (“Soil” scenario in Fig. 5a). Increasing albedo from 0.06 (grazed Control) to 0.14 (ungrazed High N+P) had a negligible effect on thaw depth (“Soil + Albedo” scenario in Fig. 5a). Modelling results suggested an interaction between fertilization and grazing, grazing effect being greater in the High N+P treatment than in the Control (Fig. 5a, b). Maximum difference among treatments arose at the end of the thawing season (beginning of September),

suggesting that empirical results based on measured July thaw depth are conservative (Fig. 5b).

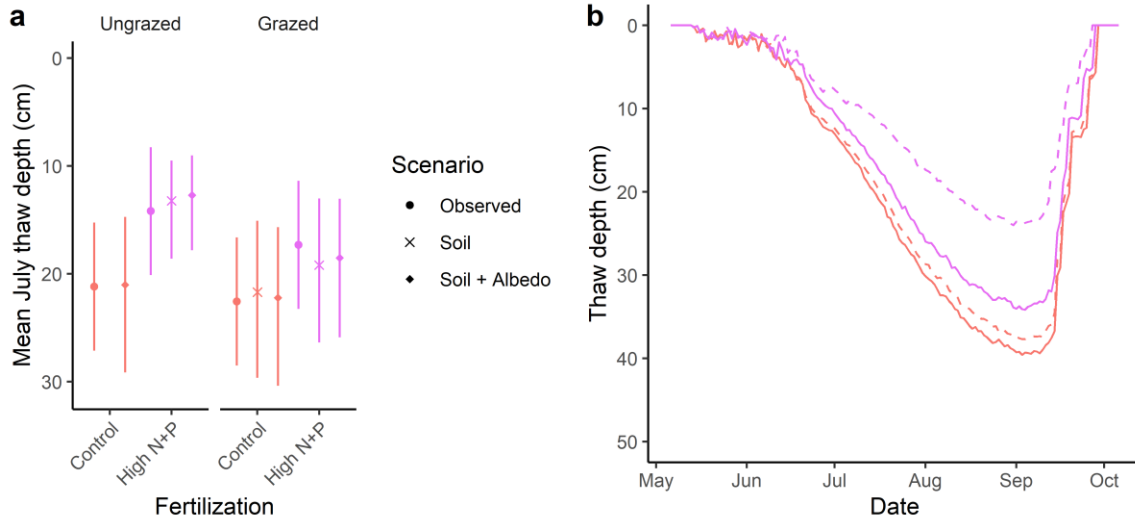


Figure 5: Modelled effect of fertilization and grazing on thaw depth. a) observed and modeled mean July thaw depth in 2018, and b) modelled dynamic of thaw depth along the thawing season in the “Soil + Albedo” scenario, averaged over all the modelling years. Only differences in soil properties among treatments were implemented in the “Soil scenario”, whereas the “Soil + Albedo” scenario implemented both differences in soil properties and albedo. “Soil” scenario is absent from the ungrazed Control, as it represents the reference from which parameters are modified. Red and purple colors represent Control and High N+P treatments, respectively. Plain and dashed lines represent grazed and ungrazed situations, respectively. Note the reversed y-axis.

Discussion

Our results reveal that both N and P availability and grazing impact active layer and permafrost dynamics in High Arctic polygonal wetlands. Fertilization increased live vascular plant cover and albedo, decreasing the radiative energy entering the plant-soil system. Therefore, enhanced herbaceous tundra growth following higher nutrient availability may attenuate the increase of surface temperature due to global warming. Fertilization also increased SOM accumulation at the top of the soil column, changing soil physical structure and composition and increasing permafrost aggradation rate. This suggests that increased topsoil nutrient availability speeds up upward permafrost development rate. Goose grazing reduced albedo and dead vascular plant biomass, increasing the energy entering the plant-soil system. In addition,

grazing reduced SOM accumulation and soil thermal conductivity, deepening the active layer. These last results point toward a novel and important perspective, which suggests that grazers may limit syngenetic permafrost development.

The decrease in thaw depth and SWC accelerated the transition from *Cyperaceae* to grasses following increased topsoil nutrient availability whereas grazing slowed down such changes and maintained species preferred by geese. Increased topsoil nutrient availability may limit the availability of nutrient at depth by limiting thaw depth. Therefore, reduction of thaw depth may cause a negative feedback disadvantaging the growth of deep-rooting plants, such as plants from the *Cyperaceae* family (Wang *et al.*, 2017). Favored *Poaceae* growth (Wang *et al.*, 2017), soil drying, and shallower thaw depth may all concur to the competitive exclusion of sedges (*Carex aquatilis*) and cotton grasses (*Eriophorum spp.*) in case of increased subsurface nutrient availability (as shown by Gignac *et al.*, 2022 and Nishizawa *et al.*, 2021 in the present experiment). Conversely, goose grazing increases topsoil water content and deepens thaw depth. Thus, grazing indirectly favor the growth of plants preferred by geese, such as *Eriophorum scheuzeri* (as shown by Nishizawa *et al.*, 2021 in the present experiment). This suggests that geese can concur to maintain polygonal wetlands in a state favorable for their feeding, despite marked increase in nutrient availability.

Surface properties

As expected in H1, fertilization increased live LAI due to an increase in primary production (the impact of fertilization on live biomass is discussed in Gignac *et al.*, 2022), whereas grazing diminished dead biomass, probably decreasing and increasing the quantity of shortwave radiations reaching the soil surface, respectively. Similar to our results, Prager *et al.* (2017) found that fertilization increased LAI in a moist acidic tundra. Grazing did not impact vascular plant biomass nor LAI. Because grazed subplots were protected during the sampling year, we measured undisturbed growth from the below-ground parts. Therefore, vascular plant communities seem to be resilient to long-term grazing, which is coherent with the demonstrated regrowth ability

of dominant grasses (Mattheis & Tieszen 1976, Bakker & Loonen 1998) and sedges (Archer & Tieszen 1983, Raillard & Svodoba 1999) in Arctic wetlands (Beaulieu *et al.*, 1996).

A sensitivity analysis considering multiple parameters of tundra surface energy budget (Beringer *et al.*, 2002) showed LAI having a non-linear impact on ground heat flux, with greatest reduction when LAI was around one. Measured live LAI was lower than one, but total cover including dead biomass should reach this threshold. Similarly, Juszak *et al.* (2016, 2017) described sedge dominated tundra with a total LAI of 1.4, dead vascular leaves representing half of the total leaf area. Therefore, both live and dead leaf area index influence tundra radiation budget. Overall, our results suggest that nutrient availability may decrease and grazing increase transmission of radiation to the ground in herbaceous tundra.

As expected in H1, fertilization increased surface albedo, whereas grazing decreased it. Higher albedo resulted from greater LAI (Juszak *et al.*, 2014) and light-colored litter cover (Juszak *et al.*, 2017), but also possibly from the lower moss water content in the more fertilized plots (Kim & Verma, 1996). The switch from dark mosses (*Drepanocladus spp.* being dominant in Control plots) to light green mosses (*Aulacomnium spp.* being dominant in N+P plots, Gignac *et al.*, 2022) may also have contributed to increase albedo. Conversely, grazing reduced albedo mostly by increasing topsoil water content and reducing light-colored dead vascular plant biomass accumulation. Our results clearly show N and P availability and grazing respectively increase and decrease summer albedo in a High Arctic system even without deciduous shrubs, which had not yet invaded our experimental plots after 16 years. However, surface albedo may not be the most determinant parameter for ground heat flux and active layer thaw, as higher transmission of shortwave radiations through the canopy to the ground may counteract an increase in albedo (Blok *et al.*, 2010). Modelling experiment suggested a negligible effect of albedo on thaw depth.

Even if our results suggested diminished shortwave radiation input to the ground in response to fertilization, the consequences for net radiation budget

and ground heat flux are hard to estimate. Cooler vegetation and soil surface may emit less longwave radiations than warmer vegetation and soil, leading to similar budget even with differences in net shortwave input (Juszek *et al.*, 2016).

The observed change in vegetation and SWC may have impacted heat flux partitioning. Eugster *et al.* (2005) reported that tundra with lower LAI has a smoother surface (lower roughness length) than tundra with higher LAI, but it did not impact latent and sensible heat fluxes. Increased LAI may increase latent heat flux (McFadden *et al.*, 1998), but surface drying following fertilization and protection from grazing likely resulted in lower evaporation (Liljedhal *et al.*, 2011). It is however uncertain whether a change in surface resistance at this scale would impact the soil heat flux, or if latent and sensible heat fluxes would change at the expense of one another (McFadden *et al.*, 1998).

Organic matter accumulation

As expected in H2, fertilization increased SOM accumulation at the top of the soil column, whereas grazing decreased it. SOM accumulation followed a substantial increase in vascular plant primary productivity in fertilized treatments, especially when N and P were added together (Gignac *et al.*, 2022). Topsoil SOM accumulation after long-term fertilization has been measured by Mack *et al.* (2004) in a moist acidic Arctic tundra, but the effect is not general (see *e.g.*, Koyama *et al.*, 2013 and Yläne *et al.* 2020). The impact of goose grazing and grubbing on soil OM is not clear either, with both negative (*e.g.*, Sjögersten *et al.*, 2012; van der Wal *et al.*, 2007) and null effects (*e.g.*, Speed *et al.*, 2010) being reported in similar systems.

Because fertilization increased surface aggradation without impacting thaw depth, it implies permafrost table shall have migrated upward at a greater rate in fertilized plots than in control ones. Considering the historical aggradation rate of $0.7 \text{ mm}\cdot\text{year}^{-1}$ measured at our study site (Fortier *et al.*, 2006), the surface of Control plots should have risen by approximately 11 mm in 16 years. Assuming that the water table is homogeneous in a polygon, we consider that a higher distance between the soil surface and the water table

implies higher surface aggradation. Therefore, the surface of High N+P plots had on average risen 72 mm above the surface of Control plots (Fig. S9). Fertilization had thus multiplied the aggradation rate by up to seven times relative to the historical rate ($5 \text{ mm}\cdot\text{year}^{-1}$ in the High N+P plots). However, grazing slowed down surface aggradation, grazed subplots being on average 26 mm closer to the water table than ungrazed ones. Therefore, grazing limited the uplifting related to fertilization, surface of grazed High N+P plots having risen by approximately 57 mm only during the 16 years of the experiment (for an aggradation rate of $3.6 \text{ mm}\cdot\text{year}^{-1}$). These results point toward an important role of grazers in limiting both polygon development and permafrost carbon storage in productive polygonal tundra, especially in presence of increased nutrient availability.

Soil thermal properties

SOM accumulation and disconnection from the water table decreased topsoil thermal conductivity. SWC is known to be an important factor controlling thermal conductivity in Arctic soils (Hinzman *et al.*, 1991), a wetter organic soil often leading to higher ground heat flux and deeper thaw depth (see *e.g.*, Liljedahl *et al.*, 2011, Juszak *et al.*, 2016). However, Eugster *et al.* (2005) noted a covariation between heat capacity and thermal conductivity in moist acidic and non-acidic Arctic tundra, high soil temperature being associated with low soil heat flux. Similarly, McFadden *et al.* (1998) noted that the energy stored in soil water was released at night, countering higher midday soil thermal conductivity in wet Arctic tundra.

Our results suggested SOM content and porosity alone had little impact on thermal conductivity. SOM content has been recognized as an important driver of thermal diffusivity and active layer thickness across the Arctic (Zhu *et al.*, 2019). Because the present experiment took place at the top of an accumulation of approximately three meters of a mix of peat and loess (Fortier *et al.* 2006) with already high OM content and high porosity ($0.20 \text{ g}\cdot\text{g}^{-1}$ and $0.8 \text{ cm}^3\cdot\text{cm}^{-3}$ on average at the bottom of the sampled soil column), fertilization caused little contrast.

Transportation may have partly dried samples prior to measurements, causing a decrease in thermal conductivity. Yet, since we would expect the decrease in SWC and thermal conductivity to be greater in wet samples than in already dry soils, the differences in thermal conductivity may have been reduced by transport, implying that our results are conservative. Because thermal conductivity computation based on soil LOI and field SWC measurements led to qualitatively similar conclusions, and because the modeling experiment reproduced observed thaw depth well, we consider our conclusion to be robust to sample disturbance.

Thaw depth

As hypothesized in H3, grazing increased thaw depth, but contrary to our expectation, fertilization did not impact it. The effect of grazing on thaw depth has been little explored in the literature. Grazing by Muskox has been shown to both decrease (Falk *et al.*, 2015) and increase (Mosbacher *et al.*, 2019) thaw depth in Northeastern Greenland, depending upon the year of measurement. The conservative 3.3 cm average difference we observed between grazed and ungrazed subplots is comparable to what has been measured in several fertilization (6 cm on average in Gough *et al.*, 2016; 4 cm on average in Wang *et al.*, 2017) and surface warming experiments (3 cm on average in Natali *et al.*, 2011; higher thaw rate in Leffler *et al.*, 2016; not supported statistically in Hollister *et al.*, 2006 and Voigt *et al.*, 2017). Grazing thus restricted permafrost development by limiting surface aggradation and deepening the active layer. Considering the 3.3 cm increase in active layer depth, grazing reduced permafrost aggradation rate to 1.5 mm·year⁻¹ in grazed High N+P subplots compared to 5 mm·year⁻¹ without grazing.

Modelling results suggested the decrease of thermal conductivity following fertilization made thaw depth shallower, whereas grazing deepened thaw depth by increasing topsoil thermal conductivity. Thaw depth showed little sensitivity to a decrease of incoming radiation following a more reflective vegetation (similar to Juszak *et al.*, 2016). Previous studies showed that topsoil water content tends to increase thaw depth, especially if deep water and ice content remains constant (Kwon *et al.*, 2016; Clayton *et al.*, 2021).

Fertilization effect on thaw depth and the interaction between fertilization and grazing was not supported by our statistical analysis. This may be because of low statistical power, and because plot positioning in the polygon was masking the effect of fertilization, thaw depth being lower in plots close to rims and higher in plots in the vicinity of a water body. Fertilization effects inferred from modelling results were robust to such spatial noise because they represent the addition of a dry organic layer at the top of the soil column, maintain deep soil water and ice content constant and assume no lateral energy transfer.

Habitat type deserves consideration when prospecting the effect of increased nutrients availability and varying herbivore population on Arctic ecosystems. We are not aware of studies measuring thaw depth in response to these factors in mesic uplands (e.g. tundra heath and shrub tundra), such as the ones surrounding the studied wetland area. This lack in literature may be related with the physical difficulty encountered with thaw depth measurements in rocky soils (Gough *et al.*, 2016). In such mesic uplands, vascular plant biomass also increases following fertilization (e.g., Grellman, 2002; van Wijk *et al.*, 2004). However, it is uncertain if greater primary productivity would lead to aggradation and drying of the surface (Ola *et al.*, 2022). Uplands are often well drained and characterized by epigenetic permafrost, in which case permafrost does not form by the aggradation of the base of the active layer (French, 2017). Finally, uplands are less intensively grazed by geese compared with wetlands (Hughes *et al.*, 2014), with a presumably lower impact of grazing on permafrost dynamic.

Conclusion

We showed in this study that increase of tundra nutrient availability and grazing can create feedback to the active layer dynamic of High Arctic herbaceous tundra. Fertilization caused OM accumulation at the surface, increasing permafrost aggradation rate, suggesting that the growth of vegetation resulting from higher nutrient mineralization may hinder the degradation of permafrost caused by global warming in herbaceous polygonal tundra. Grazing reduced surface aggradation and deepened the active layer, primarily because

of increased topsoil water content. Grazers seem therefore to be a major determinant of the future of permafrost in herbaceous polygonal wetlands, especially while nutrient availability increases in this system. Therefore, population management and resource availability in the south, which can cause strong increase in herbivorous populations migrating to the Arctic in summer (Lefebvre *et al.*, 2017), may indirectly slow down permafrost development in the North. However, the net effect of grazing on polygonal wetlands carbon budget remains unclear, as water saturation of the shallowest soil horizons may limit decomposition (Boye *et al.*, 2017) and concurs to SOM accumulation in Arctic peatlands (Grosse *et al.*, 2011). Overall, our results point toward the importance of understanding impact of biotic drivers when examining potential consequences of climate change on the permafrost of High-Arctic wetlands.

Acknowledgement

We are grateful to the many people who permit the access to the Sirmilik National Park and the long-term ecological monitoring on Bylot Island, including the Mittimatalik community and Parks Canada's staff, with a special thanks to Maryse Mahy. We thank Riika Rinnan and two anonymous reviewers for having contributed to improve the quality and clarity of the paper. This study was supported by the Fonds de Recherche du Québec-Nature et technologies (FRQNT-2018-PR- 208107), the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (Discovery program), the Network of Centers of Excellence of Canada Arctic Net Northern Scientific Training Program (Polar Knowledge), Université Laval and Université du Québec à Trois-Rivières with the UQTR Chair in Functional Arctic Ecology (2019-2022), the RIVE research center and GRBV research group. Logistical support for fieldwork was provided and organized by the Polar Continental Shelf Program (Natural Resources Canada) and the Centre d'Études Nordiques (CEN) with a special thanks to M.-C. Cadieux and C. Boismenu.

Conflicts of interest

The authors have no conflicts of interest.

Author contributions

Lucas Deschamps conceptualized the study; realized field, soil and vascular plant measurements; compiled data; designed and realized statistical analysis; designed modeling experiment; wrote the manuscript.

Vincent Maire conceptualized and funded the study; organized and realized field sampling; revised the manuscript at all stages.

Lin Chen designed and realized modeling experiments; revised the final version of the manuscript.

Daniel Fortier conceptualized the study; revised modeling parameters; revised the final version of the manuscript.

Gilles Gauthier initiated and maintained the experiment; funded the study; revised the manuscript at multiple stages.

Amélie Morneault realized field and bryophyte measurements; revised the final version of the manuscript.

Elizabeth Hardy-Lachance realized field measurements; revised the final version of the manuscript.

Isabelle Dalcher-Gosselin realized field measurements; revised the final version of the manuscript.

François Tanguay realized field measurements; revised the final version of the manuscript.

Charles Gignac realized field and dead biomass measurements; revised the final version of the manuscript.

Jeffrey McKenzie conceptualized numerical code with Lin Chen; revised the final version of the manuscript.

Line Rochefort initiated the experiment; funded the study; revised the final version of the manuscript.

Esther Lévesque maintained the experiment; conceptualized and funded the study; organized field sampling; revised the manuscript at all stages.

Data availability

Data and codes will be available as a Figshare repository at the publication of the manuscript.

References

- Amrhein, V., Greenland, S., & McShane, B. (2019). Scientists rise up against statistical significance. *Nature*, 567, 305–307.
<https://doi.org/10.1038/d41586-019-00857-9>
- Archer, S., & Tieszen, L. L. (1983). Effects of simulated grazing on foliage and root production and biomass allocation in an arctic tundra sedge (*Eriophorum vaginatum*). *Oecologia*, 58, 92–102.
<https://doi.org/10.1007/BF00384547>
- Bakker, C., & Loonen, M. J. J. E. (1998). The Influence of Goose Grazing on the Growth of *Poa arctica* : Overestimation of Overcompensation. *Oikos*, 82(3), 459–466. <https://doi.org/10.2307/3546367>
- Balland, V., & Arp, P. A. (2005). Modeling soil thermal conductivities over a wide range of conditions. *Journal of Environmental Engineering and Science*, 4(6), 549–558. <https://doi.org/10.1139/s05-007>
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2014). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1–48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Beringer, J., McIlwaine, S., Lynch, A., Chapin, F., & Bonan, G. (2002). The use of a reduced form model to assess the sensitivity of a land surface model to biotic surface parameters. *Climate Dynamics*, 19(5–6), 455–466. <https://doi.org/10.1007/s00382-002-0237-9>
- Bernes, C., Bråthen, K. A., Forbes, B. C., Speed, J. D. M., & Moen, J. (2015). What are the impacts of reindeer/caribou (*Rangifer tarandus* L.) on arctic and alpine vegetation? A systematic review. *Environmental Evidence*, 4(1), 1–26. <https://doi.org/10.1186/s13750-014-0030-3>
- Beaulieu, J., Gauthier, G., & Rochefort, L. (1996). The growth response of graminoid plants to goose grazing in a High Arctic environment. *Journal of Ecology*, 905–914.
<https://doi.org/10.2307/2960561>
- Bhatti, J. S., & Bauer, I. E. (2002). Comparing loss-on-ignition with dry combustion as a method for determining carbon content in upland and lowland forest ecosystems. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 33(15–18), 3419–3430.
<https://doi.org/10.1081/CSS-120014535>

- Bliss, L. C., & Matveyeva, N. V. (1992). Circumpolar arctic vegetation. In F. S. Chapin III, R. L. Jefferies, J. F. Reynolds, G. R. Shaver, J. Svoboda, & E. W. Chu (Eds.), *Arctic ecosystems in a changing climate: an eco-physiological perspective* (Vol. 59, p. 89). Academic Press San Diego.
- 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. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.02110.x>
- Boye, K., Noël, V., Tfaily, M. M., Bone, S. E., Williams, K. H., Bargar, J. R., & Fendorf, S. (2017). Thermodynamically controlled preservation of organic carbon in floodplains. *Nature Geoscience*, 10 (6), 415–419. <https://doi.org/10.1038/ngeo2940>
- Chen, L., Voss, C. I., Fortier D., & McKenzie, J. M. (2021). Surface energy balance of sub-Arctic roads and highways in permafrost regions. *Permafrost and Periglacial Processes*, 32(4): 681-701. <https://doi.org/10.1002/ppp.2129>.
- Clayton, L. K., Schaefer, K., Battaglia, M. J., Bourgeau-Chavez, L., Chen, J., Chen, R. H., ... & Zhao, Y. (2021). Active layer thickness as a function of soil water content. *Environmental Research Letters*, 16(5), 055028.
- Eugster, W., McFadden, J. P., & Stuart Chapin, F. (2005). Differences in Surface Roughness, Energy, and CO₂ Fluxes in Two Moist Tundra Vegetation Types, Kuparuk Watershed, Alaska, U.S.A. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 37(1), 61–67. [https://doi.org/10.1657/1523-0430\(2005\)037\[0061:DIS-REA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1657/1523-0430(2005)037[0061:DIS-REA]2.0.CO;2)
- Falk, J. M., Schmidt, N. M., Christensen, T. R., & Ström, L. (2015). Large herbivore grazing affects the vegetation structure and greenhouse gas balance in a high arctic mire. *Environmental Research Letters*, 10(4). <https://doi.org/10.1088/1748-9326/10/4/045001>
- Fortier, D., Allard, M., & Pivot, F. (2006). A late-Holocene record of loess deposition in ice-wedge polygons reflecting wind activity and ground moisture conditions, Bylot Island, eastern Canadian Arctic. *Holocene*, 16 (5), 635–646. <https://doi.org/10.1191/0959683606h1960rp>
- French, H. M. (2017). *The Periglacial Environment*. John Wiley & Sons: Hoboken, NJ, USA. <https://doi.org/10.1002/9781119132820>

- Gauthier, G., Hughes, R. J., Reed, A., Beaulieu, J., & Rochefort, L. (1995). Effect of Grazing by Greater Snow Geese on the Production of Graminoids at an Arctic Site. *Journal of Ecology*, 83(4), 653–664. <https://doi.org/10.2307/2261633>
- Gauthier, G., Giroux J. F. & Rochefort., L. (2006). The impact of goose grazing on arctic and temperate wetlands. *Acta Zoologica Sinica*, 52(supplement):108-111.
- Gignac, C., Rochefort, L., Gauthier, G., Lévesque, E., Maire, V., Deschamps, L., Pouliot, R., & Marchand-Roy, M. (2022). N/P Addition Is More Likely Than N Addition Alone to Promote a Transition from Moss-Dominated to Graminoid-Dominated Tundra in the High-Arctic. *Atmosphere*, 13(5), 676. <https://doi.org/10.3390/atmos13050676>
- 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), 931–941. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0785-0>
- Gornall, J. L., Woodin, S. J., Jónsdóttir, I. S., & van der Wal, R. (2009). Herbivore impacts to the moss layer determine tundra ecosystem response to grazing and warming. *Oecologia*, 161(4), 747–758. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1427-5>
- Gough, L., & Hobbie, S. E. (2003). Responses of Moist Non-Acidic Arctic Tundra to Altered Environment : Productivity , Biomass , and Species Richness. *Oikos*, 103(1), 204–216. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12363.x>
- Gough, L., Bettez, N. D., Slavik, K. A., Bowden, W. B., Giblin, A. E., Kling, G. W., ... Shaver, G. R. (2016). Effects of long-term nutrient additions on Arctic tundra, stream, and lake ecosystems: beyond NPP. *Oecologia*, 182(3), 653–665. <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3716-0>
- Grellmann, D. (2002). Plant responses to fertilization and exclusion of grazers on an arctic tundra heath. *Oikos*, 98(2), 190–204. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.980202.x>
- Grosse, G., Harden, J., Turetsky, M., McGuire, A. D., Camill, P., Tarnocai, C., Froelking, S., Schuur, E. A. G., Jorgenson, T., Marchenko, S., Romanovsky, V., Wickland, K. P., French, N., Waldrop, M., Bourgeau-Chavez, L., & Striegl, R. G. (2011). Vulnerability of high-latitude soil organic carbon in North America to disturbance. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 116 (3). <https://doi.org/10.1029/2010JG001507>

- Gu, Q., & Grogan, P. (2020). Responses of low Arctic tundra plant species to experimental manipulations: Differences between abiotic and biotic factors and between short- and long-term effects. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 52 (1), 524–540.
<https://doi.org/10.1080/15230430.2020.1815360>
- Gumpertz, M. L., & Brownie, C. (1992). Repeated measures in randomized block and split-plot experiments. *Canadian Journal of Forest Research*, 23, 625–639. <https://doi.org/10.1139/x93-083>
- Hartley, A. E., Neill, C., Melillo, J. M., Crabtree, R., & Bowles, F. P. (1999). Plant Performance and Soil Nitrogen Mineralization in Response to Simulated Climate Change in Subarctic Dwarf Shrub Heath. *Oikos*, 86(2), 331. <https://doi.org/10.2307/3546450>
- Hinzman, L. D., Kane, D. L., Gieck, R. E., & Everett, K. R. (1991). Hydrologic and thermal properties of the active layer in the Alaskan Arctic. *Cold Regions Science and Technology*, 19(2), 95–110.
[https://doi.org/10.1016/0165-232X\(91\)90001-W](https://doi.org/10.1016/0165-232X(91)90001-W)
- Hodkinson, I. D., Webb, N. R., Bale, J. S., & Block, W. (1999). Hydrology, water availability and tundra ecosystem function in a changing climate: The need for a closer integration of ideas? *Global Change Biology*, 5(3), 359–369. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.1999.00229.x>
- Hollister, R. D., Webber, P. J., Nelson, F. E., & Tweedie, C. E. (2006). Soil thaw and temperature response to air warming varies by plant community: Results from an open-top chamber experiment in northern Alaska. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 38(2), 206–215.
[https://doi.org/10.1657/1523-0430\(2006\)38\[206:STA-TRT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1657/1523-0430(2006)38[206:STA-TRT]2.0.CO;2)
- Hughes, R. J., Reed, A., & Gauthier, G. (1994a). Space and Habitat Use by Greater Snow Goose Broods on Bylot Island, Northwest Territories. *The Journal of Wildlife Management*, 58(3), 536–545.
<https://doi.org/10.2307/3809326>
- Hughes, R. J., Gauthier, G., & Reed, A. (1994b). Summer habitat use and behaviour of Greater Snow Geese *Anser caerulescens*. *Wildfowl*, 45 49–64.
- Jorgenson, M. T., Romanovsky, V., Harden, J., Shur, Y., O'Donnell, J., Schuur, E. A. G., ... & Marchenko, S. (2010). Resilience and vulnerability of permafrost to climate change. *Canadian Journal of*

Forest Research, 40(7), 1219–1236. <https://doi.org/10.1139/X10-060>

- Juszkak, I., Erb, A. M., Maximov, T. C., & Schaepman-Strub, G. (2014). Arctic shrub effects on NDVI, summer albedo and soil shading. *Remote Sensing of Environment*, 153, 79–89. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2014.07.021>
- Juszkak, I., Eugster, W., Heijmans, M. M. P. D., & Schaepman-Strub, G. (2016). Contrasting radiation and soil heat fluxes in Arctic shrub and wet sedge tundra. *Biogeosciences*, 13(13), 4049–4064. <https://doi.org/10.5194/bg-13-4049-2016>
- Juszkak, I., Iturrate-Garcia, M., Gastellu-Etchegorry, J. P., Schaepman, M. E., Maximov, T. C., & Schaepman-Strub, G. (2017). Drivers of shortwave radiation fluxes in Arctic tundra across scales. *Remote Sensing of Environment*, 193, 86–102. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2017.02.017>
- Kim, J., & Verma, S. B. (1996). Surface exchange of water vapour between an open sphagnum fen and the atmosphere. *Boundary-Layer Meteorology*, 79(3), 243–264. <https://doi.org/10.1007/bf00119440>
- Klingenuß, C., Roßkopf, N., Walter, J., Heller, C., Zeitz, J. (2014). Soil organic matter to soil organic carbon ratios of peatland soil substrates. *Geoderma*, 235–236, 410–417. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2014.07.010>
- Koven, C. D., Ringeval, B., Friedlingstein, P., Ciais, P., Cadule, P., Khvorostyanov, D., ... Tarnocai, C. (2011). Permafrost carbon-climate feedbacks accelerate global warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(36), 14769–14774. <https://doi.org/10.1073/pnas.1103910108>
- Koven, C. D., Lawrence, D. M., & Riley, W. J. (2015). Permafrost carbon–climate feedback is sensitive to deep soil carbon decomposability but not deep soil nitrogen dynamics. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(12), 3752–3757. <https://doi.org/10.1073/pnas.1415123112>
- Koyama, A., Wallenstein, M. D., Simpson, R. T., & Moore, J. C. (2013). Carbon-Degrading Enzyme Activities Stimulated by Increased Nutrient Availability in Arctic Tundra Soils. *PLoS ONE*, 8(10). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0077212>
- Kwon, M. J., Heimann, M., Kolle, O., Luus, K. A., Schuur, E. A., Zimov, N., ... & Göckede, M. (2016). Long-term drainage reduces CO₂ uptake

- and increases CO₂ emission on a Siberian floodplain due to shifts in vegetation community and soil thermal characteristics. *Biogeosciences*, 13(14), 4219-4235. <https://doi.org/10.5194/bg-13-4219-2016>
- Kuznetsova A., Brockhoff P. B. and Christensen R. H. B. (2017). lmerTest Package: Tests in Linear Mixed Effects Models. *Journal of Statistical Software*, 82(13), 1–26. <https://doi.org/10.18637/jss.v082.i13>
- Lefebvre, J., Gauthier, G., Giroux, J. F., Reed, A., Reed, E. T., & Bélanger, L. (2017). The greater snow goose *Anser caerulescens atlanticus*: Managing an overabundant population. *Ambio*, 46(2), 262-274. <https://doi.org/10.1007/s13280-016-0887-1>
- Leffler, A. J., Klein, E. S., Oberbauer, S. F., & Welker, J. M. (2016). Coupled long-term summer warming and deeper snow alters species composition and stimulates gross primary productivity in tussock tundra. *Oecologia*, 181(1), 287–297. <https://doi.org/10.1007/s00442-015-3543-8>
- Lenth, R. V. (2021). *emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means*. R package version 1.6.2-1. Retrieved from <https://cran.r-project.org/package=emmeans>
- Liljedahl, A. K., Hinzman, L. D., Harazono, Y., Zona, D., Tweedie, C. E., Hollister, R. D., ... & Oechel, W. C. (2011). Nonlinear controls on evapotranspiration in Arctic coastal wetlands. *Biogeosciences*, 8(11), 3375–3389. <https://doi.org/10.5194/bg-8-3375-2011>
- Liu, N., Michelsen, A., & Rinnan, R. (2020). Vegetation and soil responses to added carbon and nutrients remain six years after discontinuation of long-term treatments. *Science of the Total Environment*, 722, 137885. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.137885>
- Mack, M. C., Schuur, E. A. G., Bret-Harte, M. S., Shaver, G. R., & Chapin III, F. S. (2004). Ecosystem carbon storage in arctic tundra reduce by long-term nutrient fertilization. *Nature*, 431(7007), 440–443. <https://doi.org/10.1038/nature02887>
- Maclean, I. M. D., Mosedale, J. R., & Bennie, J. J. (2019). Microclima: An r package for modelling meso- and microclimate. *Methods in Ecology and Evolution*, 10(2), 280–290. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13093>
- Mattheis, P. J., & Tieszen, L. L. (1976). Responses of *DuPontia fisheri* to Simulated Lemming Grazing in an Alaskan Arctic Tundra. *Annals of*

Botany, 40 (166), 179–197. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a085121>

- McFadden, J. P., Chapin, F. S., & Hollinger, D. Y. (1998). Subgrid-scale variability in the surface energy balance of arctic tundra. *Journal of Geophysical Research Atmospheres*, 103(D22), 28947–28961. <https://doi.org/10.1029/98jd02400>
- Miner, K. R., Turetsky, M. R., Malina, E., Bartsch, A., Tamminen, J., McGuire, A. D., Fix, A., Sweeney, C., Elder, C. D., & Miller, C. E. (2022). Permafrost carbon emissions in a changing Arctic. *Nature Reviews Earth and Environment*, 3(1), 55–67. <https://doi.org/10.1038/s43017-021-00230-3>
- Mosbacher, J. B., Michelsen, A., Stelvig, M., Hjernstad-Sollerud, H., & Schmidt, N. M. (2019). Muskoxen Modify Plant Abundance, Phenology, and Nitrogen Dynamics in a High Arctic Fen. *Ecosystems*, 22(5), 1095–1107. <https://doi.org/10.1007/s10021-018-0323-4>
- Myers-Smith, I. H., Forbes, B. C., Wilking, M., Hallinger, M., Lantz, T., Blok, D., ... Hik, D. S. (2011). Shrub expansion in tundra ecosystems: Dynamics, impacts and research priorities. *Environmental Research Letters*, 6(4). <https://doi.org/10.1088/1748-9326/6/4/045509>
- Natali, S. M., Schuur, E. A. G., Trucco, C., Hicks Pries, C. E., Crummer, K. G., & Baron Lopez, A. F. (2011). Effects of experimental warming of air, soil and permafrost on carbon balance in Alaskan tundra. *Global Change Biology*, 17(3), 1394–1407. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02303.x>
- Nishizawa, K., Deschamps, L., Maire, V., Bêty, J., Lévesque, E., Kitagawa, R., Masumoto, S., Gosselin, I., Morneault, A., Rochefort, L., Gauthier, G., Tanabe, Y., Uchida, M., & Mori, A. S. (2021). Long-term consequences of goose exclusion on nutrient cycles and plant communities in the High-Arctic. *Polar Science*, 27 (December 2020). <https://doi.org/10.1016/j.polar.2020.100631>
- Nowinski, N. S., Trumbore, S. E., Schuur, E. A. G., MacK, M. C., & Shaver, G. R. (2008). Nutrient addition prompts rapid destabilization of organic matter in an arctic tundra ecosystem. *Ecosystems*, 11(1), 16–25. <https://doi.org/10.1007/s10021-007-9104-1>
- 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.
<https://doi.org/10.1097/SS.0b013e3181c4a7f8>

- Ola, A., Fortier, D., Coulombe, S., Comte, J., & Domine, F. (2022). The Distribution of Soil Carbon and Nitrogen Stocks Among Dominant Geomorphological Terrain Units in Qarlikturvik Valley, Bylot Island, Arctic Canada. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 127(7).
<https://doi.org/10.1029/2021JG006750>
- Pouliot, R., Rochefort, L., & Gauthier, G. (2009). Moss carpets constrain the fertilizing effects of herbivores on graminoid plants in arctic polygon fens. *Botany*, 87, 1209–1222. <https://doi.org/10.1139/B09-069>
- Prager, C. M., Naeem, S., Boelman, N. T., Eitel, J. U. H., Greaves, H. E., Heskell, M. A., ... & Griffin, K. L. (2017). A gradient of nutrient enrichment reveals nonlinear impacts of fertilization on Arctic plant diversity and ecosystem function. *Ecology and Evolution*, 7(7), 2449–2460. <https://doi.org/10.1002/ece3.2863>
- Raillard, M. C., & Svoboda, J. (1999). Exact Growth and Increased Nitrogen Compensation by the Arctic Sedge *Carex aquatilis* var. *stans* after Simulated Grazing. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 31(1), 21–26.
<https://doi.org/10.1080/15230430.1999.12003277>
- Reed, A., Hughes, R. J., & Boyd, H. (2002). Patterns of distribution and abundance of Greater Snow Geese on Bylot Island, Nunavut, Canada 1983-1998. *Wildfowl*, 53, 53–65.
- Schädel, C., Koven, C. D., Lawrence, D. M., Celis, G., Garnello, A. J., Hutchings, J., Mauritz, M., Natali, S. M., Pegoraro, E., Rodenhizer, H., Salmon, V. G., Taylor, M. A., Webb, E. E., Wieder, W. R., & Schuur, E. A. (2018). Divergent patterns of experimental and model-derived permafrost ecosystem carbon dynamics in response to Arctic warming. *Environmental Research Letters*, 13 (10), 105002.
<https://doi.org/10.1088/1748-9326/aae0ff>
- Schuur, E. A. G., Vogel, J. G., Crummer, K. G., Lee, H., Sickman, J. O., & Osterkamp, T. E. (2009). The effect of permafrost thaw on old carbon release and net carbon exchange from tundra. *Nature*, 459(7246), 556–559. <https://doi.org/10.1038/nature08031>
- Shaver, G. R., & Chapin, F. S. (1995). Long-term responses to factorial, NPK fertilizer treatment by Alaskan wet and moist tundra sedge species.

Ecography, 18(3), 259–275. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1995.tb00129.x>

- Shaver, G. R., Sydnora Bret-Harte, M., Jones, M. H., Johnstone, J., Gough, L., Laundre, J., & Stuart Chapin, F. (2001). Species composition interacts with fertilizer to control long-term change in tundra productivity. *Ecology*, 82(11), 3163–3181. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[3163:SCIWFT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[3163:SCIWFT]2.0.CO;2)
- Shur, Y., Hinkel, K. M., & Nelson, F. E. (2005). The transient layer: Implications for geocryology and climate-change science. *Permafrost and Periglacial Processes*, 16(1), 5–17. <https://doi.org/10.1002/ppp.518>
- Sjögersten, S., van der Wal, R., Loonen, M. J. J. E., & Woodin, S. J. (2011). Recovery of ecosystem carbon fluxes and storage from herbivory. *Biogeochemistry*, 106(3), 357–370. <https://doi.org/10.1007/s10533-010-9516-4>
- Sjögersten, S., van der Wal, R., & Woodin, S. J. (2012). Impacts of Grazing and Climate Warming on C Pools and Decomposition Rates in Arctic Environments. *Ecosystems*, 15(3), 349–362. <https://doi.org/10.1007/s10021-011-9514-y>
- Soudzilovskaia, N. A., Bodegom, P. M. Van, & 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, 1442–1454. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12127>
- Speed, J. D. M., Woodin, S. J., Tømmervik, H., & van der Wal, R. (2010). Extrapolating herbivore-induced carbon loss across an arctic landscape. *Polar Biology*, 33(6), 789–797. <https://doi.org/10.1007/s00300-009-0756-5>
- Sundqvist, M. K., Moen, J., Björk, R. G., Vowles, T., Kytöviita, M. M., Parsons, M. A., & Olofsson, J. (2019). Experimental evidence of the long-term effects of reindeer on Arctic vegetation greenness and species richness at a larger landscape scale. *Journal of Ecology*, 107(6), 2724–2736. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13201>
- te Beest, M., Sitters, J., Ménard, C. B., & Olofsson, J. (2016). Reindeer grazing increases summer albedo by reducing shrub abundance in Arctic tundra. *Environmental Research Letters*, 11(12). <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aa5128>

- R Core Team (2020). *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Retrieved from <https://www.r-project.org/>.
- Valéry, L., Cadieux, M. C., & Gauthier, G. (2010). Spatial heterogeneity of primary production as both cause and consequence of foraging patterns of an expanding greater snow goose colony. *Ecoscience*, *17*(1), 9–19. <https://doi.org/10.2980/17-1-3279>
- van der Wal, R., Van Lieshout, S. M. J., & Loonen, M. J. J. E. (2001). Herbivore impact on moss depth, soil temperature and arctic plant growth. *Polar Biology*, *24*(1), 29–32. <https://doi.org/10.1007/s003000000170>
- van der Wal, R., Sjögersten, S., Woodin, S. J., Cooper, E. J., Jónsdóttir, I. S., Kuijper, D., ... & Huiskes, A. D. (2007). Spring feeding by pink-footed geese reduces carbon stocks and sink strength in tundra ecosystems. *Global Change Biology*, *13*(2), 539–545. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01310.x>
- van Wijk, M. T., Clemmensen, K. E., Shaver, G. R., Williams, M., Callaghan, T. V., Chapin, F. S., ... & Rueth, H. (2004). Long-term ecosystem level experiments at Toolik Lake, Alaska, and at Abisko, Northern Sweden: Generalizations and differences in ecosystem and plant type responses to global change. *Global Change Biology*, *10*(1), 105–123. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2003.00719.x>
- Vincent, W. F., Lemay, M., & Allard, M. (2017). Arctic permafrost landscapes in transition: towards an integrated Earth system approach. *Arctic Science*, *3*(2), 39–64. <https://doi.org/10.1139/as-2016-0027>
- Voigt, C., Lamprecht, R. E., Marushchak, M. E., Lind, S. E., Novakovskiy, A., Aurela, M., ... & Biasi, C. (2017). Warming of subarctic tundra increases emissions of all three important greenhouse gases – carbon dioxide, methane, and nitrous oxide. *Global Change Biology*, *23*(8), 3121–3138. <https://doi.org/10.1111/gcb.13563>
- Wang, P., Limpens, J., Mommer, L., van Ruijven, J., Nauta, A. L., Berendse, F., ... & Heijmans, M. M. P. D. (2017). Above- and below-ground responses of four tundra plant functional types to deep soil heating and surface soil fertilization. *Journal of Ecology*, *105*(4), 947–957. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12718>
- Wood, S. N. (2011). Fast stable restricted maximum likelihood and marginal likelihood estimation of semiparametric generalized linear

models. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Statistical Methodology)*, 73(1), 3-36. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9868.2010.00749.x>

- Yi, S., Woo, M. K., & Arain, M. A. (2007). Impacts of peat and vegetation on permafrost degradation under climate warming. *Geophysical Research Letters*, 34(16), 1–5. <https://doi.org/10.1029/2007GL030550>
- Yläne, H., Kaarlejärvi, E., Väisänen, M., Männistö, M. K., Ahonen, S. H. K., Olofsson, J., & Stark, S. (2020). Removal of grazers alters the response of tundra soil carbon to warming and enhanced nitrogen availability. *Ecological Monographs*, 90(1), 1–13. <https://doi.org/10.1002/ecm.1396>
- Zhu, D., Ciais, P., Krinner, G., Maignan, F., Jornet Puig, A., & Hugelius, G. (2019). Controls of soil organic matter on soil thermal dynamics in the northern high latitudes. *Nature Communications*, 10(1), 1–9. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-11103-1>
- Zoltai, S. C., & McCormick, K. J. (1983). A natural resource survey of Bylot Island and adjacent Baffin Island, Northwest Territories. Parks Canada, Ottawa, Ontario, Canada

Appendix A : Leaf area index

We measured leaf area (LA, cm²) on 8 to 12 individuals of each vascular plant species in each grazed and ungrazed subplot, or on every individual if they were less abundant, using image analysis (similar to the method described in Easlon and Bloom, 2014). We first took photographs of selected mature and intact leaves on each of these individuals. We quantified the total leaf area on the picture by comparing leaves pixels to the number of pixels of a red square of known surface. We then divided the LA in the picture by the number of leaves in it to obtain a mean LA value per species per subplot. We then aggregated LA value by computing the mean LA of each species in each fertilization and grazing treatment in which it appeared.

Green Leaf Area Index (LAI, cm²·cm⁻²) was computed using LA, the density of individuals and the mean number of leaves per species in each subplot. To estimate the later, we selected 15 individuals per subplot, or every individual if the species was less abundant, counted the total number of green leaves on these individuals and divided it by the number of individuals. LAI of the subplot i was then computed as follows:

$$LAI_i = \sum_{s=1}^s d_{s(i)} \cdot A_{sf(i)g(i)} \cdot N_{sf(i)g(i)}$$

Where $d_{s(i)}$ is the density of species s in subplot i , $A_{sf(i)g(i)}$ and $N_{sf(i)g(i)}$ the mean leaf area and the mean number of leaves of the species s when submitted to the fertilization treatment f and the grazing treatment g characterizing the i^{th} subplot.

References

Easlon, H. M., & Bloom, A. J. (2014). Easy Leaf Area: Automated digital image analysis for rapid and accurate measurement of leaf area. *Applications in plant sciences*, 2(7), 1400033. doi:10.3732/apps.1400033

Appendix B : Soil physical and thermal properties

Table B1: List of symbols

| Symbol | Definition | Unit |
|----------|---|--|
| T_d | Corrected difference between the hot and cool sensors of the TP08 probe | K |
| Q | Heater power of the TP08 probe | $W \cdot m^{-1}$ |
| ρ_h | Horizon dry density | $g \cdot cm^{-3}$ |
| V_w | Horizon volumetric water content | $cm^3 \cdot cm^{-3}$ |
| LOI | Loss-On-Ignition, interpreted as organic matter content | $g \cdot g^{-1}$ |
| W_d | Dry weight of soil sample | g |
| W_b | Burned weight of soil sample | g |
| ρ_p | Particle density | $g \cdot cm^{-3}$ |
| ρ_o | Density of organic matter | $1.3 \cdot g \cdot cm^{-3}$ |
| ρ_m | Density of minerals | $2.65 \cdot g \cdot cm^{-3}$ |
| P | Porosity | $cm^3 \cdot cm^{-3}$ |
| V_o | Volumetric fraction of organic matter | $cm^3 \cdot cm^{-3}$ |
| V_m | Volumetric fraction of minerals | $cm^3 \cdot cm^{-3}$ |
| C | Volumetric heat capacity of bulk soil | $J \cdot m^{-3} \cdot K^{-1}$ |
| C_o | Volumetric heat capacity of organic matter | $2.496 \cdot 10^6 \cdot J \cdot m^{-3} \cdot K^{-1}$ |
| C_m | Volumetric heat capacity of minerals | $2.01 \cdot 10^6 \cdot J \cdot m^{-3} \cdot K^{-1}$ |
| C_w | Volumetric heat capacity of water | $4.180 \cdot 10^6 \cdot J \cdot m^{-3} \cdot K^{-1}$ |
| C_a | Volumetric heat capacity of air | $1292 \cdot J \cdot m^{-3} \cdot K^{-1}$ |

Soil cores (10 cm x 10 cm) were harvested in each subplot at the beginning of August 2019 (except in one grazed control). Soil was sampled down to approximately 20 cm. At the laboratory, thermal conductivity was measured at 5, 10 and 15 cm (when possible) using a TP08 non-steady-state probe (Hukseflux), inserted into a copper made insertion guide, coupled to a Campbell CR1000 datalogger. Measurements were spaced by 10 minutes, waiting for the sample to be at equilibrium with the atmosphere, and the needle to be at equilibrium with the sample. We realized measurements at each depth sequentially to ensure repeatability independently of a set of particular conditions or needle position.

The TP08 probe recorded the temperature at the end (“hot sensor”) and at the base of the needle (“cool sensor”). Measurements began with 150 s of temperature recording without heating to ensure samples and sensor were stable. Then, a heating cycle of 150 s recorded the progression of the difference between the cool and hot sensors temperature while heat diffused in the sample. The temperature difference was then corrected by subtracting the initial temperature and plotted against the natural logarithm of time (t). A program allowed to visualize the relationship and to select the part of the curve which had a stable linear relationship. Thermal conductivity ($W \cdot m^{-1} \cdot K^{-1}$) was then computed as one divided by the slope of the linear relationship between D and $\ln(t)$ over the selected range, D being defined as

$$D = (T_d \cdot 4 \cdot \pi) / Q$$

T_d being the corrected temperature difference between the hot and the cool sensors in K, and Q the heater power ($W \cdot m^{-1}$). Graphs were examined after each measurement and retained or rejected depending upon the stability of the initial measurement period and the presence of a stable linear relationship after the beginning of the heating period. Measurements were repeated until consistent value of thermal conductivity was estimated at least two times.

After thermal conductivity measurements, soil samples were photographed and separated in visually homogeneous horizons. Four measurements of length, depth and height were performed for each horizon, before being

weighed fresh and after being air-dried for at least 96h in a ventilated hood. Horizon density (ρ_h , $\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$) was computed as the dry weight divided by the volume whereas horizon volumetric water content (V_w , $\text{cm}^3\cdot\text{cm}^{-3}$) was computed as the difference between fresh and dried weight, divided by the volume.

All or up to 20g of each horizon was grinded in powder using a Retsch MM200 mixer mill. A part of the powder was dried at 60°C for at least 48h and weighed before being burned at 550°C for 8 hours. We estimated the organic matter content as the Loss-On-Ignition (LOI, $\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$), computed using the dry weight (W_d) and the burned weight (W_b) as $(W_d - W_b)/W_d$, and mineral content as 1-LOI. Particle density (ρ_p , $\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$) was computed, using density of organic matter ($\rho_o = 1.3 \text{ g}\cdot\text{cm}^{-3}$) and minerals ($\rho_m = 2.65 \text{ g}\cdot\text{cm}^{-3}$), as follows (Balland and Arp, 2005):

$$\rho_p = \frac{1}{(LOI/\rho_o + (1 - LOI)/\rho_m)}$$

Porosity (P) was computed using horizon density and particle density, as $1 - (\rho_h/\rho_p)$. The volumetric fraction of organic matter, (V_o) was computed using dry weight, burned weight and density, as

$$V_o = \frac{(W_d - W_b)/\rho_o}{W_d/\rho_h}$$

While the volumetric fraction of minerals was computed as $V_m = \frac{(1 - (W_d - W_b)/\rho_o)}{W_d/\rho_h}$. Volumetric fractions of organic matter, minerals, water and air were used to compute the volumetric heat capacity (C , $\text{J}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{K}^{-1}$), as

$$C = V_o \cdot C_o + V_m \cdot C_m + V_w \cdot C_w + (1 - V_o + V_m + V_w)C_a$$

Where $C_o = 2.496 \cdot 10^6 \text{ J}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{K}^{-1}$, $C_m = 2.01 \cdot 10^6 \text{ J}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{K}^{-1}$, $C_w = 4.180 \cdot 10^6 \text{ J}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{K}^{-1}$ and $C_a = 1292 \text{ J}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{K}^{-1}$, are the volumetric heat capacity of organic matter, minerals, water and air as compiled in Balland and Arp (2005), respectively.

References

- Balland, V., & Arp, P. A. (2005). Modeling soil thermal conductivities over a wide range of conditions. *Journal of Environmental Engineering and Science*, 4(6), 549–558. <https://doi.org/10.1139/s05-007>

Appendix C : Heat diffusion model

Table C1: List of symbols

| Symbol | Definition | Unit |
|---------------|--|--------------------------------------|
| C^* | Apparent heat capacity | $J \cdot m^{-3} \cdot ^\circ C^{-1}$ |
| λ | Bulk thermal conductivity of the ice-water-solid matrice | $W \cdot m^{-1} \cdot ^\circ C^{-1}$ |
| λ_w | Bulk thermal conductivity of water | $W \cdot m^{-1} \cdot ^\circ C^{-1}$ |
| λ_i | Bulk thermal conductivity of ice | $W \cdot m^{-1} \cdot ^\circ C^{-1}$ |
| λ_s | Bulk thermal conductivity of solid | $W \cdot m^{-1} \cdot ^\circ C^{-1}$ |
| Q^* | Sources/sinks of energy | $W \cdot m^{-2}$ |
| T | Temperature | $^\circ C$ |
| T^0 | Freezing point | $^\circ C$ |
| ε | Porosity | - |
| L_f | Latent heat of formation of ice | $J \cdot kg^{-1}$ |
| C_i | Volumetric heat capacity of ice | $J \cdot m^{-3} \cdot ^\circ C^{-1}$ |
| C_w | Volumetric heat capacity of water | $J \cdot m^{-3} \cdot ^\circ C^{-1}$ |
| C_s | Volumetric heat capacity of solids | $J \cdot m^{-3} \cdot ^\circ C^{-1}$ |
| S_i | Saturation of ice | - |
| S_w | Saturation of liquid water | - |
| ρ_i | Density of ice | $kg \cdot m^{-3}$ |
| ρ_w | Density of liquid water | $kg \cdot m^{-3}$ |
| ρ_s | Density of solids | $kg \cdot m^{-3}$ |
| S_{wres} | Saturation of residual liquid water | 0-1 |
| Q_{net} | Net radiation | $W \cdot m^{-2}$ |
| Q_s | Sensible heat flux | $W \cdot m^{-2}$ |

| | | |
|-------|--|------------------|
| Q_p | Rainfall heat | $W \cdot m^{-2}$ |
| Q_v | Heat flux of vapor exchange from the surface | $W \cdot m^{-2}$ |
| Q_c | Conductive heat flux through the snow and ground | $W \cdot m^{-2}$ |
| Q_0 | Change of energy storage | $W \cdot m^{-2}$ |

Model specification

A heat conduction model was used to simulate time-series thaw depth under the effect of grazing and fertilization using the SUTRA-ice code with a surface energy balance (SEB) subroutine. At our study site, the heat advection triggered by subsurface water flow is negligible because lateral subsurface water flow in the thin active layer is insignificant during the short thawing period (June to September). Therefore, energy transport in the porous media is governed by vertical heat conduction:

$$C^* \frac{\partial T}{\partial t} + \nabla \cdot \{\lambda \nabla T\} = Q^* \quad (1)$$

where C^* is the apparent heat capacity ($J \cdot m^{-3} \cdot ^\circ C^{-1}$), λ is the bulk thermal conductivity of the ice-water-solid matrix ($W \cdot m^{-1} \cdot ^\circ C^{-1}$), T is temperature ($^\circ C$), Q^* accounts for sources and sinks of energy ($W \cdot m^{-2}$).

The apparent heat capacity (C^*) is equal to the weighted arithmetic average of the heat capacity of the matrix constituents plus latent heat effects during pore water phase change. Similarly, the bulk thermal conductivity is calculated by the weighted arithmetic average of the thermal conductivities of the matrix constituents (Farouki, 1982; McKenzie et al., 2007).

$$C^* = (S_w \rho_w C_w + S_i \rho_i C_i) + (1 - \varepsilon) \rho_s C_s - \varepsilon \rho_i L_f \frac{\partial S_w}{\partial T} \quad (2)$$

$$\lambda = \varepsilon (S_w \lambda_w + S_i \lambda_i) + (1 - \varepsilon) \lambda_s \quad (3)$$

where L_f is the latent heat of formation of ice, ε is the porosity. C_i , C_w , and C_s are the heat capacities of ice, water, and solid matrix, respectively. S_w and S_i

are the saturation of liquid water and ice. The λ_w , λ_i , and λ_s are the thermal conductivities of liquid water, ice, and the solid matrix, respectively. An exponential function was used to describe the formation of ice with temperatures below 0 ° C in soils (McKenzie et al., 2007). Since the water and vapor movement are not considered in the heat diffusion model, the effective thermal conductivity and effect heat capacity are calculated using the Eq. (2) and (3). To reflect the thermal effect of the air in the soil layer above the water table, the porosity is replaced by the ratio of the water volume to the total volume, which is used to obtain the effective thermal properties. The solid grain conductivity and heat capacity are listed in Table C5, and the physical properties are listed in Table C4. The thermal properties of ice and water are from McKenzie et al., (2007).

The liquid water saturation (S_w) varies as a function of temperature when the temperature is below the freezing point (T_0 , °C) and was calculated by the exponential freezing function (McKenzie et al., 2007).

$$S_w = (1 - S_{wres})e^{-((T-T_0)/m)^2} + S_{wres} \quad (4)$$

where S_{wres} is residual saturation, and m is a fitting parameter ($m = 0.6$).

To represent the complex heat exchange between the atmosphere and the ground surface, a SEB model was used to obtain the specified time-dependent temperature boundary condition with inputs of independent variables of meteorological data. The SEB model is driven by the net radiation (Q_{net}), sensible heat flux (Q_s), heat flux of vapor exchange from the surface (Q_v), conductive heat flux through the snow and ground (Q_c), rainfall heat (Q_p), and stored energy (Q_0). The SEB model, successfully calibrated and validated with the 10-year field observations, can reproduce surface temperatures and surface energy components with varying snow depths and snowpack properties (Chen et al., 2021). The SEB is expressed as:

$$Q_{net} + Q_p - Q_s - Q_v - Q_c = Q_0 \quad (5)$$

Model simulations were run in two phases. The first phase was used to generate the initial thermal conditions. The model was repeatedly driven by

meteorological data from April 17th, 2013 to April 16th, 2014 for 50 years to reach a quasi-dynamic equilibrium. In the second phase, the outputs of SEB model with specified surface temperature were set as thermal boundary conditions at the top of the model. The model was driven by local meteorological data from the period of January 1st, 2014 - December 31st, 2018. In the two phases, the measured soil temperatures at 1.6 m depth were applied as the thermal conditions at the bottom boundary. The time step size was 2 hours. In the study site, measured short-wave and long-wave radiation, air temperature, wind speed, and snow depth are available from 2013 to 2019 and were used as the forcing data of SEB model (Domine *et al.*, 2021). The snow density ($\text{kg}\cdot\text{m}^{-3}$) was calculated by the empirical equation (Pomeroy *et al.*, 1998, Meløysund *et al.*, 2007). The snow thermal conductivity and capacity were estimated by the correlation with its density (Goodrich 1982).

Input parameters

Albedo

Table C2: Albedo values used to parametrize the surface model in the Soil and Soil + Albedo scenario. Values are mean (95% confidence interval), as measured during years 2018 and 2019.

| Fertilization | Grazing | Summer - Soil | Summer - Soil + Albedo | Winter |
|---------------|----------|--------------------|---------------------------|--------|
| Control | Ungrazed | 0.09 (0.08-0.1) | 0.09 (0.08-0.1) | 0.8 |
| Control | Grazed | 0.09 (0.08-0.1) | 0.06 (0.05-0.07) | 0.8 |
| High N+P | Ungrazed | 0.09 (0.08-0.1) | 0.14 (0.12-0.17) | 0.8 |
| High N+P | Grazed | 0.09 (0.08-0.1) | 0.12 (0.10-0.15) | 0.8 |

Water table depth

Table C3: Water table depth values used to parametrize the heat diffusion model. Values are the same in the Soil and Soil + Albedo scenario, as measured in 2019.

| Fertilization | Grazing | Water table depth (cm) |
|---------------|----------|------------------------|
| Control | Ungrazed | 2.19 |
| Control | Grazed | 0.75 |
| High N+P | Ungrazed | 10.5 |
| High N+P | Grazed | 6.75 |

Soil physical properties

Table C4: Soil physical properties used to parametrize the heat diffusion model and to compute thermal conductivity and volumetric heat capacity. LOI, porosity and dry bulk density were measured on samples brought back to the lab, whereas Soil Volumetric Water Content was measured in the field in 2017, 2018 and 2019. Values are the same in the “Soil” and “Soil + Albedo” scenario.

| Fertiliza- tion | Grazing | Horizon (cm) | LOI (g·g ⁻¹) | Porosity (cm ³ ·cm ⁻³) | Dry den- sity (g·cm ⁻³) | SVWC (cm ³ ·cm ⁻³) |
|--------------------|---------------|-----------------|-----------------------------|--|---|--|
| Control | Ungra- zed | 0-5 | 0.289 | 0.921 | 0.158 | 0.811 |
| | | 5-10 | 0.278 | 0.886 | 0.225 | 0.886 |
| | | 10-15 | 0.268 | 0.840 | 0.318 | 0.840 |
| | | 15-300 | 0.235 | 0.836 | 0.334 | 0.836 |
| Control | Grazed | 0-5 | 0.245 | 0.880 | 0.249 | 0.868 |
| | | 5-10 | 0.291 | 0.871 | 0.259 | 0.871 |
| | | 10-15 | 0.247 | 0.828 | 0.350 | 0.828 |
| | | 15-300 | 0.235 | 0.836 | 0.334 | 0.836 |
| High N+P | Ungra- zed | 0-5 | 0.577 | 0.959 | 0.068 | 0.399 |
| | | 5-10 | 0.405 | 0.932 | 0.124 | 0.399 |
| | | 10-15 | 0.305 | 0.898 | 0.201 | 0.898 |
| | | 15-300 | 0.235 | 0.836 | 0.334 | 0.836 |
| High N+P | Grazed | 0-5 | 0.515 | 0.945 | 0.097 | 0.653 |
| | | 5-10 | 0.330 | 0.892 | 0.208 | 0.892 |
| | | 10-15 | 0.208 | 0.807 | 0.405 | 0.807 |
| | | 15-300 | 0.235 | 0.836 | 0.334 | 0.836 |

Soil thermal properties

Table C5: Soil thermal properties used to parametrize the heat diffusion model. Values are the same in the “Soil” and “Soil + Albedo” scenario.

| Fertilization | Grazing | Horizon (cm) | Solid grain con- ductivity ($W \cdot m^{-1} \cdot ^\circ C^{-1}$) | Solid grain heat capacity ($J \cdot kg^{-1} \cdot ^\circ C^{-1}$) |
|---------------|----------|-----------------|--|---|
| Control | Ungrazed | 0-5 | 0.54 | 830 |
| | | 5-10 | 0.60 | 836 |
| | | 10-15 | 0.82 | 531 |
| | | 15-300 | 2.00 | 531 |
| Control | Grazed | 0-5 | 0.61 | 830 |
| | | 5-10 | 0.60 | 836 |
| | | 10-15 | 0.83 | 531 |
| | | 15-300 | 2.00 | 531 |
| High N+P | Ungrazed | 0-5 | 0.28 | 830 |
| | | 5-10 | 0.31 | 836 |
| | | 10-15 | 0.80 | 531 |
| | | 15-300 | 2.00 | 531 |
| High N+P | Grazed | 0-5 | 0.42 | 830 |
| | | 5-10 | 0.59 | 836 |
| | | 10-15 | 0.85 | 531 |
| | | 15-300 | 2.00 | 531 |

Table C6: Apparent soil thermal properties, in completely unfrozen and frozen situations.

| Fertiliza- tion | Grazing | Horizon (cm) | Thermal conductivity (W·m ⁻¹ ·°C ⁻¹) | | Volumetric heat capac- ity (J·m ⁻³ ·°C ⁻¹) | |
|--------------------|----------|-----------------|--|--------|---|---------------------------|
| | | | Unfrozen | Frozen | Unfrozen | Frozen |
| Control | Ungrazed | 0-5 | 0.542 | 1.782 | 3,56 × 10 ⁶ | 1,70 × 10 ⁶ |
| | | 5-10 | 0.604 | 2.078 | 3,95 × 10 ⁶ | 1,91 × 10 ⁶ |
| | | 10-15 | 0.621 | 2.005 | 3,85 × 10 ⁶ | 1,92 × 10 ⁶ |
| | | 15-300 | 0.633 | 2.030 | 3,84 × 10 ⁶ | 1,92 × 10 ⁶ |
| Control | Grazed | 0-5 | 0.605 | 2.045 | 3,89 × 10 ⁶ | 1,89 × 10 ⁶ |
| | | 5-10 | 0.603 | 2.035 | 3,93 × 10 ⁶ | 1,93 × 10 ⁶ |
| | | 10-15 | 0.631 | 2.002 | 3,83 × 10 ⁶ | 1,93 × 10 ⁶ |
| | | 15-300 | 0.633 | 2.030 | 3,84 × 10 ⁶ | 1,92 × 10 ⁶ |
| High N+P | Ungrazed | 0-5 | 0.276 | 0.492 | 1,77 × 10 ⁶ | 8,50 × 10 ⁵ |
| | | 5-10 | 0.307 | 0.580 | 1,82 × 10 ⁶ | 9,05 × 10 ⁵ |
| | | 10-15 | 0.595 | 2.081 | 3,98 × 10 ⁶ | 1,92 × 10 ⁶ |
| | | 15-300 | 0.633 | 2.030 | 3,84 × 10 ⁶ | 1,92 × 10 ⁶ |

| | | | | | | |
|-------------|--------|--------|-------|-------|--------------------|--------------------|
| High N+P | Grazed | 0-5 | 0.421 | 1.143 | $2,86 \times 10^6$ | $1,36 \times 10^6$ |
| | | 5-10 | 0.592 | 2.055 | $3,96 \times 10^6$ | $1,92 \times 10^6$ |
| | | 10-15 | 0.653 | 2.013 | $3,78 \times 10^6$ | $1,93 \times 10^6$ |
| | | 15-300 | 0.633 | 2.030 | $3,84 \times 10^6$ | $1,92 \times 10^6$ |

References:

- Chen, L., C. I. Voss, D. Fortier and J. M. McKenzie (2021). Surface energy balance of sub-Arctic roads and highways in permafrost regions. *Permafrost and Periglacial Processes*, 32(4): 681-701. doi: 10.1002/ppp.2129.
- Domine, F., Lackner, G., Sarrazin, D., Poirier, M., & Belke-Brea, M. (2021). Meteorological, snow and soil data (2013-2019) from a herb tundra permafrost site at Bylot Island, Canadian high Arctic, for driving and testing snow and land surface models. *Earth System Science Data*, 13(9), 4331–4348. <https://doi.org/10.5194/essd-13-4331-2021>.
- Farouki, O. T. (1981). The thermal properties of soils in cold regions. *Cold Regions Science and Technology*, 5(1), 67-75. doi: 10.1016/0165-232X(81)90041-0.
- Goodrich L. (1982), The influence of snow cover on the ground thermal regime. *Canadian Geotechnical Journal*,19(4):421-432. doi:10.1139/t82-047.
- McKenzie, J. M., C. I. Voss and D. I. Siegel (2007). Groundwater flow with energy transport and water–ice phase change: numerical simulations, benchmarks, and application to freezing in peat bogs. *Advances in water Resources* 30(4): 966-983. doi: 10.1016/j.advwatres.2006.08.008.
- Meløysund V, Leira B, Høiseth KV, Lisø KR. (2007), Predicting snow density using meteorological data. *Meteorol Appl*,14(4):413-423. doi: 10.1002/met.40.
- Pomeroy JW, Gray DM, Shook KR, et al. (1998). An evaluation of snow accumulation and ablation processes for land surface modelling. *Hydrological Processes*, 2(15):2339-2367. doi: 10.1002/(sici)1099-1085(199812)12:15<2339::Aid-hyp800>3.0.Co;2-l.

Supplementary figures

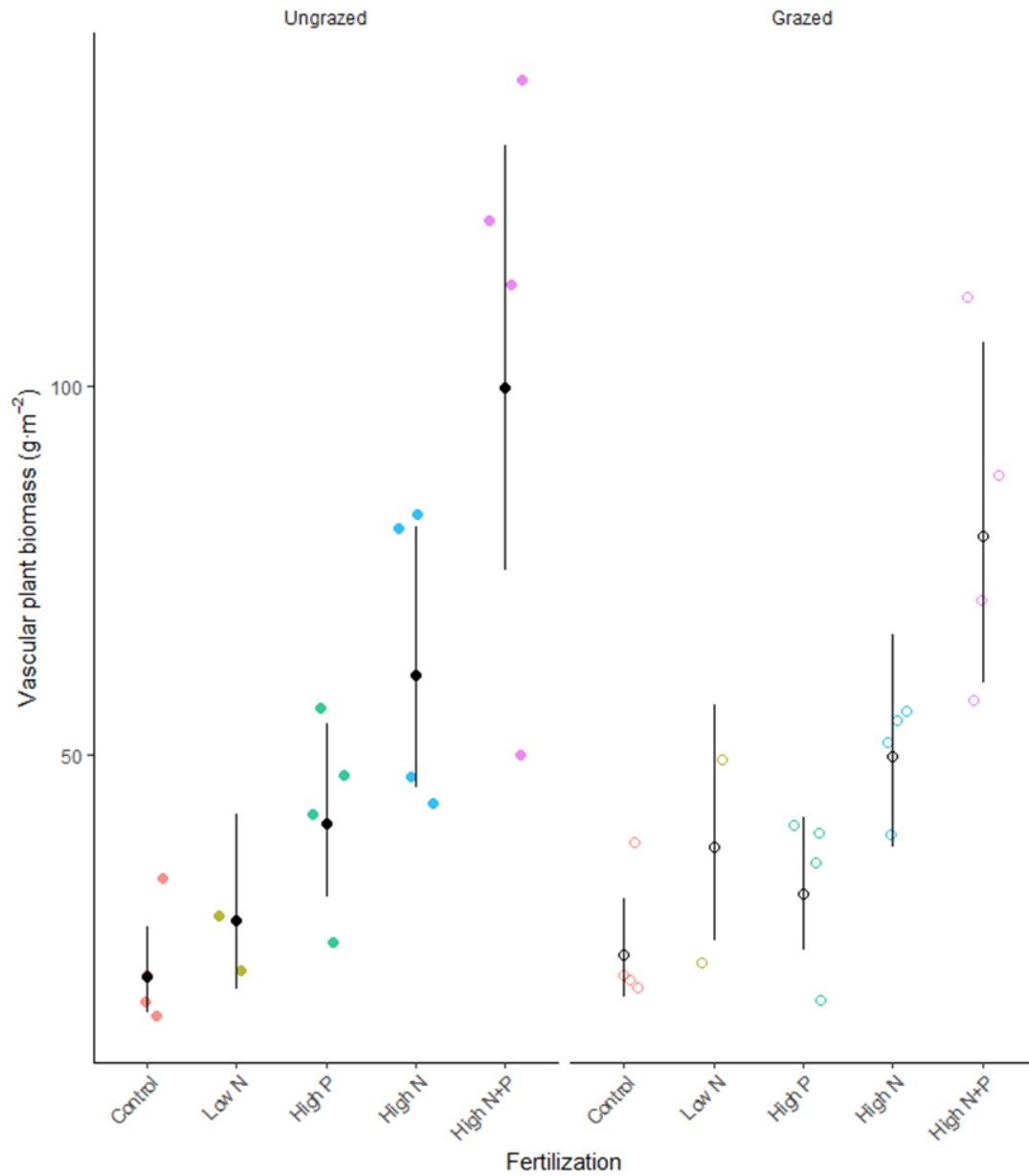


Figure S1: Effect of fertilization and grazing on vascular plant biomass. Colored points are measured values. Plain and open symbols represent ungrazed and grazed treatments, respectively. Black points represent each treatment marginal mean, and the line the 95% confidence interval.

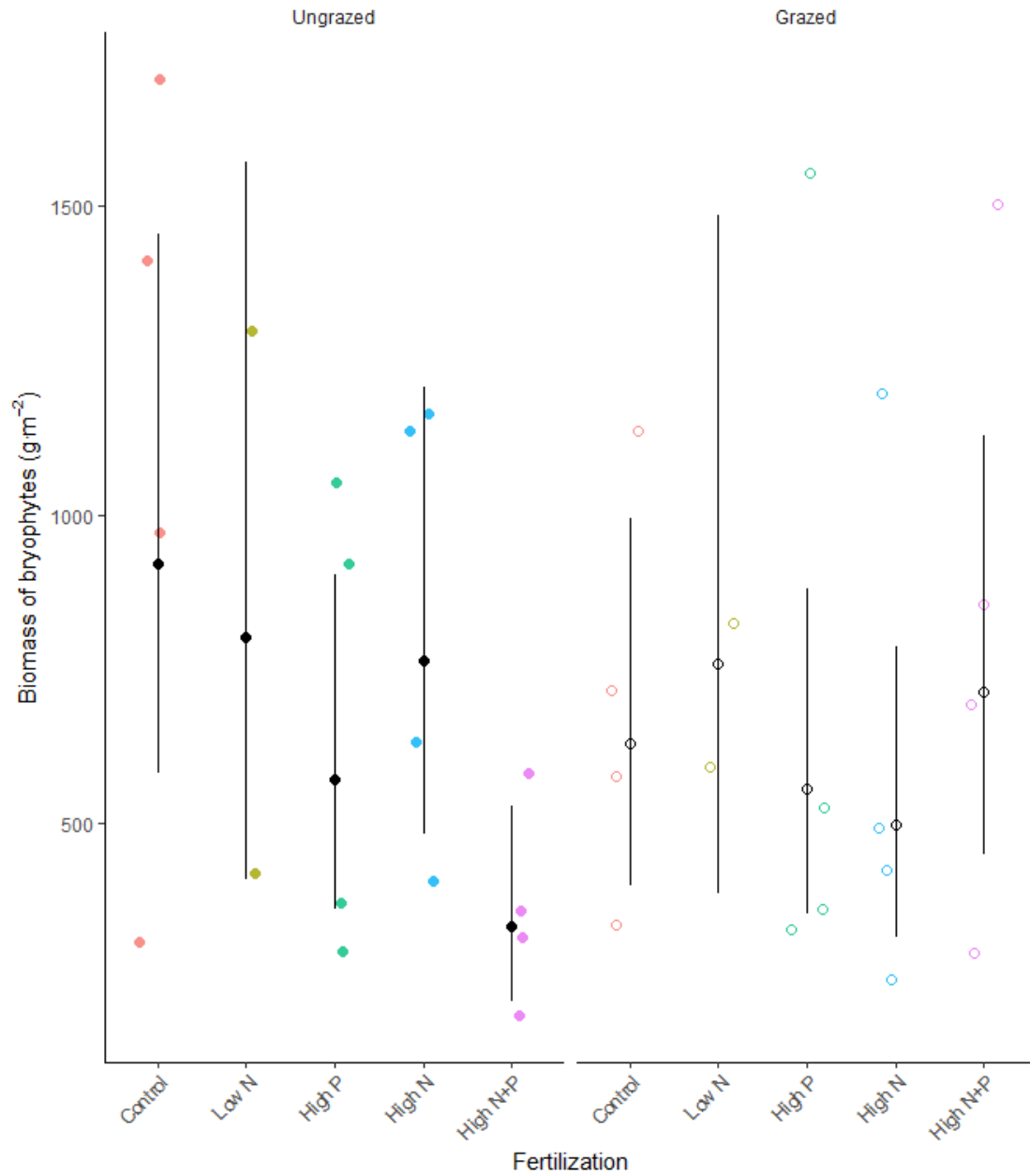


Figure S2: Effect of fertilization and grazing on bryophyte biomass. Colored points are measured values. Plain and open symbols represent ungrazed and grazed treatments, respectively. Black points represent each treatment marginal mean, and the line the 95% confidence interval.



Figure S3: Pictures illustrating the soil columns of the ungrazed High N+P and the grazed Control of the ROC6 block.



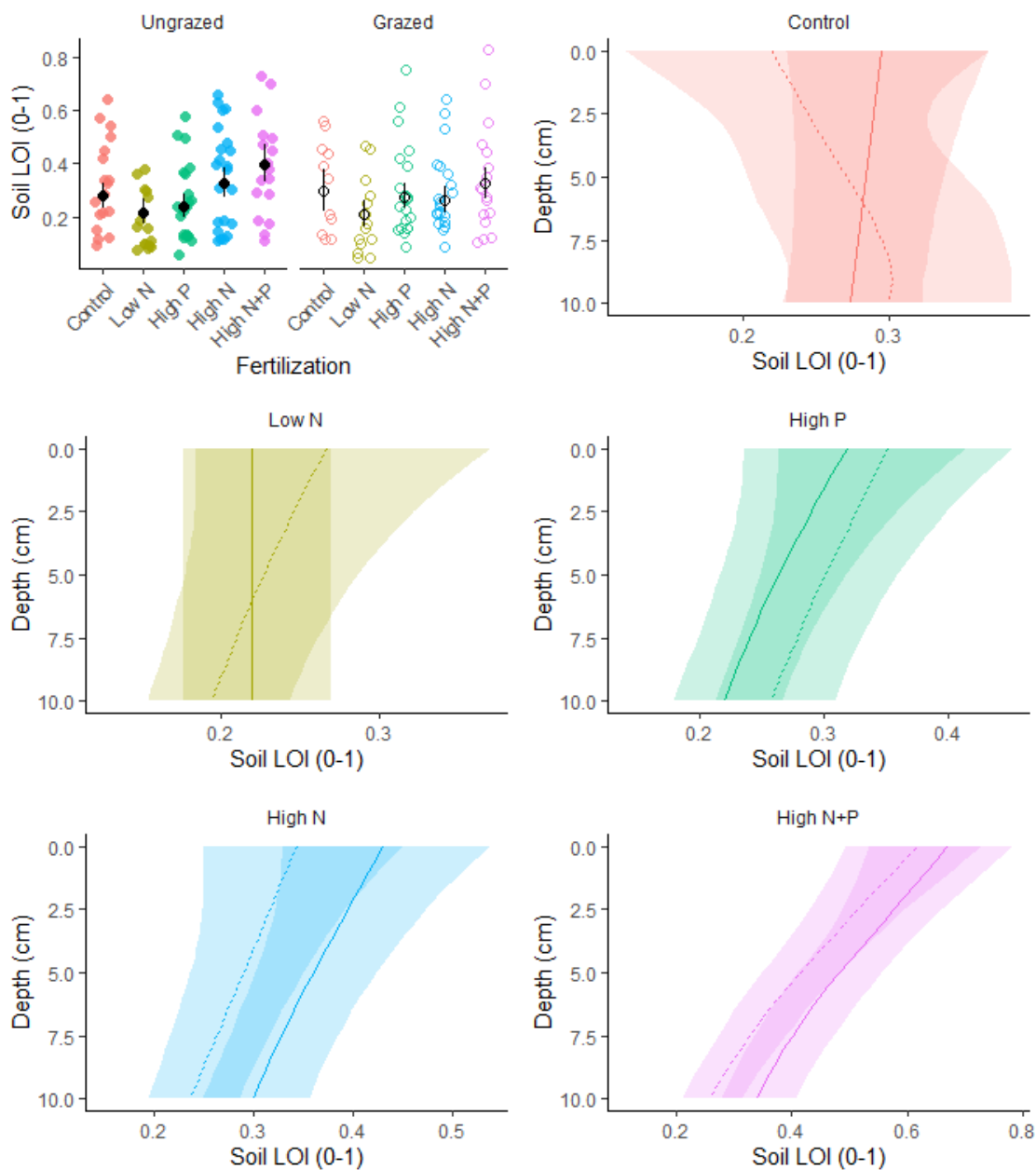


Figure S4: Effect of fertilization, grazing and depth on soil Loss-On-Ignition (LOI). Colored points are measured values. Plain and open symbols represent ungrazed and grazed treatments, respectively. Black points represent each treatment marginal mean, and the line the 95% confidence interval. Colored lines and area represent marginal means at different depths and associated 95% confidence interval, respectively. Plain and dashed lines represent ungrazed and grazed treatments, respectively.

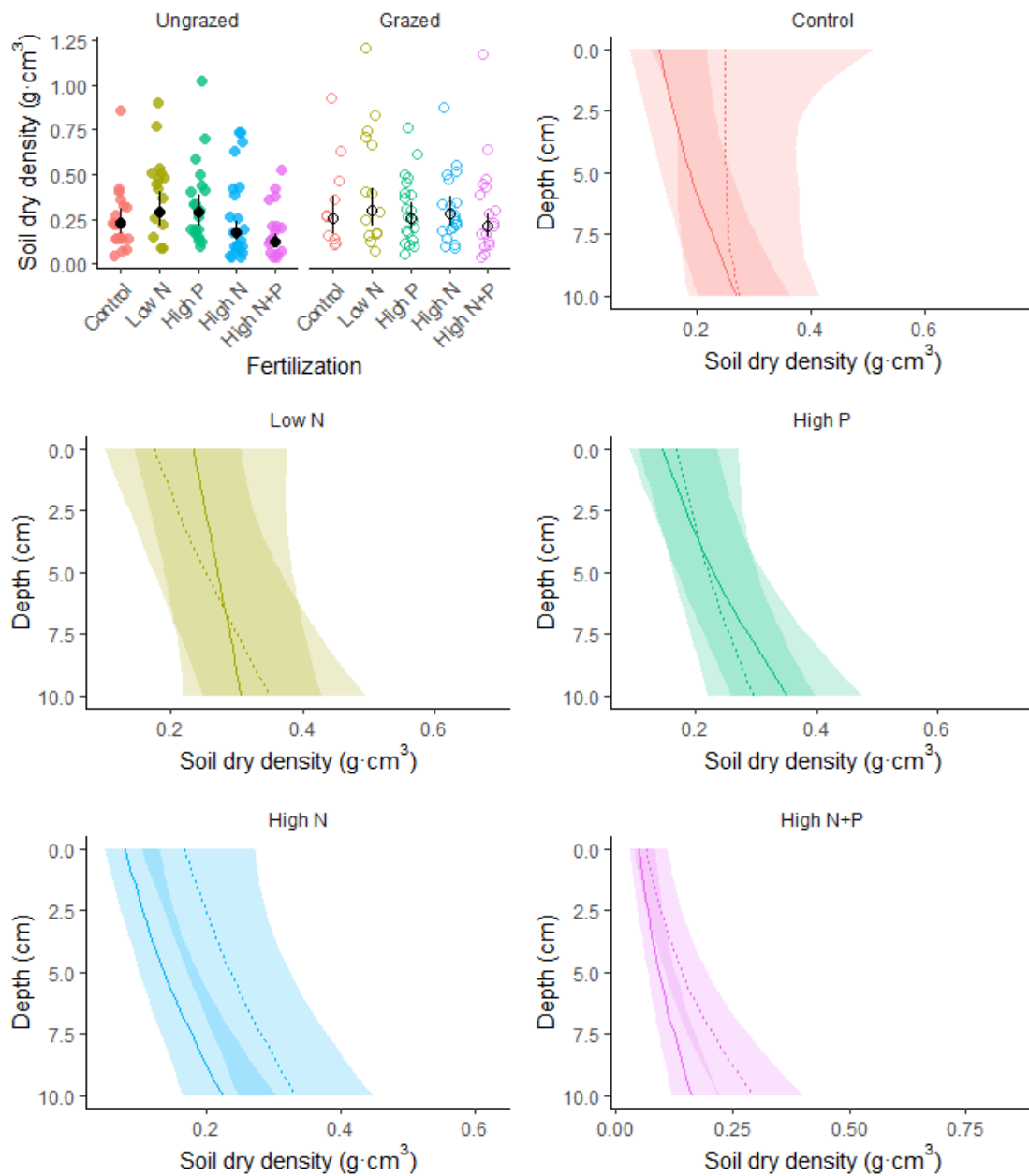


Figure S5: Effect of fertilization, grazing and depth on soil dry density. Colored points are measured values. Plain and open symbols represent ungrazed and grazed treatments, respectively. Black points represent each treatment marginal mean, and the line the 95% confidence interval. Colored lines and area represent marginal means at different depths and associated 95% confidence interval, respectively. Plain and dashed lines represent ungrazed and grazed treatments, respectively.

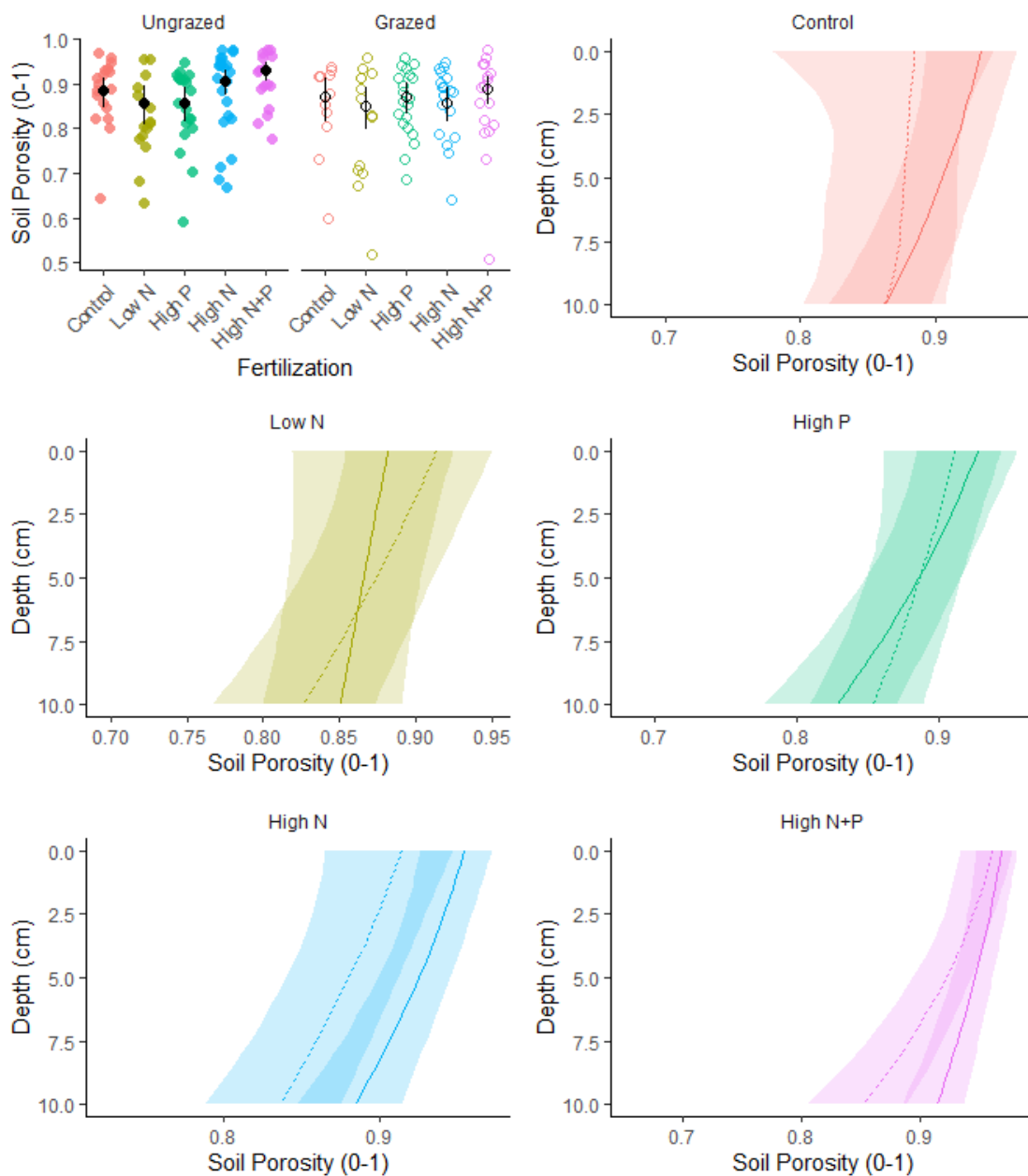


Figure S6: Effect of fertilization, grazing and depth on soil porosity. Colored points are measured values. Plain and open symbols represent ungrazed and grazed treatments, respectively. Black points represent each treatment marginal mean, and the line the 95% confidence interval. Colored lines and area represent marginal means at different depths and associated 95% confidence interval, respectively. Plain and dashed lines represent ungrazed and grazed treatments, respectively.

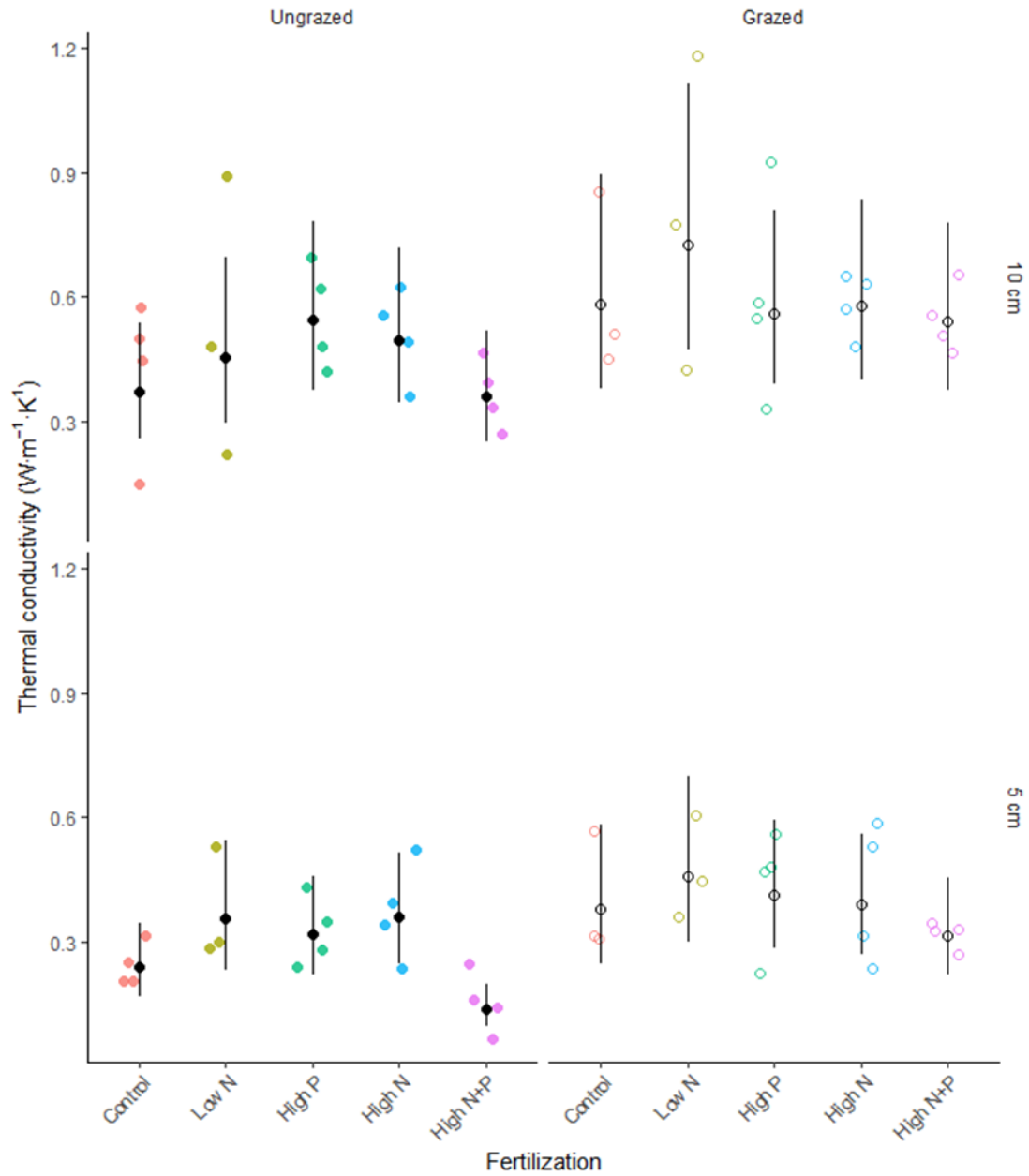


Figure S7: Effect of measurement depth, fertilization and grazing on soil thermal conductivity. Colored points are measured values. Plain and open symbols represent ungrazed and grazed treatments, respectively. Black points represent each treatment marginal mean, and the line the 95% confidence interval.

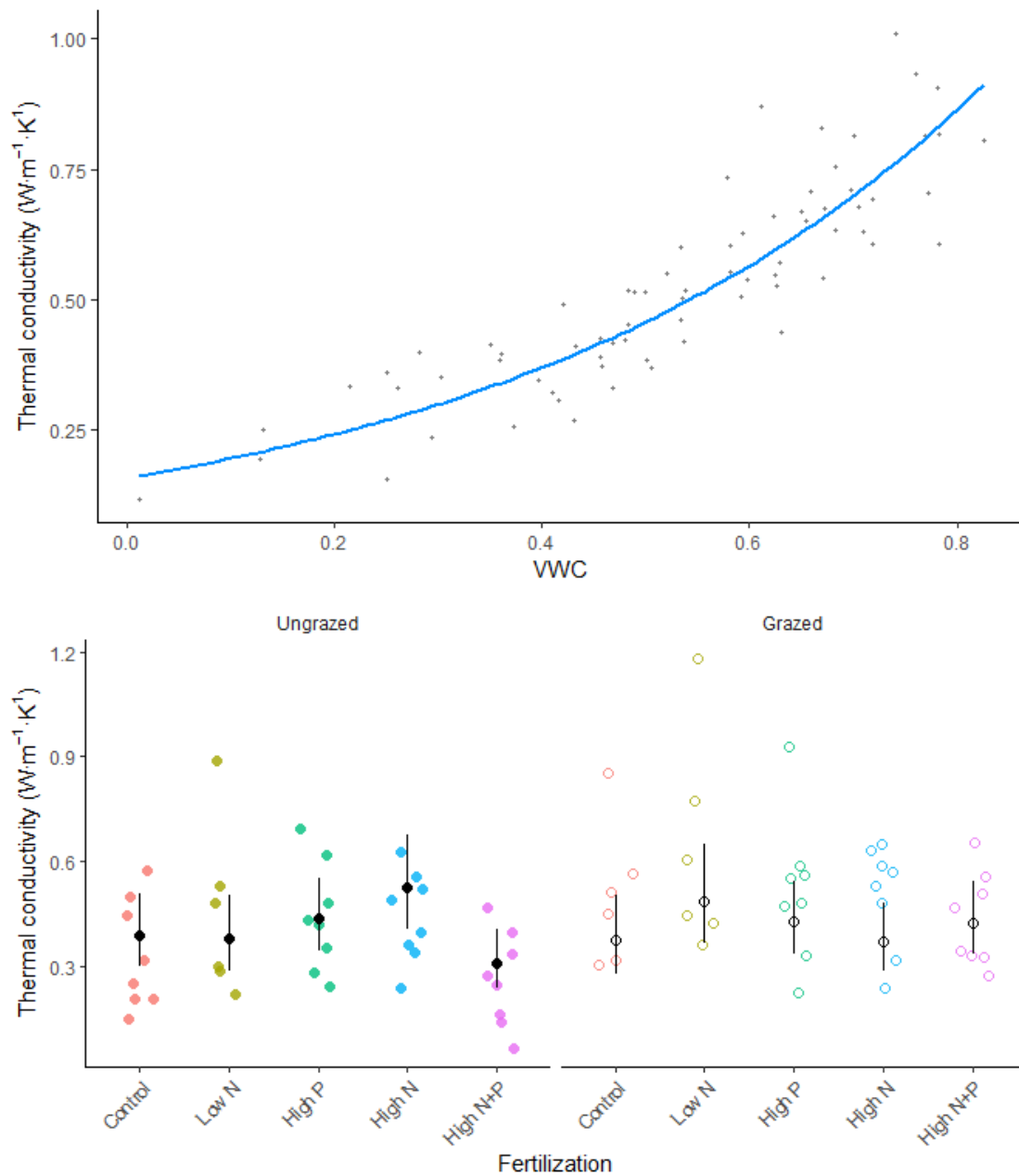


Figure S8: Marginal effect of soil volumetric water content, fertilization and grazing on soil thermal conductivity. Colored points are measured values. Plain and open symbols represent ungrazed and grazed treatments, respectively. Black points represent each treatment marginal mean, and the line the 95% confidence interval.



Fig S9: Pictures of plots showing organic accumulation at the surface. A) Grazed and ungrazed control and High N+P of block “ROC6”. White lines delimitate the grazed subplots. B) Grazed and ungrazed High N+P of block “ROC7”. White line marks the limit between grazed and ungrazed subplots.

Chapitre III

Chapitre III

C and N isotopic fractionation along permafrost profiles across the Arctic: a data-reanalysis.

Authors: Lucas Deschamps, Jennifer Paillassa, Vincent Maire, Esther Lévesque

Summary

Anticipating the mineralization of permafrost organic matter (OM) following an increase of temperature is key to global climate projections. Past conditions of OM accumulation influence the sensitivity of millennially stored OM to decomposition. C and N isotopic soil profiles are powerful tools to understand processes and rates leading to OM accumulation. In this study, we aim to test theoretically grounded hypotheses about C and N fractionation in Arctic soils, to consolidate the isotopic interpretation of soil profiles in the specific conditions of the Arctic.

Reviewing pan-Arctic literature, we gathered soil profiles of isotopic values, C/N ratio and C content from 122 soil units across 42 Arctic sites. Using Bayesian hierarchical models, we quantified how C and N fractionation (analyzed using the relationship between isotopic delta and soil C/N) depended upon the OM content of units.

We found N fractionation to be constant and independent from soil C content, OM becoming more concentrated in ^{15}N as C/N decreased and decomposition advanced. On the other hand, C fractionation was not the same in mineral and organic soils. In mineral soils, OM became more concentrated in ^{13}C as C/N decreased. In organic soil (>~30% of organic carbon content), OM did not concentrate in ^{13}C as C/N ratio decreased but tended to become more enriched in ^{12}C .

Constant N fractionation suggested that the theory developed in temperate and tropical soils may need to be revisited to understand Arctic N cycling. We demonstrated a clear enrichment in ^{13}C with decomposition in mineral soils. In these soils, the use of permafrost data supports the yet underrepresented

hypothesis of marginal fixation of atmospheric CO₂ in Arctic mineral soils. In organic soils, marginal fixation was clearly not the dominant mechanism. Preferential mineralization of ¹³C enriched labile compounds was the most probable mechanism to explain the depletion in ¹³C with decomposition in organic horizons.

Past conditions of permafrost formation, prior to freezing, may be determinant for the future of Arctic OM, as they determined OM composition and may influence microbial limitations after thawing.

Introduction

The oxidation of permafrost C will determine whether the Arctic would become a sink or a source of C while climate changes (Miner *et al.*, 2022). Arctic soils contain between 15 and 19% of the soil organic C contained in the first meter of the world soils (Köchy *et al.*, 2015), and up to 800 Pg of C in the first 3 meters (Hugelius *et al.*, 2014), equivalent to the 870 Pg stored in the atmosphere (Canadell *et al.*, 2021). Most of this Arctic C is durably stored in frozen soil horizons, but it may be respired if active layer deepens (Koven *et al.*, 2011) and permafrost is exposed to positive temperatures (Schneider von Deimling *et al.*, 2015, Schuur *et al.*, 2009). Both decomposability and temperature sensitivity will influence the respiration of organic matter (OM) and ultimately permafrost C (Davidson & Janssens, 2006, Koven *et al.*, 2015). Because older OM is generally considered more decomposed, it has long been thought that it is less decomposable and more durably stored than younger OM (Trumbore, 2000), but also more sensitive to an increase in temperature (Davidson & Janssens 2006). However, it seems there is only a weak link between age and temperature sensitivity across the Arctic (Vaughn & Torn, 2019). Similarly, decomposability of permafrost OM seems more related to the conditions and the vegetation occurring during OM accumulation than to its age (*e.g.* Grosse *et al.*, 2011; Sjörgestern *et al.*, 2016). Therefore, it is necessary to understand the processes that occurred during OM accumulation to prospect the fate of Arctic OM.

Soil depth profiles of the ratios of C and N stable isotopes revealed many aspects of OM formation, accumulation, and degradation worldwide. Many studies assumed fractionation during decomposition, leading OM to become enriched in heavier isotopes (^{13}C , ^{15}N) with depth (Ehleringer *et al.*, 2000, Baisden *et al.*, 2002). Based on this assumption, modelling the ratio of ^{13}C to ^{12}C along the soil profile of temperate forests allowed to estimate C stocks of pools with different stability (Acton *et al.*, 2013). Modelling of C isotopic ratio and of the ratio between ^{15}N and ^{14}N along soil columns permitted to estimate decomposition rates of these different pools and OM displacement parameters (Baisden *et al.*, 2002; O'Brien & Stout, 1978). Including stable isotopes in land-surface models improves the calibration of soil carbon modelling

(Camino-Serrano *et al.*, 2019). The simultaneous use of both isotopic ratios allowed to track the change in vegetation and N-cycling during soil formation (Andersson *et al.*, 2012; Tahmasebi *et al.*, 2018). In non-frozen soils, isotopic soil profiles represent powerful tools to understand and quantify OM processing and displacement. However, we lack a general framework allowing to infer the link between ^{13}C and ^{15}N isotopic ratios and the processes occurring during OM accumulation in the Arctic specific frozen soil environment.

Because of the frozen conditions in the permafrost, interpreting OM isotopic profiles in the Arctic is challenging. Contrary to unfrozen soils, a deeper OM is not mandatorily at a more advanced decomposition stage than a shallower one. Permafrost OM is preserved since its freezing. Therefore, each layer captures the signal of the conditions prevailing during soil formation, before it was frozen (Alewell *et al.*, 2011; Hutchings *et al.*, 2019; Strauss *et al.*, 2015). This led to a strong association between isotopic signature and the vegetation types having grown during the development of a given horizon (Andersson *et al.*, 2012; Pastukhov *et al.*, 2018). Moreover, cryoturbation regularly moves OM in the soil profile, burying fresh, shallow OM and subducting old soil to the surface (Gentsch *et al.*, 2015a; Xu *et al.*, 2009). The drivers of microbial abundances and activity are poorly known, the harsh conditions possibly leading both C and N to be retained and cycled in microbial biomass over long periods (Ravn *et al.*, 2017; Sorensen *et al.*, 2008a). Overall, we have little certainty about which pattern observed in unfrozen soils are observable in Arctic soils, and in which extent the associated theories are pertinent to interpret Arctic isotopic soil profiles.

The aim of this study is to provide a synthetic framework for the interpretation of C and N isotopic profiles in Arctic soils. We derived hypotheses from a modelling framework implementing current knowledge about C and N fractionation during decomposition. Hypotheses were tested using a pan-Arctic dataset compiled from published isotope profiles in active layers and permafrost cores.

Theoretical framework

Decomposition

Let's consider a pool of organic matter entering the soil at time 0. During its presence in the soil, it will be submitted to decomposition. During decomposition, complex organic molecules are degraded, and the associated C and N are assimilated by micro-organisms, a part being rejected after mineralization (Parnas, 1975). A fraction of the assimilated C will be lost during cellular respiration, while a part of N will be excreted as mineral N, partly to maintain microbial stoichiometry (Dijkstra et al., 2008). During microbial activity and turnover, the exoenzymes and the necromass will rejoin the OM pool, transforming its composition from plant residuals to microbially originated OM through time (Paul, 2016). We can describe the dynamic of the C and N pools in time (t) in a simplistic way with the following ordinary differential equations:

$$\begin{aligned}\frac{\delta C}{\delta t} &= -p_C \cdot k \cdot C \\ \frac{\delta N}{\delta t} &= -p_N \cdot k \cdot N\end{aligned}\tag{Eq. 1}$$

With C and N being respectively the size of the C and N pools ($\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$), k (year^{-1}) the decomposition rate, p_C and p_N (0-1) the proportion of decomposed C and N not returned to OM during decomposition, lost by respiration and mineralization, respectively. In other words, p_C and p_N are negatively related to C and N use efficiency (Sinsabaugh *et al.*, 2013, Mooshammer *et al.*, 2014). We will assume the proportion of C lost during microbial respiration is higher than the proportion of N mineralized and excreted ($p_C > p_N$). Therefore, the C/N ratio of organic matter decreases with time, as represented in Fig. 1b (Parnas, 1975). During all the simulations, the value of p_C was fixed to 0.4.

Syngenetic permafrost contains most of Arctic permafrost OM (Hugelius *et al.*, 2014). In this soils, accumulation of peat and deposition and stabilization of sediments captures soil organic matter rapidly after its formation. Permafrost rising following such surface aggradation allows SOM to be durably preserved at temperatures below the freezing point. This must be contrasted with

epigenetic permafrost formation, in which case permafrost forms after sedimentary deposition or OM formation, with limited freezing and protection of newly produced OM (Ping *et al.*, 2015). This study will focus on the case of syngenetic permafrost, which represents most of the soil profiles currently described in the literature. We will contrast syngenetic permafrost processes occurring in high OM soils, resulting from peat accumulation to processes occurring in mineral soils, more plausibly aggraded because of sediment deposition.

The approach used in this study is to substitute depth for time, in the aim of revealing the condition of decomposition in a wide range of C accumulating arctic soils. To produce theoretically grounded hypotheses, it is needed to add a movement process to the system of differential equation above (Eqs. 1) to account for OM movement with depth. An advective term should represent a respectable approximation of syngenetic permafrost aggradation, the depth of a given OM pool increasing as it is covered by new sediments or organic layers (like what is used to represent OM accumulation at the bottom of lakes or ocean, Soetaert & Herman, 2009). We will thus add advective terms ($\delta C/\delta z$ and $\delta N/\delta z$) to equation 1, representing the variation of C and N along depth:

$$\begin{aligned}\frac{\delta C}{\delta t} &= -v \cdot \frac{\delta C}{\delta z} - p_C \cdot k \cdot C \\ \frac{\delta N}{\delta t} &= -v \cdot \frac{\delta N}{\delta z} - p_N \cdot k \cdot N\end{aligned}\tag{Eq. 2}$$

With v being the advection rates ($0.5 \text{ cm}\cdot\text{yr}^{-1}$, Wetterich *et al.*, 2020). Considering the variation of temperature, soil moisture, oxygen, and other unresolved processes with depth, we considered an exponentially decreasing decomposition rate with depth, defined as:

$$k = k_0 \cdot \exp\left(-\frac{z}{z_h}\right)\tag{Eq. 3}$$

Where k_0 (year^{-1}) is a base decomposition rate at the surface and z_h (cm) a depth control parameter representing the depth at which k_0 is halved. In all the simulations, z_h (20 cm) was chosen to ensure almost null decomposition below an active layer of approximately 50cm.

To simulate from this model, we will consider constant input flux I_C and I_N as boundary conditions at the soil surface. To keep our model simple, we deliberately chose to ignore root input, assuming it would not change qualitatively the hypothesis we could derive from the present framework:

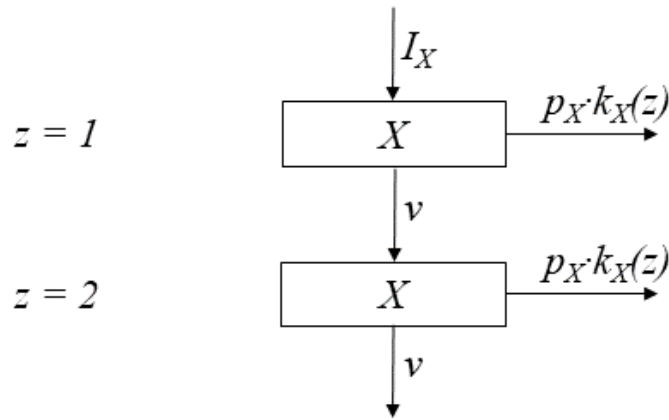
$$\begin{aligned} -v \frac{\delta C}{\delta Z} \Big|_{z=0} &= I_C \\ -v \frac{\delta N}{\delta Z} \Big|_{z=0} &= I_N \end{aligned} \tag{Eq. 4}$$

The complete model is illustrated in Fig. 1a.

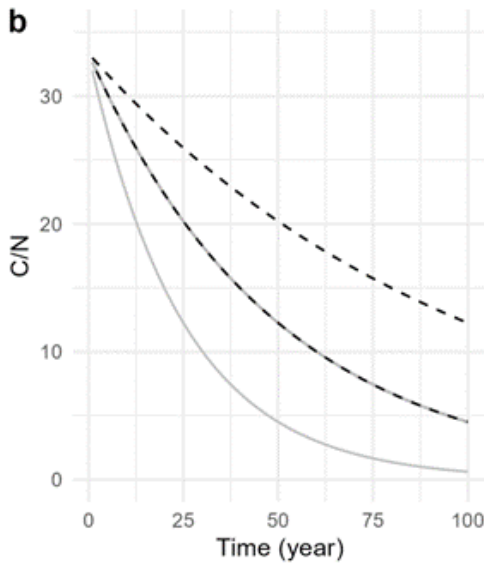
Figure 1c presents the evolution of C/N as a function of depth for different values of parameters at equilibrium. We numerically solved the models containing advective terms using the *ode.1D* function in the *deSolve* R package (Soetaert *et al.*, 2010). All code and detailed results are available in Appendix A.

Cryoturbation represents an important challenge to the understanding of Arctic OM dynamic. Frequent freezing-thawing events may cause surficial, young and slightly degraded OM to be buried at depth, where it may become protected in permafrost (Bockheim, 2007; Gentsch *et al.*, 2015; Xu *et al.*, 2009). To solve this difficulty, we will use C/N as a proxy of decomposition rather than depth. We postulate C/N captures the decomposition stage of an OM pool even if it has been displaced in the soil columns.

a



b



c

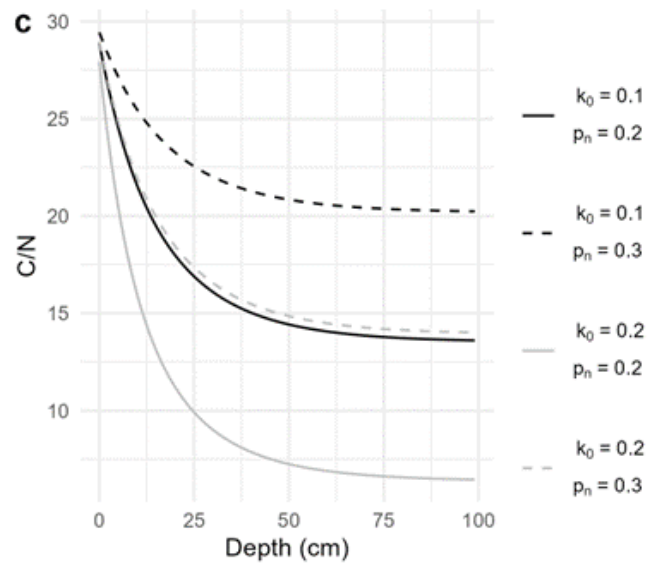


Figure 1: Representation and consequences of the decomposition model implemented in equations 1 to 4. Panel a) is a schematic representation of the model, panel b) presents the consequences of decomposition on the C/N through time without accounting for space, and panel c) presents the consequences of decomposition on the C/N ratio along depth at equilibrium. Simulations were computed using $p_c=0.4$ and $z_l=20$ cm. X stands for the element of interest, either C or N in this study.

Nitrogen stable isotopes

The $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ratio of plant tissues entering the soil system is highly variable because of the various strategies plants developed to grow in this N-limited environment (Hobbie *et al.*, 2009; Nadelhoffer *et al.*, 1996). Fixing the $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ratio of the atmosphere as a standard ($^{15}\text{R}_0$), isotopic ratios are

generally computed as more readable isotopic value ($\delta^{15}\text{N}$) using the isotopic ratio of the sample ($^{15}\text{R}_s$) and $^{15}\text{R}_0$:

$$\delta^{15}\text{N} = \frac{^{15}\text{R}_s}{^{15}\text{R}_0} - 1 \quad \text{Eq. 5}$$

Because no fractionation occurs during atmospheric N fixation, plants relying on atmospheric fixation have the same isotopic ratio as the atmospheric N_2 ($\delta^{15}\text{N} \sim 0$, Craine *et al.*, 2015), whereas mycorrhizal plants are highly ^{15}N depleted (highly negative $\delta^{15}\text{N}$, < -4) in ^{15}N relative to the atmosphere (Hobbie & Ouimette, 2009). Non mycorrhizal plants may have a wide variety of isotopic signatures depending upon where they uptake N in the soil column and depending upon the molecules they uptake. Plants with shallower roots, mosses and lichens may profit from N contained in water runoff or N deposition (potentially slightly more depleted in ^{15}N than the atmosphere), whereas plants with deep roots may exploit more decomposed OM at depth (potentially more enriched in ^{15}N , Nadelhoffer *et al.*, 1996).

Once the OM enters the soil columns, N-containing molecules may be submitted to fractionation following OM mineralization and lixiviation (Baisden *et al.*, 2002; Craine *et al.*, 2015). Fractionation occurs in living systems mostly because of the kinetic effects slowing the displacement, excretion and transformation of molecules containing a higher proportion of the heavier isotopes (Sulzman, 2008). Following the general framework in Amundson & Baisden (2000), we can express the variation in ^{15}N with time adding an apparent fractionation factor α_N to equation 2 and multiplying the N surface input by the isotopic ratio of plant materials (R_N):

$$\begin{aligned} \frac{\delta^{15}\text{N}}{\delta t} &= -v \cdot \frac{\delta^{15}\text{N}}{\delta z} - \alpha_N \cdot p_N \cdot k \cdot ^{15}\text{N} \\ -v \frac{\delta^{15}\text{N}}{\delta z} \Big|_{z=0} &= R_N \cdot I_N \end{aligned} \quad \text{Eq. 6}$$

Considering that advection occurs mostly because of surface aggradation, we did not add any associated fractionation, N and ^{15}N sharing the same advection parameter. $\alpha_N < 1$ implies an enrichment in the heavier isotope with time

and decomposition, while $\alpha_N > 1$ implies a loss of ^{15}N . Results of the N and ^{15}N mass balance equations were then divided to obtain the $^{14}\text{N}/^{15}\text{N}$ ratio and converted into $\delta^{15}\text{N}$ to ease the interpretation.

Dijkstra *et al.* (2008) proposed that in a highly C limiting environment, microbial biomass will face an excessive assimilation of N while degrading OM to obtain energy from C bounds. To maintain their stoichiometric ratio and avoid damages caused by N-rich molecules such as ammonia, they will excrete excess N after having mineralized it. Because of preferential mineralization and excretion of ^{14}N , this will lead microbial biomass to become enriched in ^{15}N in C limited environments, as will the OM ultimately derived from it ($\alpha_N < 1$). This enrichment will be slower in N-limited environments, where N excretion is not favorable and NH_4^+ is maintained in microbial cells ($\alpha_N = 1$).

Following such a framework, OM should become more enriched in ^{15}N while decomposition advances in C-limited environments, whereas no or weaker fractionation should occur in N-limited environments. This would lead the relationships between $\delta^{15}\text{N}$ and depth and C/N to be steeper in a C-limited environment (Fig. 2, $\alpha_N = 0.998$, $p_N = 0.3$) than in the N-limited environment (Fig. 2, $\alpha_N = 0.999$, $p_N = 0.2$).

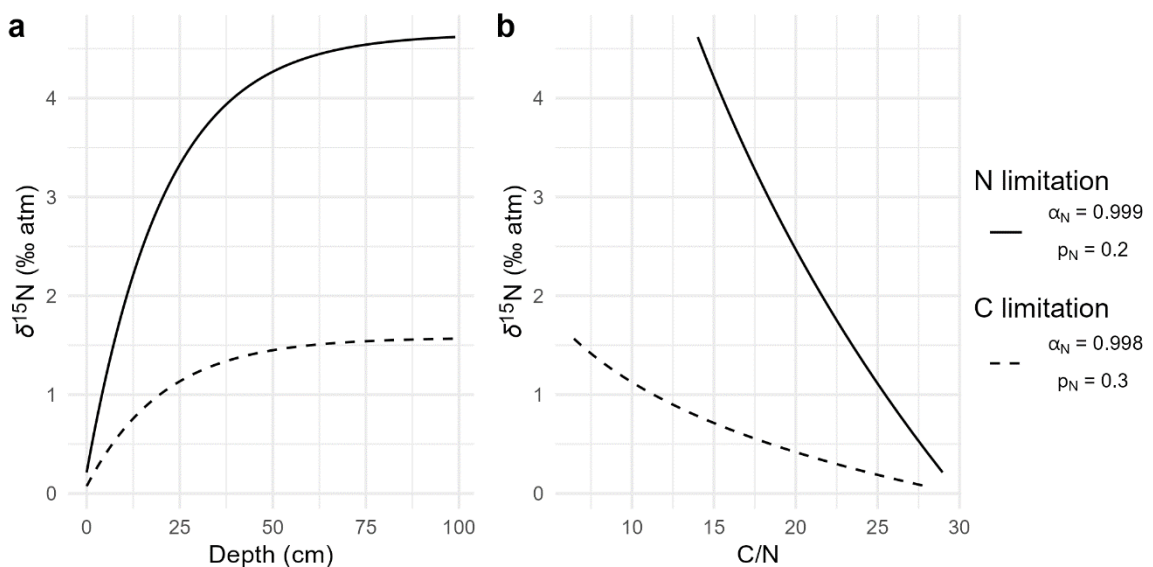


Figure 2: Impact of decomposition on the relationship between a) depth and $\delta^{15}\text{N}$ and b) C/N and $\delta^{15}\text{N}$. The basal decomposition rate, k_0 , was equal to 0.2 in all scenarios.

Strong fractionation occurs during NH_3 volatilization, nitrification, and denitrification, but it will not be considered in the present framework. These chemical reactions lead to ^{15}N depleted products, with potential enrichment of microbes and OM derived from it (Craine *et al.*, 2015). Dijkstra *et al.* (2009) considered the impact of these reactions on soil OM to be quantitatively less important relative to NH_4^+ excretion. In the Arctic, nitrification rates increase with soil moisture, whereas nitrate concentrations drive nitrification rates (e.g., Chapin 1996). N_2O production greatly increases after permafrost disturbance (Repo *et al.*, 2009; Abbott and Jones, 2015). Determining the relative intensity of volatilization, nitrification and denitrification from limited soil data is beyond the scope of this study, and we consider this process does not affect our predictions qualitatively.

Carbon stable isotopes

Because arctic plants all perform C3 photosynthesis (Billings, 1987), the diversity of the ratio between ^{13}C and ^{12}C in OM inputs is relatively more limited than for ^{15}N . We can represent variation in ^{13}C from the input toward depth with the same equations as used for ^{15}N :

$$\begin{aligned} \frac{\delta^{13}\text{C}}{\delta t} &= -v \cdot \frac{\delta^{13}\text{C}}{\delta z} - \alpha_c \cdot p_c \cdot k \cdot \delta^{13}\text{C} \\ -v \frac{\delta^{13}\text{C}}{\delta z} \Big|_{z=0} &= R_c \cdot I_c \end{aligned} \quad \text{Eq. 7}$$

Where v is the same advection rate as in equations 2 and 6, α_c the apparent fractionation factor potentially changing isotopic ratio during decomposition and R_c the isotopic ratio of plant inputs. Results of the C and ^{13}C mass balance equations were then divided to obtain the $^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$ ratio and converted into $\delta^{13}\text{C}$ to ease the interpretation.

Spatial and temporal variation of plant input signature may be important for OM analysis in the Arctic. The intensity of fractionation during C3 photosynthesis is controlled by the ratio between intra-cellular and ambient CO_2 pressure, related to stomatal closure in vascular plants (Farquhar *et al.*, 1989). This causes tissues of water stressed vascular plant to be more enriched in ^{13}C

(higher $\delta^{13}\text{C}$) than non-water-stressed vascular plants on average, because they should fractionate less during photosynthesis. Even if bryophytes also perform C3 photosynthesis, the diffusive process behind CO_2 acquisition makes their signature less intuitive. It has been shown $\delta^{13}\text{C}$ of mosses increases with wetness (because of slower diffusion of ^{13}C in water, the opposite relationship than vascular plants, Loisel *et al.*, 2009; Price *et al.*, 1997), while decreases with air temperature (Skrzypek *et al.*, 2007).

Special care should be taken when studying recent time OM accumulation. Fossil combustible burning since the industrial era has increasingly depleted the atmospheric CO_2 in ^{13}C relative to the international standard (Fig. 3a, Rubino *et al.*, 2013, Graven *et al.*, 2017). To estimate the impact of this recent depletion on recent soil OM signature, we simulated C, ^{13}C and N abundances along the soil column during the 1000-2015 period, assuming a constant fractionation of -20‰ during photosynthesis (codes in appendix A). Because older, more decomposed OM with lower C/N has been fixed under a more ^{13}C enriched atmosphere than the more recent, less decomposed OM, a negative relationship between C/N ratio and $\delta^{13}\text{C}$ of organic matter occurs in modern times, even without any fractionation during decomposition (Fig. 3b and c, black plain line, as proposed by Ehleringer *et al.* 2000). Atmospheric ^{13}C composition is far less certain in the pre-industrial era, but no tendency of such magnitude has been discovered during the last millennium (Rubino *et al.*, 2013).

Isotopic signature of the different plant tissues and molecules is variable (Nadelhoffer & Fry, 1988), with important implications for OM analysis. More recalcitrant compounds such as lignin or lipids are generally depleted in heavy carbon isotope relative to bulk plant tissues (by \sim -3 and \sim -4 ‰, on average, Bowling *et al.*, 2008), while more labile compounds such as sugars, starch or cellulose are generally enriched in ^{13}C (by \sim 1, 2 and 2 ‰, respectively, Bowling *et al.*, 2008).

These differences in signature of different labile compounds convey information about the conditions occurring during decomposition. At the first stage of decomposition, ^{13}C enriched labile molecules are preferentially

respired, leading to a decrease of the $\delta^{13}\text{C}$ of OM (Melillo *et al.*, 1989). In oxic environments, recalcitrant compounds are then consumed as microbial community changes, reestablishing original OM $\delta^{13}\text{C}$ or increasing it, as discussed in the next paragraph (Lerch *et al.*, 2011). In anoxic environments, such as those favoring peat accumulation, ^{13}C enriched, recalcitrant compounds are degraded slowly and preserved as OM (Moore & Basiliko, 2006). OM $\delta^{13}\text{C}$ will become closer to the signature of more recalcitrant ^{13}C depleted compounds when decomposition occurs, causing a depletion in ^{13}C relative to the original material (Benner *et al.*, 1987). Even if there is no kinetic isotopic effect during decomposition, this leads to an apparent fractionation factor $\alpha_c > 1$. The grey dashed gray line of fig. 3b and c presents the consequence of such a fractionation. Because less decomposed OM has more ^{13}C enriched molecules, it leads to a global positive relationship between C/N and $\delta^{13}\text{C}$, which is stronger without a depleting trend in atmospheric CO_2 (Figs. 3b, c).

Even if it has been a long-standing question, no kinetic fractionation effect seems to take place during aerobic respiration of soil OM. While mitochondrial respiration was hypothesized to favor the emission of $^{12}\text{C}\text{-CO}_2$, tests of fractionation during microbial respiration have led to an unconvincing wide range of possible fractionation (Ehleringer *et al.*, 2000; Werth & Kuzyakov, 2010). Breecker *et al.* (2015) concluded there was no fractionation during aerobic respiration of well-preserved soil samples, while disturbances during manipulations may cause misleading results.

The marginal fixation of CO_2 by decomposers may however cause an enrichment in ^{13}C as OM decomposes (Ehleringer *et al.*, 2000). In the Arctic, Šantrůčková *et al.* (2018) showed interstitial CO_2 fixed by soil micro-organisms may represent approximately 1% of the CO_2 respired in mineral and cryoturbated horizons, and 16.1% on average in mineral permafrost horizon, with only negligible fixation in organic layers. The diffusion of atmospheric CO_2 through soil pores makes soil CO_2 generally strongly ^{13}C enriched relative to OM (Amundson *et al.*, 1998). Because of this enrichment of CO_2 in soil pores, and because fixation may preferentially use ^{13}C , Šantrůčková *et al.* (2018) showed OM enrichment may occur during centuries of decomposition

while slightly ^{13}C enriched microbial necromass accumulates in the finest soil OM pools. In our theoretical framework, this would lead to an apparent fractionation with $\alpha_c < 1$, the result of which would lead to a negative $\delta^{13}\text{C}$ -C/N relationship, accentuated since the beginning of the industrial era, as shown by the plain gray lines in Fig. 3b and c.

Fractionation during methanogenesis leads emitted CH_4 to be highly depleted in ^{13}C , while remaining reactants and methanogens remain ^{13}C enriched (Blaser & Conrad, 2016). Methane emission is null in dry tundra but may represent up to 6.3% of ecosystem respiration in permafrost fens (Olefeldt *et al.*, 2013). Therefore, methanogenesis may contribute to enrich OM in ^{13}C in ecosystems with high organic accumulation. This enrichment may partly compensate the apparent depletion due to the preservation of ^{13}C depleted compounds in anoxic conditions.

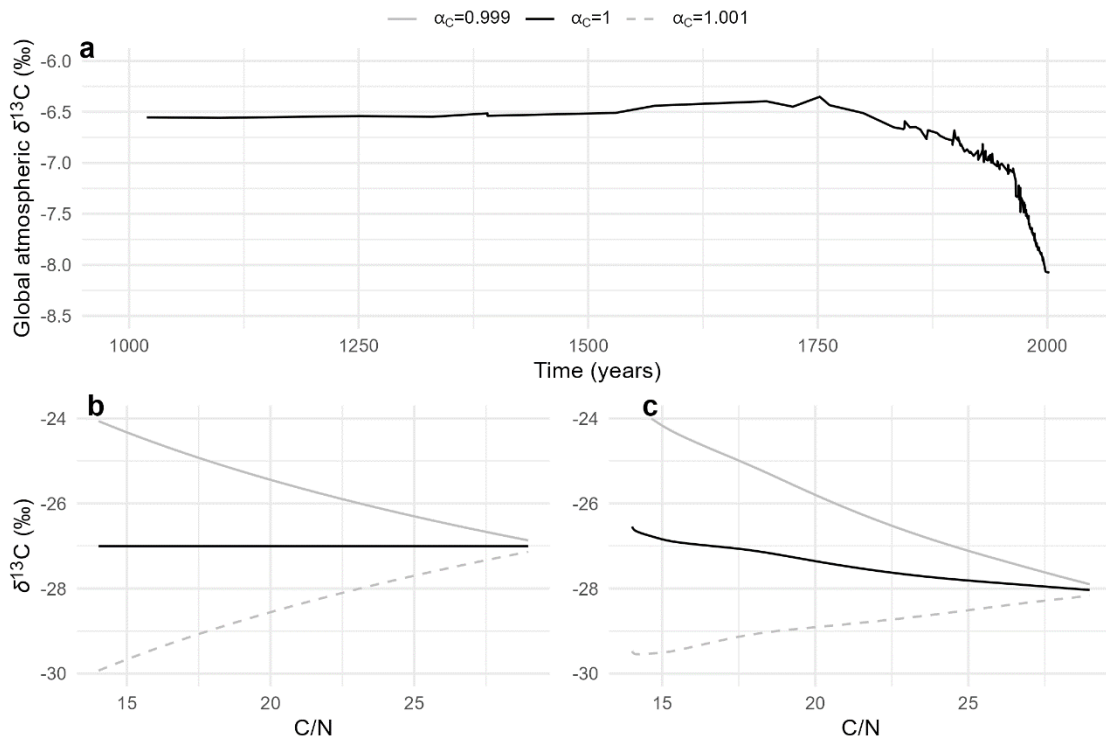


Figure 3: Temporal variation of atmospheric $\delta^{13}\text{CO}_2$ during the last millennium (a) and impact of different fractionation processes during decomposition on the relationship between C/N and $\delta^{13}\text{C}$ when $\delta^{13}\text{C}$ of inputs is stable (b) and when $\delta^{13}\text{C}$ of inputs becomes depleted with time (c), as since the beginning of the industrial era. $\alpha_c < 1$ represents a scenario where marginal fixation of CO_2 occurs in mineral soils, whereas $\alpha_c > 1$ represents the results of preferential preservation of recalcitrant, ^{13}C depleted compounds in anoxic

conditions favorable to peat accumulation. The basal decomposition rate, k_0 , was equal to 0.2 in all scenarios. Atmospheric data are from Rubino et al. (2013).

Hypotheses

We expect a negative relationship between $\delta^{15}\text{N}$ and C/N ratio of organic matter (OM) in soils with low mean C/N (Fig. 2b, dashed line), where C should have been limiting for microbial biomass during decomposition (Table 1). We expect the slope of the $\delta^{15}\text{N}$ -C/N relationship to approach zero as mean soil C/N increases. We thus derive:

H_N : a positive relationship between the $\delta^{15}\text{N}$ -C/N slope and the mean C/N of soil.

Because high SOC soils generally appear in low-redox conditions, when decomposition is slowed down, we expect a positive $\delta^{13}\text{C}$ -C/N relationship in high SOC soils (Fig. 3b and c, dashed gray line). In low SOC soils, we expect young horizons to have a negative $\delta^{13}\text{C}$ -C/N relationship because of recent depletion of atmospheric CO_2 , and older horizons to have the same relationship because of long-term marginal fixation of interstitial CO_2 (Table 1, Fig. 3b and c, plain gray line). We thus derive:

H_C : a positive relationship between the $\delta^{13}\text{C}$ -C/N slope and the C content of the soil.

Table 1: Summary of the processes influencing C and N isotopic ratios during OM accumulation, and its impact on the relationship between C/N and delta values in Arctic soils.

| Element | Mechanism | Isotopic ratio | α | Slope with C/N | Conditions |
|----------|---|---|----------|----------------|----------------------|
| N | Mineralization of NH_4^+ | Enriched in ^{15}N with decomposition | <1 | Negative | C-limited |
| | Conservation of NH_4^+ | Stable ^{15}N with decomposition | ~1 | Null | N-limited |
| C | Fractionation during respiration | Enriched in ^{13}C with decomposition | =1 | Null | Oxic, mineral soil |
| | Marginal fixation of enriched CO_2 | Enriched in ^{13}C with C accumulation | <1 | Negative | Oxic, mineral soil |
| | OM input of modern CO_2 | Enriched in ^{13}C with C accumulation | <1 | Negative | Active layer |
| | Fractionation during methanogenesis | Enriched in ^{13}C with C accumulation | <1 | Negative | Anoxic, organic soil |
| | Preservation of depleted compounds | Depleted in ^{13}C with decomposition | >1 | Positive | Anoxic, organic soil |

Material and Methods

Literature search and exclusion criteria

We searched the Scopus database for any article reporting isotopic values, C/N and massic C content in Arctic soil cores. The query was performed on October 20, 2020, with the keywords (soil OR permafrost) AND (arctic) AND (^{13}C OR ^{15}N), leading to a total of 897 articles. We excluded articles which 1) did not take place in terrestrial ecosystems; 2) did not measure massic C content, C/N and $\delta^{13}\text{C}$ or $\delta^{15}\text{N}$ at more than three depths in soil cores; 3) made inferences without reporting raw data nor summary statistics at multiple depths. When necessary, data were digitized from plots using the WebPlotDigitizer software (Rohatgi 2021).

Analysis was based on “units”, defined as sections of cores constituted during homogeneous vegetation and condition of decomposition (Fig. 4a). Units were delimited using stratigraphic information recovered in the text and figures of the paper. For example, the Late Glacial/Early Holocene thermokarst lake deposits of the Dmitry Laptev Strait (Fig. 5 in Schirmer *et al.*, 2011)

is considered as a unit in this study, whereas the Holocene polygonal cover above it in the profile constitutes another unit. We considered units to combine into a “core”, and cores into “sites”. No selected article reported soil $\delta^{15}\text{N}$ only. Prater et al. (2020) reported C/N and isotopic values for soil fractions at different depth. We computed bulk soil values by computing the mean of each variable weighted by the relative weight of the fraction. Table 2 presents a summary of articles, and the way data was extracted. Fig. 4b presents a map of the sites sampled by the different studies. The complete data table is available in supplementary material (Data S1).

Table 2: Summary of the extracted data from the 15 publications reporting OM C and N isotopic values, C/N and SOC in permafrost cores. SOC represents the mean soil organic carbon of a unit.

| Study | Number of sites | Number of cores | Number of units | SOC Mean (range) | Element | Data form | Active layer samples |
|---|-----------------|-----------------|-----------------|------------------|---------------|-------------------|----------------------|
| Andersson <i>et al.</i> (2012) | 1 | 1 | 3 | 46.6 (45.2-48.1) | C, N | Statistics, Plots | No |
| Hicks Pries <i>et al.</i> (2012) | 1 | 3 | 3 | 39.4 (38.4-39.9) | C, N | Statistics, Plots | Yes |
| Hugelius <i>et al.</i> (2012) | 7 | 7 | 7 | 33.1 (6.9-46.8) | C, N | Raw data, Plots | No |
| Hutchings <i>et al.</i> (2019) | 1 | 1 | 5 | 13.6 (0.56-34.4) | C | Raw data, Tables | No |
| Krüger <i>et al.</i> (2014) | 12 | 36 | 36 | 45.2 (30.1-49.1) | C | Raw data, Plots | Yes |
| Pastukhov <i>et al.</i> (2020) | 3 | 4 | 4 | 46.6 (44.0-48.4) | C, N | Raw data, Tables | Yes |
| Prater <i>et al.</i> (2020) | 1 | 4 | 4 | 24.7 (23.7-27.0) | C, N | Raw data, Tables | No |
| Ravn <i>et al.</i> (2020) | 1 | 1 | 1 | 9.28 (9.28-9.28) | C | Summaries, Tables | No |
| Schirrmeister <i>et al.</i> (2011) | 5 | 15 | 26 | 3.16 (0-10.5) | C | Raw data, Plots | No |
| Schirrmeister <i>et al.</i> (2018a, b) | 1 | 8 | 8 | 9.96 (3.45-19.5) | C | Raw data, PANGEA | No |
| Skrzypek <i>et al.</i> (2008) | 1 | 1 | 1 | 16.3 (16.3-16.3) | C, N | Raw data, Plots | Yes |
| Stapel <i>et al.</i> (2016a, b) | 1 | 1 | 2 | 2.95 (2.42-3.94) | C | Raw data, PANGEA | No |
| Strauss <i>et al.</i> (2015) | 1 | 4 | 9 | 3.33 (0.68-10.0) | C | Raw data, Plots | No |
| Wetterich <i>et al.</i> (2017a, b, c, 2018) | 1 | 2 | 2 | 8.41 (6.18-12.0) | C | Raw data, PANGEA | No |
| Windirsch <i>et al.</i> , (2019, 2020) | 1 | 2 | 6 | 0.52 (0.1-1.15) | C | Raw data, PANGEA | No |
| Xu <i>et al.</i> (2009) | 1 | 1 | 1 | 9.55 (9.55-9.55) | C, N | Raw data, Tables | No |
| 17 studies | 42 sites | 95 cores | 122 units | 24.47 (0.1-49.1) | C: 17 N: 8 | - | - |

Data blinding approach

To avoid the impact of confirmation bias during data preparation and model development (Nuzzo, 2015), we used a data blinding approach (Fig. 4,

MacCoun & Perlmutter, 2015). Values of each variable were randomized within units, breaking depth ordering and relationships among variables. Introduction, theoretical framework, hypothesis, model, and figures were then developed blind, the measured data set being used only once model formulation, model convergence and clarity of text and figure were recognized by all authors. Every change in analysis made after the discovery of real data is labelled as post-blinding.

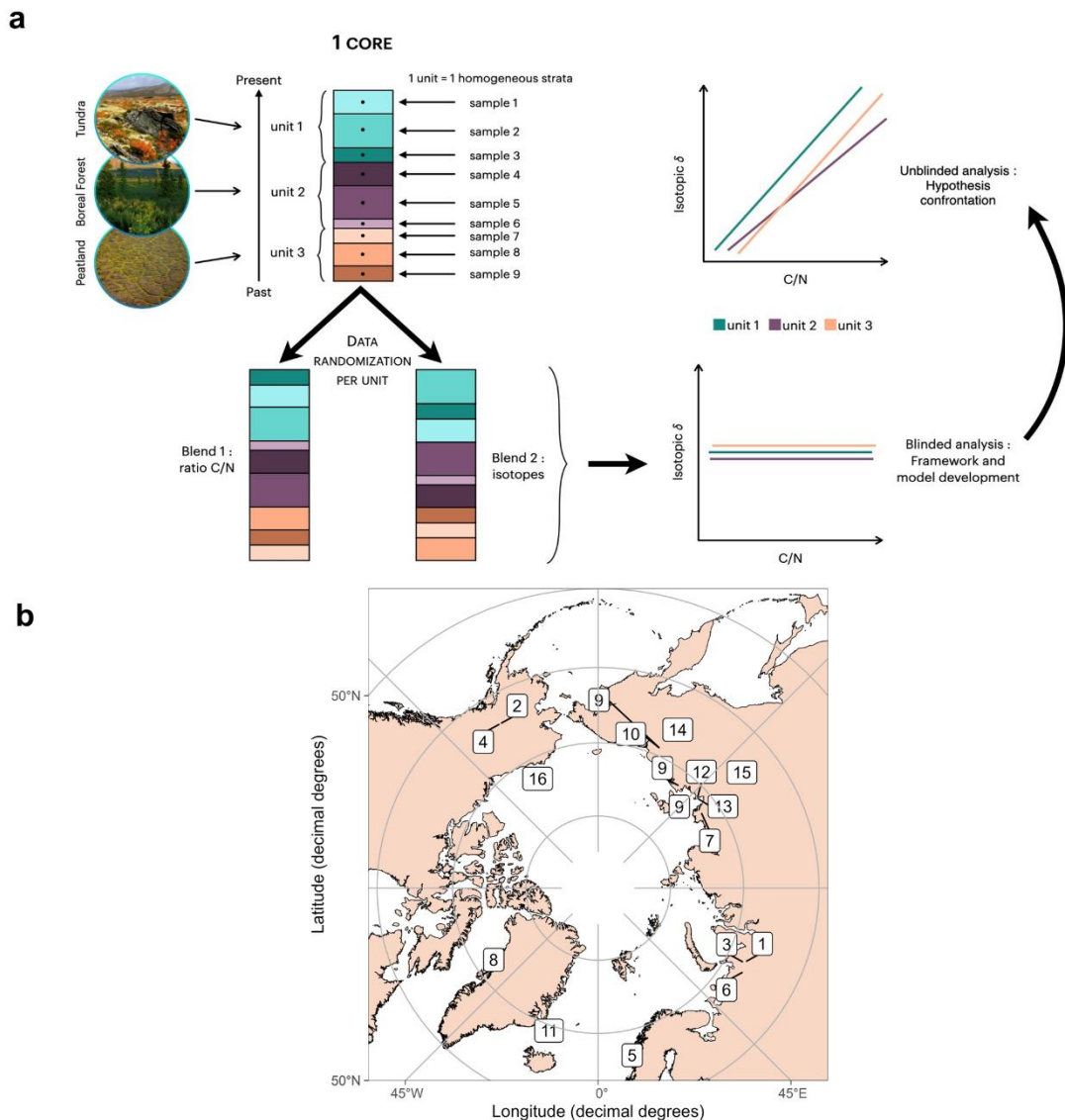


Figure 4: Schematical representation of the analysis framework (a) and map presenting the distribution of the analysed studies (b).

Statistical analysis

We used Bayesian hierarchical models to confront the hypotheses. The i^{th} isotopic value y_i in the unit u was modelled as:

$$\begin{aligned} y_i &\sim \text{Normal}(\mu_i, \sigma) \\ \mu_i &= \alpha + \beta_{u(i)} + x_i \cdot \beta'_{u(i)} \\ \{\beta_{u(i)}, \beta'_{u(i)}\} &\sim \text{MultiNormal}(\{0, \epsilon_{u(i)}\}, \Sigma) \end{aligned} \quad \text{Eq. 8}$$

Where x_i is the log of the C/N ratio of the i^{th} observation, α the global intercept, $\beta_{u(i)}$ the hierarchical intercept of the unit of the observation i , and $\beta'_{u(i)}$ the hierarchical slope between C/N and the isotopic value in the unit of the observation i . μ_i and σ are the mean and the residual standard-deviation of the normal distribution, respectively. $\epsilon_{u(i)}$ is the linear predictor of the hierarchical slope of unit u , and Σ a 2x2 covariance matrix.

To test the hypotheses, we modelled the relationship between the slope of the C/N- δ isotopic values relationship and the unit mean C/N (H_N) or C content (H_C , C_u), with γ and γ' being the intercept and slope, respectively.

$$\epsilon_u = \gamma + \gamma' \cdot C_u \quad \text{Eq. 9}$$

To account for the uncertainty around the mean unit C/N or C content, C_u was a parameter estimated such as

$$\begin{aligned} C_i &\sim \text{logNormal}(\log(C_{u(i)}), \sigma_C) \\ \log(C_{u(i)}) &\sim \text{Normal}(\lambda, \phi) \end{aligned}$$

Where C_i is the C/N or the carbon concentration of the i^{th} observation, σ_C is the residual standard deviation around the log of the mean C content of the units, and λ and ϕ the estimated mean and standard deviations of the population of estimated mean units C content.

Parameters were estimated using the NUTS algorithm in *stan* (Stan Development Team, 2022, through the *cmdstanR* (Gabry & Češnovar, 2022) interface in the *R 4.2.0* software (R Core Team, 2022). We sampled posterior distribution of parameters with three chains of 2000 warm-up and 2000 sampling

iterations. Careful prior predictive checks were realized to ensure priors avoided the prediction of impossible isotopic values whereas being not informative about the direction of the slopes. We ensured sampling from the posterior distributions were unbiased (no divergent transition when setting the adapt delta argument to 0.9) and efficient (no warning about tree depth when setting the max tree depth argument to 12).

Results

The compiled dataset captured an important variability of soil isotopic values. $\delta^{15}\text{N}$ varied between -2.77 and 7.87 ‰, with a median at 0.9 ‰, whereas $\delta^{13}\text{C}$ varied between -31.8 and -22.5 ‰, with a median at -27.1 ‰. In the dataset used for ^{15}N analysis, C/N varied from 8.20 to 113, with a median at 22.7, whereas mean unit SOC varied between 9.55% and 48.4%, with a median at 39.8. In the dataset used for ^{13}C analysis, C/N varied from 1.05 to 162, with a median at 21.0, whereas unit SOC varied between 0.12% and 49.1%, with a median at 30.1%.

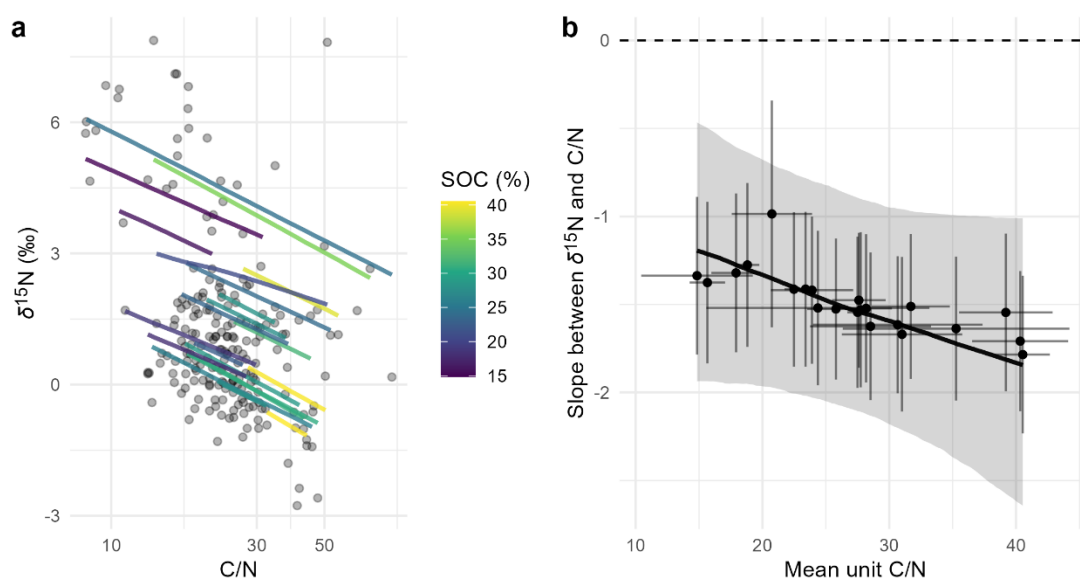


Figure 5: Relationships between a) $\delta^{15}\text{N}$ and C/N within each unit and b) $\delta^{15}\text{N}$ -C/N slopes and the mean C/N content of each unit. Each colored line of panel a represents the regression predicted values for a unit. Each point of panel b represents the median estimated slope and mean SOC of a unit, the associated vertical and horizontal lines representing the mean absolute deviations around the median. The thick black line represents the median regression predictions, and the shaded area the associated 95% credible interval. Notice the logged x-axis in panel a.

We detected a constant fractionation of N isotopes during past Arctic decomposition (Fig. 5a and b), organic matter becoming more ^{15}N enriched when C/N decreased in all units (Fig 5b). The intercept of the relationship between mean unit SOC and the slope between $\delta^{15}\text{N}$ and C/N was on average -0.843 (95% credible interval, ci: -1.78 ; -0.112). The slope of this relationship was null with a negative trend (median : -0.024 , ci: -0.058 ; 0.006) (Fig. 5b).

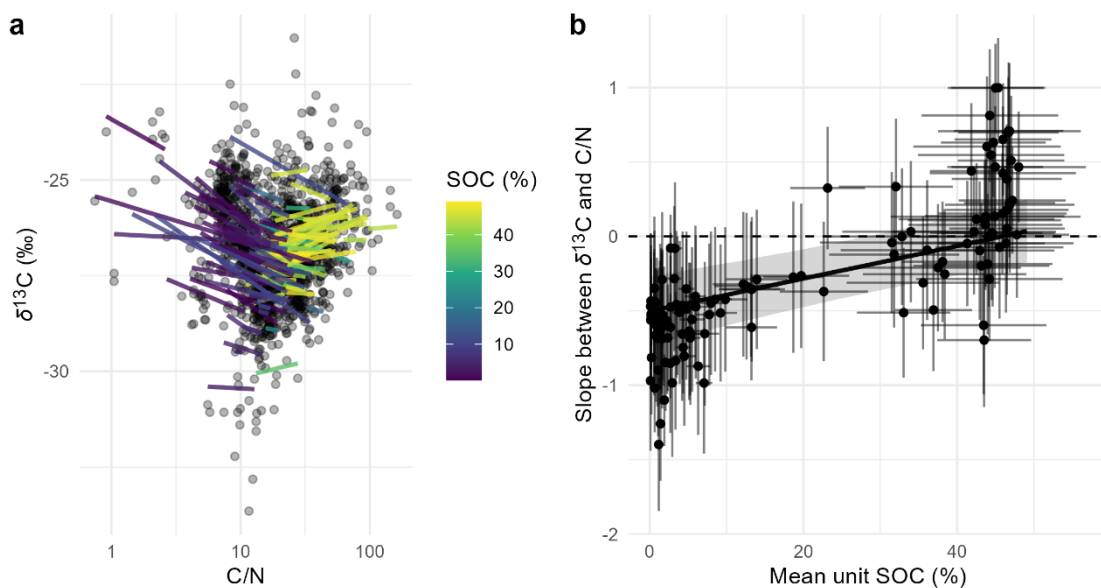


Figure 6: Relationships between a) $\delta^{13}\text{C}$ and C/N within each unit and b) $\delta^{13}\text{C}$ -C/N slopes and the mean C content of each unit. Each colored line of panel a represents the regression predictions for a unit. Each point of panel b represents the median estimated slope and mean SOC of a unit, the associated vertical and horizontal lines representing the mean absolute deviations around the median. The thick black line represents the median regression predictions, and the shaded area the associated 95% credible interval. Notice the logged x-axis in panel a.

On the other hand, C fractionation varied during past Arctic decomposition (Fig. 6a) depending upon unit SOC (Fig. 6b), with negative $\delta^{13}\text{C}$ -C/N slopes at low SOC and null or positive slopes at high SOC. The intercept of the relationship between mean unit SOC and the $\delta^{13}\text{C}$ -C/N slopes was negative, with a median equaled to -0.503 (ci: -0.700 ; -0.306). This indicates OM becomes enriched in ^{13}C as C/N decreases for units with low C content. The slope was on average 0.011 (ci: 0.007 ; 0.015), indicating $\delta^{13}\text{C}$ -C/N slopes approached positive values with increasing SOC content. The slopes between $\delta^{13}\text{C}$ and C/N remained negative until mean unit SOC reached approximately 40%, both negative and positive slopes occurring above that threshold.

Discussion

Nitrogen

Our results invalidated H_N , with no variation of the $\delta^{15}\text{N-C/N}$ relationship along the gradient of soil C/N, whereas a positive relationship was expected. This points towards a constant fractionation against ^{14}N when past Arctic decomposition occurred ($\alpha_N < 1$). Following Dijkstra *et al.* (2008) it means microbes excreted as much ^{14}N enriched NH_4^+ during decomposition in organic and in mineral soils. In mineral soil and at low C content, *i.e.* when carbon is expected to be limiting for microbial growth, fractionation is expected because microbes shall excrete excess N to maintain their stoichiometric (C/N) ratio. This excretion leads to the loss of ^{15}N depleted NH_4^+ and the enrichment of microbial biomass in ^{15}N . This is in line with recent results showing that 20-60% of nitrogen absorbed by microbes is mineralized (not used for biomass nor enzyme production) in mineral horizons of Arctic soils (Wild *et al.*, 2013, 2018). A similar nitrogen fractionation in organic soils is not expected, because micro-organisms are expected to use a higher proportion of N for growth in the presence of abundant C sources.

Our results suggest that microbial communities in highly organic soils still excreted excess N during the past accumulation of Arctic soils. This is in contradiction with studies of the organic horizons of current active layers. Less than 30% of the N assimilated by microorganisms during decomposition was excreted in organic horizons of current active layers across the Arctic (Wild *et al.*, 2013, 2018). This is coherent with glycine fertilization experiments showing that current Arctic microbes cycle N in microbial biomass, immobilizing it for years (Ravn *et al.*, 2017; Sorensen *et al.*, 2008a). However, these fertilization studies suggest Arctic microbes may be colimited by C and N, as C fertilization does not increase mineral N production (Sorensen *et al.*, 2008a). The studied organic soils probably accumulated in low redox conditions with processes favoring long-term peat accumulation. Peat becomes more concentrated in recalcitrant molecules with depth and decomposition time (Hill *et al.*, 2014), as discussed below. Moreover, anaerobic conditions leading to peat formation limit greatly the energy that microbes can obtain from OM degradation (Boye *et al.*, 2017). These conditions can lead to a possible C limitation

for microbes relying on more decomposed OM (Hill *et al.*, 2014) and to excess N excretion, as suggested by our results. Moreover, microbes may also be P limited in peat (Hill *et al.*, 2014; Parvin *et al.*, 2018), the limitation increasing with decomposition, when P becomes trapped in SOM (Margalef *et al.*, 2017; Parvin *et al.*, 2018) and the parent rock is not in contact with the soil surface as observed during boreal paludification (Simard *et al.*, 2007). More studies are needed to determine if P limitation needs to be considered in the stoichiometric theories underlying microbial N fractionation in organic soils.

Our results support the well-established pattern of ^{15}N enrichment with decomposition in Arctic soils (Fig. 5a; Craine *et al.*, 2015). Yet, we found far less available ^{15}N soil data than ^{13}C . We did not find evidence that N limitation overcame C limitation during the formation of organic soils, leading to greater microbial N retention. Widespread C limitation in Arctic soils suggests microbial respiration may greatly increase in the Arctic as more abundant, labile OM comes into the soil, for example following shrub encroachment (Myers-Smith *et al.*, 2011). More ^{15}N soil profiles, in a greater range of conditions, and specific laboratory experiments are needed to evaluate if Arctic microbes are C limited or if Dijkstra *et al.* (2008) theory may be amended to account for specificities of decomposition in Arctic soils.

Carbon

Our results corroborated H_c , supporting the idea of different C fractionation in mineral and organic Arctic soils. This supports the general idea that OM stored in permafrost after sediment deposition at the surface (low SOC level, negative slope with C/N, Fig. 6) has been submitted to different decomposition processes than OM stored after peat accumulation (high SOC level, positive slope with C/N). Because of their likely different chemical composition, they may not be sensitive to the same variables after thawing.

At low SOC, we observed an enrichment in ^{13}C during decomposition ($\alpha_c < 1$). This is coherent with the enrichment expected following the marginal fixation of CO_2 (Šantrůčková *et al.*, 2018). Indeed, the fixation of ^{13}C depleted atmospheric CO_2 is not sufficient to explain the observed patterns as no mineral units were sampled in the active layer (see Table 2 for different possible

explanatory mechanisms). In addition, the fractionation of carbon during decomposition has been discarded as a potential mechanism by recent experimental tests (Breecker *et al.*, 2015). Such enrichment in ^{13}C during decomposition in low SOC soils echoes recent patterns observed in the Arctic. Positive correlation between $\delta^{13}\text{C}$ and the degree of decomposition measured by the ratio of alkyl-C to O/N alkyl-C and the ratio of O alkyl-C to methoxyl C of lignin has been reported in the study of different soil physical fractionation in the Arctic (Gentsch *et al.*, 2015b, Prater *et al.*, 2020). This suggests microbially derived OM stored in finer or denser soil fraction were enriched in ^{13}C relative to particulate organic matter. Coherently, Hugelius *et al.* (2012) showed that OM became enriched in ^{13}C while humic compounds were concentrated in older and deeper OM of mineral horizons. Hutchings *et al.*, (2019) found permafrost OM with a greater microbial signature to be enriched in ^{13}C relative to OM made of a higher proportion of plant materials.

At high SOC ($> \sim 30\%$), we observed a potential depletion in ^{13}C during decomposition in some units ($\alpha_c > 1$), but the effect was, on average, small and variable. Assuming such high SOC accumulation came from low redox conditions, we expected preservation of ^{13}C depleted compounds to drive isotopic signature of OM in high SOC soils (Benner *et al.*, 1987). The uncertain fractionation at high SOC and the increase of the $\delta^{13}\text{C}$ -C/N slope with SOC suggest that preservation of ^{13}C depleted compounds takes place in high SOC soils, but that other mechanisms must be accounted for to explain the variation of $\delta^{13}\text{C}$ in organic Arctic soils. Support for the preservation of ^{13}C depleted compounds in high SOC soils was measured in the Arctic. Prater *et al.* (2020) showed $\delta^{13}\text{C}$ to be negatively correlated with the proportion of carbohydrates and positively correlated with the proportion of lignin, lipids, and protein in particulate organic matter. Hutchings *et al.* (2019) found the most ^{13}C depleted OM in horizons with well-preserved lignin, ^{13}C enriched OM taking place in horizons with a high lignin degradation index. Interestingly, the proportion of humic compounds was lower in deeper, older and ^{13}C depleted organic horizons in the study of Hugelius *et al.* (2012). This supports the idea that OM accumulates in Arctic organic soils by preservation of recalcitrant

compounds rather than by humification, with a low concentration of microbially-derived compounds (Pastukhov *et al.*, 2018; Prater *et al.*, 2020).

Multiple processes may limit the depletion of OM with decomposition in organic Arctic soils. There is, for now, little evidence that marginal fixation of ^{13}C enriched CO_2 may compensate the loss of ^{13}C enriched labile compounds, as fixation was shown to be very low in organic horizons (Šantrůčková *et al.*, 2018). The weak and uncertain apparent fractionation may arise because the signature of incoming plant material is variable during OM accumulation in Arctic soils. For example, polygons may develop through a succession of wet and dry conditions at the surface, following erosional dynamics (Ellis *et al.*, 2008) and loess accumulation (Fortier *et al.*, 2006). Surface of peat mounds may also be submitted to drying and wetting depending upon ice-rich permafrost development and degradation (Alewell *et al.*, 2011). Such variation in water availability for plants likely leads to important noise in the $\delta^{13}\text{C}$ soil profile, as $\delta^{13}\text{C}$ of vascular plants can increase as conditions become drier (Alewell *et al.*, 2011; Krüger *et al.*, 2014; Pastukhov *et al.*, 2018). Moreover, fractionation during methanogenesis may have limited the expected apparent depletion by enriching OM in ^{13}C in systems with the highest CH_4 fluxes. Moreover, multiple organic profiles included the active layer (Table 1). Recent input of ^{13}C depleted OM may have decreased the slope between $\delta^{13}\text{C}$ and C/N (as illustrated in Fig. 3c).

Past and future decomposition

Overall, our results suggest OM decomposition in mineral and organic soils could react differently to climate change. It has been shown that OM age was not a proxy of decomposition stage in a variety of Arctic soils (*e.g.*, Hutchings *et al.*, 2019; Schirrmeister *et al.*, 2011; Strauss *et al.*, 2015). Our results support the fact that the OM stored in mineral permafrost horizons has been accumulated by the production and cycling of microbial residues, before being trapped in permafrost. This process and the associated fractionation do not seem to take place in organic soils, dominated by plant material probably depleted in the most labile molecules. Recalcitrant molecules such as bacterial products are thought to be more sensitive to an increase in temperature than

less cycled plant materials, suggesting an important increase in OM mineralization while temperature of mineral soils increase (von Lützow & Kögel-Knabner, 2009). On the other hand, mineralization of OM in organic soils may be especially increased by a reduction of soil water content, which will depend upon the uncertain future balance between evaporation and precipitation (Vihma *et al.*, 2016) and the alteration of drainage following thermo-erosion (Fortier *et al.*, 2007; Perreault *et al.*, 2016).

Even if our study revealed generalities about past Arctic soil formation, the response to climate change will depend upon multiple factors that natural stable isotopes profiles cannot reveal. For example, there is increasing evidence that mineral protection occurs in the Arctic and may limit OM mineralization (Gentsch *et al.*, 2015b; 2018). Moreover, impoverished microbial communities in permafrost may limit OM decomposition because of a lack of the enzymes necessary to degrade newly thawed OM (Monteux *et al.*, 2020). Recently accessible molecular characterization techniques and biomarkers bring useful information about both the processes at play during OM accumulation and the potential response of OM to a change in condition (Mueller *et al.*, 2015; Polyakov & Abakumov, 2020, Prater *et al.*, 2020). All these aspects and tools need to be integrated with isotopic approaches to increase our understanding of Arctic OM sensitivity to climate change.

Conclusion

In this study, we proposed a theoretical framework describing C and N fractionation during the formation of Arctic soils. Hypotheses derived from this framework has been confronted to a pan-Arctic dataset of active layer and permafrost cores. Our results suggested similar N fractionation in mineral and organic soils. Based on the proposed theoretical framework, it suggests microbial C limitation has been ubiquitous during the past formation of Arctic soils. This has important implications for the future decomposition of permafrost OM. Greater vegetation growth and active layer thaw are expected to provide labile C at greater depth, which may stimulate the decomposition of old materials previously stored in permafrost (Keuper *et al.*, 2020). Decomposition tended to concentrate OM in ^{13}C in mineral soils, and to maintain or

decrease ^{13}C concentration in organic soils. This highlights that C limitation may be caused by two different mechanisms depending upon the condition of OM accumulation. In mineral soils, where OM may have been trapped by successive sediment deposition, C limitation may occur because of the accumulation of microbially derived material. In the case of organic accumulation, probably in redox conditions, OM is mostly composed of recalcitrant plant-derived molecules. Anoxic conditions during OM accumulation already limited decomposition of such molecules prior to durable freezing in permafrost. We expect these two kinds of organic material to react differently to climate change. Because precipitations may be redistributed along the year in the Arctic (Vihma *et al.*, 2016), and because thaw of ice-rich permafrost may increase drainage (Fortier *et al.*, 2007; Perreaults *et al.*, 2016), anoxic conditions prevailing during the formation of organic rich permafrost may not occur if this permafrost was to thaw. OM temperature sensitivity may therefore not be the most important factor influencing future OM respiration in the Arctic: it is necessary to consider how future soil conditions will mimic or disrupt past conditions.

Acknowledgement

We are very grateful to the many people who collected, analysed, and interpreted the data compiled in this study. We want to give special thanks to Daniel Fortier and Sebastien Fontaine who contributed to the conception of the study. This study was supported by the Fonds de Recherche du Québec-Nature et technologies (FRQNT-2018-PR- 208107), the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (Discovery program), the Center for Northern Studies (CEN), a strategic cluster funded by the Fonds québécois de recherche Nature et Technologie, the Network of Centers of Excellence of Canada ArcticNet, the Northern Scientific Training Program (Polar Knowledge), Université Laval and Université du Québec à Trois-Rivières with the UQTR Chair in Functional Arctic Ecology (2019-2022), the RIVE research center and GRBV research group.

Conflict of interest

The authors have no conflicts of interest.

References

- Abbott, B. W., & Jones, J. B. (2015). Permafrost collapse alters soil carbon stocks, respiration, CH₄, and N₂O in upland tundra. *Global Change Biology*, 21 (12), 4570–4587. <https://doi.org/10.1111/gcb.13069>
- Acton, P., Fox, J., Campbell, E., Rowe, H., & Wilkinson, M. (2013). Carbon isotopes for estimating soil decomposition and physical mixing in well-drained forest soils. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 118(4), 1532–1545. <https://doi.org/10.1002/2013JG002400>
- Alewell, C., Giesler, R., Klaminder, J., Leifeld, J., & Rollog, M. (2011). Stable carbon isotopes as indicators for environmental change in peatlands. *Biogeosciences*, 8(7), 1769–1778. <https://doi.org/10.5194/bg-8-1769-2011>
- Amundson, R., & Baisden, W. T. (2000). Stable Isotope Tracers and Mathematical Models in Soil Organic Matter Studies. *Methods in Ecosystem Science*, 1, 117–137. https://doi.org/10.1007/978-1-4612-1224-9_9
- Amundson, R., Stern, L., Baisden, T., & Wang, Y. (1998). The isotopic composition of soil and soil-respired CO₂. *Geoderma*, 82(1–3), 83–114. [https://doi.org/10.1016/S0016-7061\(97\)00098-0](https://doi.org/10.1016/S0016-7061(97)00098-0)
- Andersson, R. A., Meyers, P., Hornibrook, E., Kuhry, P., & Mörth, C.-M. (2012). Elemental and isotopic carbon and nitrogen records of organic matter accumulation in a holocene permafrost peat sequence in the east European Russian arctic. *Journal of Quaternary Science*, 27(6), 545–552. <https://doi.org/10.1002/jqs.2541>
- Baisden, W. T., Amundson, R., Cook, A. C., & Brenner, D. L. (2002). Turnover and storage of C and N in five density fractions from California annual grassland surface soils. *Global Biogeochemical Cycles*, 16(4), 16–64. <https://doi.org/10.1029/2001gb001822>
- Benner, R., Fogel, M. L., Sprague, E. K., & Hodson, R. E. (1987). Depletion of C in lignin and its implications for stable carbon isotope studies. *Nature*, 329(6141), 708–710. <https://doi.org/10.1038/329708a0>
- Billings, W. D. (1987). Constraints to Plant Growth, Reproduction, and Establishment in Arctic Environments. *Arctic and Alpine Research*, 19(4), 357–365. <https://doi.org/10.1080/00040851.1987.12002616>
- Blaser, M., & Conrad, R. (2016). Stable carbon isotope fractionation as tracer of carbon cycling in anoxic soil ecosystems. *Current Opinion in Biotechnology*, 41, 122–129. <https://doi.org/10.1016/j.copbio.2016.07.001>

- Bockheim, J. G. (2007). Importance of cryoturbation in redistributing organic carbon in permafrost-affected soils. *Soil Science Society of America Journal*, 71(4), 1335–1342. <https://doi.org/10.2136/sssaj2006.0414N>
- Bowling, D. R., Pataki, D. E., & Randerson, J. T. (2008). Carbon isotopes in terrestrial ecosystem pools and CO₂ fluxes. *New Phytologist*, 178(1), 24–40. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02342.x>
- Boye, K., Noël, V., Tfaily, M. M., Bone, S. E., Williams, K. H., Bargar, J. R., & Fendorf, S. (2017). Thermodynamically controlled preservation of organic carbon in floodplains. *Nature Geoscience*, 10(6), 415–419. <https://doi.org/10.1038/ngeo2940>
- Breecker, D. O., Bergel, S., Nadel, M., Tremblay, M. M., Osuna-Orozco, R., Larson, T. E., & Sharp, Z. D. (2015). Minor stable carbon isotope fractionation between respired carbon dioxide and bulk soil organic matter during laboratory incubation of topsoil. *Biogeochemistry*, 123(1–2), 83–98. <https://doi.org/10.1007/s10533-014-0054-3>
- Camino-Serrano, M., Tifafi, M., Balesdent, J., Hatté, C., Peñuelas, J., Cornu, S., & Guenet, B. (2019). Including Stable Carbon Isotopes to Evaluate the Dynamics of Soil Carbon in the Land-Surface Model ORCHIDEE. *Journal of Advances in Modeling Earth Systems*, 11(11), 3650–3669. <https://doi.org/10.1029/2018MS001392>
- Canadell, J.G., P.M.S. Monteiro, M.H. Costa, L. Cotrim da Cunha, P.M. Cox, A.V. Eliseev, S. Henson, M. Ishii, S. Jaccard, C. Koven, A. Lohila, P.K. Patra, S. Piao, J. Rogelj, S. Syampungani, S. Zaehle, & K. Zickfeld. (2021). Global Carbon and other Biogeochemical Cycles and Feedbacks. In Masson-Delmotte, V., P. Zhai, A. Pirani, S.L. Connors, C. Péan, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M.I. Gomis, M. Huang, K. Leitzell, E. Lonnoy, J.B.R. Matthews, T.K. Maycock, T. Waterfield, O. Yelekçi, R. Yu, & B. Zhou (eds.). (2021). *Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, pp. 673–816, doi:10.1017/9781009157896.007
- Chapin, D. M. (1996). Nitrogen mineralization, nitrification, and denitrification in a high arctic lowland ecosystem, Devon Island, N.W.T., Canada. *Arctic and Alpine Research*, 28 (1), 85–92. <https://doi.org/10.2307/1552089>
- Craine, J. M., Brookshire, E. N. J., Cramer, M. D., Hasselquist, N. J., Koba, K., Marin-Spiotta, E., & Wang, L. (2015). Ecological interpretations of nitrogen isotope ratios of terrestrial plants and soils. *Plant and Soil*, 396(1–2), 1–26. <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2542-1>

- Davidson, E. A., & Janssens, I. A. (2006). Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. *Nature*, *440*(7081), 165–173. <https://doi.org/10.1038/nature04514>
- Dijkstra, P., Laviolette, C. M., Coyle, J. S., Doucett, R. R., Schwartz, E., Hart, S. C., & Hungate, B. A. (2008). ¹⁵N enrichment as an integrator of the effects of C and N on microbial metabolism and ecosystem function. *Ecology Letters*, *11*(4), 389–397. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01154.x>
- Ehleringer, J. R., Buchmann, N., & Flanagan, L. B. (2000). Carbon isotope ratios in belowground carbon cycle processes. *Ecological Applications*, *10*(2), 412–422. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2000\)010\[0412:CIRIBC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2000)010[0412:CIRIBC]2.0.CO;2)
- Ellis, C. J., Rochefort, L., Gauthier, G., Pienitz, R., Arctic, S., Nov, N., Ellis, C. J., Rochefort, L., Gauthier, G., & Pienitz, R. (2008). Paleocological Evidence for Transitions between Contrasting Landforms in a Polygon-Patterned High Arctic Wetland. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, *40*(4), 624–637. [https://doi.org/10.1657/1523-0430\(07-059\)](https://doi.org/10.1657/1523-0430(07-059))
- Farquhar, G. D., Ehleringer, J. R., & Hubick, K. T. (1989). Carbon Isotope Discrimination and Photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, *40*(1), 503–537. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.40.060189.002443>
- Fortier, D., Allard, M., & Pivot, F. (2006). A late-Holocene record of loess deposition in ice-wedge polygons reflecting wind activity and ground moisture conditions, Bylot Island, eastern Canadian Arctic. *Holocene*, *16*(5), 635–646. <https://doi.org/10.1191/0959683606hl960rp>
- Fortier, D., Allard, M., & Shur, Y. (2007). Observation of Rapid Drainage System Development by Thermal Erosion of Ice Wedges on Bylot Island, Canadian Arctic Archipelago. *Permafrost and Periglacial Processes*, *18*, 229–243. <https://doi.org/10.1002/ppp>
- Gabry, J., & Češnovar, R. (2022). *cmdstanr: R Interface to “CmdStan.”* <https://mc-stan.org/cmdstanr/>
- Gentsch, N., Mikutta, R., Alves, R. J. E., Barta, J., Čapek, P., Gittel, A., Hugelius, G., Kuhry, P., Lashchinskiy, N., Palmtag, J., Richter, A., Šantrůčková, H., Schnecker, J., Shibistova, O., Urich, T., Wild, B., & Guggenberger, G. (2015a). Storage and transformation of organic matter fractions in cryoturbated permafrost soils across the Siberian Arctic. *Biogeosciences*, *12*(14), 4525–4542. <https://doi.org/10.5194/bg-12-4525-2015>

- Gentsch, N., Mikutta, R., Shibistova, O., Wild, B., Schnecker, J., Richter, A., Urich, T., Gittel, A., Šantrůčková, H., Bárta, J., Lashchinskiy, N., Mueller, C. W., Fuß, R., & Guggenberger, G. (2015b). Properties and bioavailability of particulate and mineral-associated organic matter in Arctic permafrost soils, Lower Kolyma Region, Russia. *European Journal of Soil Science*, *66*(4), 722–734. <https://doi.org/10.1111/ejss.12269>
- Gentsch, N., Wild, B., Mikutta, R., Čapek, P., Diáková, K., Schruppf, M., Turner, S., Minnich, C., Schaarschmidt, F., Shibistova, O., Schnecker, J., Urich, T., Gittel, A., Šantrůčková, H., Bárta, J., Lashchinskiy, N., Fuß, R., Richter, A., & Guggenberger, G. (2018). Temperature response of permafrost soil carbon is attenuated by mineral protection. *Global Change Biology*, *24*(8), 3401–3415. <https://doi.org/10.1111/gcb.14316>
- Graven, H., Allison, C. E., Etheridge, D. M., Hammer, S., Keeling, R. F., Levin, I., Meijer, H. A. J., Rubino, M., Tans, P. P., Trudinger, C. M., Vaughn, B. H., & White, J. W. C. (2017). Compiled records of carbon isotopes in atmospheric CO₂ for historical simulations in CMIP6. *Geoscientific Model Development*, *10*(12), 4405–4417. <https://doi.org/10.5194/gmd-10-4405-2017>
- Grosse, G., Harden, J., Turetsky, M., McGuire, A. D., Camill, P., Tarnocai, C., Frolking, S., Schuur, E. A. G., Jorgenson, T., Marchenko, S., Romanovsky, V., Wickland, K. P., French, N., Waldrop, M., Bourgeau-Chavez, L., & Striegl, R. G. (2011). Vulnerability of high-latitude soil organic carbon in North America to disturbance. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, *116*(3). <https://doi.org/10.1029/2010JG001507>
- Hicks Pries, C. E., Schuur, E. A. G., & Crummer, K. G. (2012). Holocene Carbon Stocks and Carbon Accumulation Rates Altered in Soils Undergoing Permafrost Thaw. *Ecosystems*, *15*(1), 162–173. <https://doi.org/10.1007/s10021-011-9500-4>
- Hill, B. H., Elonen, C. M., Jicha, T. M., Kolka, R. K., Lehto, L. R. L. P., Sebestyen, S. D., & Seifert-Monson, L. R. (2014). Ecoenzymatic stoichiometry and microbial processing of organic matter in northern bogs and fens reveals a common P-limitation between peatland types. *Biogeochemistry*, *120*(1–3), 203–224. <https://doi.org/10.1007/s10533-014-9991-0>
- Hobbie, E. A., & Ouimette, A. P. (2009). Controls of nitrogen isotope patterns in soil profiles. *Biogeochemistry*, *95*(2), 355–371. <https://doi.org/10.1007/s10533-009-9328-6>

- Hobbie, J. E., Hobbie, E. A., Drossman, H., Conte, M., Weber, J. C., Shamhart, J., & Weinrobe, M. (2009). Mycorrhizal fungi supply nitrogen to host plants in Arctic tundra and boreal forests: ^{15}N is the key signal. *Canadian Journal of Microbiology*, *55*(1), 84–94. <https://doi.org/10.1139/W08-127>
- Hugelius, G., Routh, J., Kuhry, P., & Crill, P. (2012). Mapping the degree of decomposition and thaw remobilization potential of soil organic matter in discontinuous permafrost terrain. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, *117*(2). <https://doi.org/10.1029/2011JG001873>
- Hugelius, G., Strauss, J., Zubrzycki, S., Harden, J. W., Schuur, E. A. G., Ping, C. L., Schirrmeister, L., Grosse, G., Michaelson, G. J., Koven, C. D., O'Donnell, J. A., Elberling, B., Mishra, U., Camill, P., Yu, Z., Palmtag, J., & Kuhry, P. (2014). Estimated stocks of circumpolar permafrost carbon with quantified uncertainty ranges and identified data gaps. *Biogeosciences*, *11*(23), 6573–6593. <https://doi.org/10.5194/bg-11-6573-2014>
- Hutchings, J. A., Bianchi, T. S., Kaufman, D. S., Kholodov, A. L., Vaughn, D. R., & Schuur, E. A. G. (2019). Millennial-scale carbon accumulation and molecular transformation in a permafrost core from Interior Alaska. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, *253*, 231–248. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2019.03.028>
- Keuper, F., Wild, B., Kummu, M., Beer, C., Blume-Werry, G., Fontaine, S., Gavazov, K., Gentsch, N., Guggenberger, G., Hugelius, G., Jalava, M., Koven, C., Krab, E. J., Kuhry, P., Monteux, S., Richter, A., Shahzad, T., Weedon, J. T., & Dorrepaal, E. (2020). Carbon loss from northern circumpolar permafrost soils amplified by rhizosphere priming. *Nature Geoscience*, *13*(8), 560–565. <https://doi.org/10.1038/s41561-020-0607-0>
- Köchy, M., Hiederer, R., & Freibauer, A. (2015). Global distribution of soil organic carbon – Part 1: Masses and frequency distributions of SOC stocks for the tropics, permafrost regions, wetlands, and the world. *Soil*, *1*(1), 351–365. <https://doi.org/10.5194/soil-1-351-2015>
- Koven, C. D., Lawrence, D. M., & Riley, W. J. (2015). Permafrost carbon–climate feedback is sensitive to deep soil carbon decomposability but not deep soil nitrogen dynamics. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *112*(12), 3752–3757. <https://doi.org/10.1073/pnas.1415123112>
- Koven, C. D., Ringeval, B., Friedlingstein, P., Ciais, P., Cadule, P., Khvorostyanov, D., Krinner, G., & Tarnocai, C. (2011). Permafrost carbon-climate feedbacks accelerate global warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *108*(36), 14769–14774. <https://doi.org/10.1073/pnas.1103910108>

- Krüger, J. P., Leifeld, J., & Alewell, C. (2014). Degradation changes stable carbon isotope depth profiles in peatlands. *Biogeosciences*, *11*(12), 3369–3380. <https://doi.org/10.5194/bg-11-3369-2014>
- Lerch, T. Z., Nunan, N., Dignac, M.-F., Chenu, C., & Mariotti, A. (2011). Variations in microbial isotopic fractionation during soil organic matter decomposition. *Biogeochemistry*, *106*(1), 5–21. <https://doi.org/10.1007/s10533-010-9432-7>
- Li, H., Yan, F., Tuo, D., Yao, B., & Chen, J. (2020). The effect of climatic and edaphic factors on soil organic carbon turnover in hummocks based on $\delta^{13}\text{C}$ on the Qinghai-Tibet Plateau. *Science of the Total Environment*, *741*. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.140141>
- Loisel, J., Garneau, M., & Hélie, J.-F. (2009). Modern Sphagnum d^{13}C signatures follow a surface moisture gradient in two boreal peat bogs, James Bay lowlands, Québec. *Journal of Quaternary Science*, *24*(3), 209–214. <https://doi.org/10.1002/jqs>
- MacCoun, R., & Perlmutter, S. (2015). Blind analysis: Hide results to seek the truth. *Nature*, *526*, 187–189. <https://doi.org/https://doi.org/10.1038/526187a>
- Margalef, O., Sardans, J., Fernández-Martínez, M., Molowny-Horas, R., Janssens, I. A., Ciais, P., Goll, D., Richter, A., Obersteiner, M., Asensio, D., & Peñuelas, J. (2017). Global patterns of phosphatase activity in natural soils. *Scientific Reports*, *7*(1), 1–13. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-01418-8>
- Melillo, J. M., Aber, J. D., Linkins, A. E., Ricca, A., Fry, B., & Nadelhoffer, K. J. (1989). Carbon and nitrogen dynamics along the decay continuum: Plant litter to soil organic matter. *Plant and Soil*, *115*(2), 189–198. <https://doi.org/10.1007/BF02202587>
- Miner, K. R., Turetsky, M. R., Malina, E., Bartsch, A., Tamminen, J., McGuire, A. D., Fix, A., Sweeney, C., Elder, C. D., & Miller, C. E. (2022). Permafrost carbon emissions in a changing Arctic. *Nature Reviews Earth and Environment*, *3*(1), 55–67. <https://doi.org/10.1038/s43017-021-00230-3>
- Monteux, S., Keuper, F., Fontaine, S., Gavazov, K., Hallin, S., Juhanson, J., Krab, E. J., Revaillet, S., Verbruggen, E., Walz, J., Weedon, J. T., & Dorrepaal, E. (2020). Carbon and nitrogen cycling in Yedoma permafrost controlled by microbial functional limitations. *Nature Geoscience*, *13*(12), 794–798. <https://doi.org/10.1038/s41561-020-00662-4>

- Moore, T., & Basiliko, N. (2006). Decomposition in Boreal Peatlands. In R. K. Wieder & D. H. Vitt (Eds.), *Boreal Peatland Ecosystems* (pp. 125–143). Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-540-31913-9_7
- Mooshammer, M., Wanek, W., Hämmerle, I., Fuchslueger, L., Hofhansl, F., Knoltsch, A., Schnecker, J., Takriti, M., Watzka, M., Wild, B., Keiblinger, K. M., Zechmeister-Boltenstern, S., & Richter, A. (2014). Adjustment of microbial nitrogen use efficiency to carbon:Nitrogen imbalances regulates soil nitrogen cycling. *Nature Communications*, 5, 1–7. <https://doi.org/10.1038/ncomms4694>
- Mueller, C. W., Rethemeyer, J., Kao-Kniffin, J., Löppmann, S., Hinkel, K. M., & Bockheim, J. G. (2015). Large amounts of labile organic carbon in permafrost soils of northern Alaska. *Global Change Biology*, 21(7), 2804–2817. <https://doi.org/10.1111/gcb.12876>
- Nadelhoffer, K. J., & Fry, B. (1988). Controls on natural nitrogen-15 and carbon-13 abundances in forest soil organic matter. *Soil Science of America Journal*, 52(6), 1633–1640. <https://doi.org/10.2136/sssaj1988.03615995005200060024x>
- Nadelhoffer, K., Shaver, G., Fry, B., Giblin, A., Johnson, L., & McKane, R. (1996). ¹⁵N natural abundances and N use by tundra plants. *Oecologia*, 107(3), 386–394. <https://doi.org/10.1007/BF00328456>
- Nuzzo, R. (2015). How scientists fool themselves – and how they can stop. *Nature*, 526, 182–185. <https://doi.org/https://doi.org/10.1038/526182a>
- O'Brien, B. J., & Stout, J. D. (1978). Movement and turnover of soil organic matter as indicated by carbon isotope measurements. *Soil Biology and Biochemistry*, 10(4), 309–317. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(78\)90028-7](https://doi.org/10.1016/0038-0717(78)90028-7)
- Olefeldt, D., Turetsky, M. R., Crill, P. M., & McGuire, A. D. (2013). Environmental and physical controls on northern terrestrial methane emissions across permafrost zones. *Global Change Biology*, 19 (2), 589–603. <https://doi.org/10.1111/gcb.12071>
- Parnas, H. (1975). Model For Decomposition of Organic Material By Microorganisms. *Soil Biology and Biochemistry*, 7, 161–169. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(75\)90014-0](https://doi.org/10.1016/0038-0717(75)90014-0)
- Parvin, S., Blagodatskaya, E., Becker, J. N., Kuzyakov, Y., Uddin, S., & Dorodnikov, M. (2018). Depth rather than microrelief controls microbial biomass and kinetics of C-, N-, P- and S-cycle enzymes in peatland.

Geoderma, 324(March), 67–76. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2018.03.006>

- Pastukhov, A., Knoblauch, C., Yakovleva, E. v, & Kaverin, D. A. (2018). Markers of Soil Organic Matter Transformation in Permafrost Peat Mounds of Northeastern Europe. *Eurasian Soil Science*, 51(1), 42–53. <https://doi.org/10.1134/S1064229318010131>
- Paul, E. A. (2016). The nature and dynamics of soil organic matter: Plant inputs, microbial transformations, and organic matter stabilization. *Soil Biology and Biochemistry*, 98, 109–126. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2016.04.001>
- Perreault, N., Lévesque, E., Fortier, D., & Lamarque, L. J. (2016). Thermo-erosion gullies boost the transition from wet to mesic tundra vegetation. *Biogeosciences*, 13(4), 1237–1253. <https://doi.org/10.5194/bg-13-1237-2016>
- Ping, C. L., Jastrow, J. D., Jorgenson, M. T., Michaelson, G. J., & Shur, Y. L. (2015). Permafrost soils and carbon cycling. *SOIL*, 1(1), 147–171. <https://doi.org/10.5194/soil-1-147-2015>
- Polyakov, V., & Abakumov, E. v. (2020). Humic acids isolated from selected soils from the russian arctic and antarctic: Characterization by two-dimensional ^1H - ^{13}C HETCOR and ^{13}C CP/Mas NMR spectroscopy. *Geosciences*, 10(1). <https://doi.org/10.3390/geosciences10010015>
- Prater, I., Zubrzycki, S., Buegger, F., Zoor-Füllgraff, L. C., Angst, G., Dannemann, M., & Mueller, C. W. (2020). From fibrous plant residues to mineral-associated organic carbon - The fate of organic matter in Arctic permafrost soils. *Biogeosciences*, 17(13), 3367–3383. <https://doi.org/10.5194/bg-17-3367-2020>
- Price, G. D., McKenzie, J. E., Pilcher, J. R., & Hoper, S. T. (1997). Carbon-isotope variation in Sphagnum from hummock-hollow complexes: Implications for Holocene climate reconstruction. *Holocene*, 7(2), 229–233. <https://doi.org/10.1177/095968369700700211>
- R Core Team. (2022). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.r-project.org/>.
- Repo, M. E., Susiluoto, S., Lind, S. E., Jokinen, S., Elsakov, V., Biasi, C., Virtanen, T., & Martikainen, P. J. (2009). Large N₂O emissions from cryoturbated peat soil in tundra. *Nature Geoscience*, 2(3), 189–192. <https://doi.org/10.1038/ngeo434>

- Ravn, N. M. R., Elberling, B., & Michelsen, A. (2017). The fate of $^{13}\text{C}^{15}\text{N}$ labelled glycine in permafrost and surface soil at simulated thaw in mesocosms from high arctic and subarctic ecosystems. *Plant and Soil*, 419(1–2), 201–218. <https://doi.org/10.1007/s11104-017-3322-x>
- Ravn, N. R., Elberling, B., & Michelsen, A. (2020). Arctic soil carbon turnover controlled by experimental snow addition, summer warming and shrub removal. *Soil Biology and Biochemistry*, 142. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2019.107698>
- Rohatgi, A. (2021). *WebPlotDigitizer* (4.5). <https://automeris.io/WebPlotDigitizer>
- Rubino, M., Etheridge, D. M., Trudinger, C. M., Allison, C. E., Battle, M. O., Langenfelds, R. L., Steele, L. P., Curran, M., Bender, M., White, J. W. C., Jenk, T. M., Blunier, T., & Francey, R. J. (2013). A revised 1000 year atmospheric $\delta^{13}\text{C}\text{-CO}_2$ record from Law Dome and South Pole, Antarctica. *Journal of Geophysical Research Atmospheres*, 118(15), 8482–8499. <https://doi.org/10.1002/jgrd.50668>
- Šantrůčková, H., Kotas, P., Bárta, J., Urich, T., Čapek, P., Palmtag, J., Eloy Alves, R. J., Biasi, C., Diáková, K., Gentsch, N., Gittel, A., Guggenberger, G., Hugelius, G., Lashchinsky, N., Martikainen, P. J., Mikutta, R., Schleper, C., Schneckner, J., Schwab, C., ... Richter, A. (2018). Significance of dark CO_2 fixation in arctic soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 119, 11–21. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2017.12.021>
- Schirrmeister, L., Bobrov, A., Raschke, E., Herzsuh, U., Strauss, J., Pestryakova, L. A., & Wetterich, S. (2018a). Late Holocene ice-wedge polygon dynamics in northeastern Siberian coastal lowlands. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 50(1). <https://doi.org/10.1080/15230430.2018.1462595>
- Schirrmeister, L., Grosse, G., Wetterich, S., Overduin, P. P., Strauss, J., Schuur, E. A. G., & Hubberten, H.-W. (2011). Fossil organic matter characteristics in permafrost deposits of the northeast Siberian Arctic. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 116(3). <https://doi.org/10.1029/2011JG001647>
- Schirrmeister, Lutz; Bobrov, A; Raschke, Elena; Wetterich, Sebastian (2018b): Sediment data from polygon core in the Siberian Arctic. Alfred Wegener Institute - Research Unit Potsdam, PANGAEA, <https://doi.org/10.1594/PANGAEA.887931>
- Schneider Von Deimling, T., Grosse, G., Strauss, J., Schirrmeister, L., Morgenstern, A., Schaphoff, S., Meinshausen, M., & Boike, J. (2015).

- Observation-based modelling of permafrost carbon fluxes with accounting for deep carbon deposits and thermokarst activity. In *Biogeosciences* (Vol. 12, Issue 11, pp. 3469–3488). Copernicus GmbH.
<https://doi.org/10.5194/bg-12-3469-2015>
- Schuur, E. A. G., Vogel, J. G., Crummer, K. G., Lee, H., Sickman, J. O., & Osterkamp, T. E. (2009). The effect of permafrost thaw on old carbon release and net carbon exchange from tundra. *Nature*, *459*(7246), 556–559. <https://doi.org/10.1038/nature08031>
- Simard, M., Lecomte, N., Bergeron, Y., Bernier, P. Y., Paré, D. (2007). Forest productivity decline caused by successional paludification of boreal soils. *Ecological Applications*, *17* (6), 1619–1637.
<https://doi.org/10.1890/06-1795.1>
- Sinsabaugh, R. L., Manzoni, S., Moorhead, D. L., & Richter, A. (2013). Carbon use efficiency of microbial communities: Stoichiometry, methodology and modelling. In *Ecology Letters* (Vol. 16, Issue 7, pp. 930–939).
<https://doi.org/10.1111/ele.12113>
- Sjögersten, S., Caul, S., Daniell, T. J., Jurd, A. P. S., O’Sullivan, O. S., Stapleton, C. S., & Titman, J. J. (2016). Organic matter chemistry controls greenhouse gas emissions from permafrost peatlands. *Soil Biology and Biochemistry*, *98*, 42–53. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2016.03.016>
- Skrzypek, G., Kałuzny, A., Wojtuń, B., & Jedrysek, M. O. (2007). The carbon stable isotopic composition of mosses: A record of temperature variation. *Organic Geochemistry*, *38*(10), 1770–1781.
<https://doi.org/10.1016/j.orggeochem.2007.05.002>
- Skrzypek, G., Paul, D., & Wojtuń, B. (2008). Stable isotope composition of plants and peat from Arctic mire and geothermal area in Iceland. *Polish Polar Research*, *29*(4), 365–376.
- Soetaert, K., & Herman, P. M. J. (2009). *A practical guide to ecological modelling using R as a simulation platform*. Springer.
<https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2010.02180.x>
- Soetaert, K., Petzoldt, T., & Setzer, R. W. (2010). Solving Differential Equations in R: Package deSolve. In *JSS Journal of Statistical Software* (Vol. 33). <https://doi.org/10.18637/jss.v033.i09>
- Sorensen, P. L., Michelsen, A., & Jonasson, S. (2008a). Nitrogen uptake during one year in subarctic plant functional groups and in microbes after long-term warming and fertilization. *Ecosystems*, *11*(8), 1223–1233.
<https://doi.org/10.1007/s10021-008-9204-6>

- Sorensen, P. L., Michelsen, A., & Jonasson, S. (2008b). Ecosystem partitioning of ^{15}N -glycine after long-term climate and nutrient manipulations, plant clipping and addition of labile carbon in a subarctic heath tundra. *Soil Biology and Biochemistry*, *40*(9), 2344–2350. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2008.05.013>
- Stan Development Team. (2022). *Stan Modeling Language Users Guide and Reference Manual*, 2.30. <https://mc-stan.org>
- Stapel, J. G., Schirrmester, L., Overduin, P. P., Wetterich, S., Strauss, J., Horsfield, B., & Mangelsdorf, K. (2016a). Microbial lipid signatures and substrate potential of organic matter in permafrost deposits: Implications for future greenhouse gas production. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, *121*, 2652–2666. <https://doi.org/10.1002/2016JG003483>.Received
- Stapel, Janina Gabriele; Schirrmester, Lutz; Overduin, Pier Paul; Wetterich, Sebastian; Strauss, Jens; Horsfield, Brian; Mangelsdorf, Kai (2016b): Geochemistry of sediment core BK-8. PANGAEA, <https://doi.org/10.1594/PANGAEA.867979>
- Strauss, J., Schirrmester, L., Mangelsdorf, K., Eichhorn, L., Wetterich, S., & Herzsuh, U. (2015). Organic matter quality of deep permafrost carbon - A study from Arctic Siberia. *Biogeosciences*, *11*(11), 15945–15989. <https://doi.org/10.5194/bgd-11-15945-2014-supplement>
- Sulzman, E. W. (2008). Stable Isotope Chemistry and Measurement: A Primer. In *Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science: Second Edition* (pp. 1–21). <https://doi.org/10.1002/9780470691854.ch1>
- Tahmasebi, F., Longstaffe, F. J., & Zazula, G. (2018). Nitrogen isotopes suggest a change in nitrogen dynamics between the late pleistocene and modern time in Yukon, Canada. In *PLoS ONE* (Vol. 13, Issue 2). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0192713>
- Trumbore, S. (2000). Age of soil organic matter and soil respiration: Radiocarbon constraints on belowground C dynamics. *Ecological Applications*, *10*(2), 399–411. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2000\)010\[0399:AO-SOMA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2000)010[0399:AO-SOMA]2.0.CO;2)
- Vaughn, L. J. S., & Torn, M. S. (2019). ^{14}C evidence that millennial and fast-cycling soil carbon are equally sensitive to warming. *Nature Climate Change*, *9*(6), 467–471. <https://doi.org/10.1038/s41558-019-0468-y>
- Vihma, T., Screen, J., Tjernström, M., Newton, B., Zhang, X., Popova, V., Deser, C., Holland, M., & Prowse, T. (2016). The atmospheric role in the

- Arctic water cycle: A review on processes, past and future changes, and their impacts. In *Journal of Geophysical Research G: Biogeosciences* (Vol. 121, Issue 3, pp. 586–620). Blackwell Publishing Ltd.
<https://doi.org/10.1002/2015JG003132>
- von Lützow, M., & Kögel-Knabner, I. (2009). Temperature sensitivity of soil organic matter decomposition-what do we know? *Biology and Fertility of Soils*, 46(1), 1–15. <https://doi.org/10.1007/s00374-009-0413-8>
- Werth, M., & Kuzyakov, Y. (2010). ¹³C fractionation at the root-microorganisms-soil interface: A review and outlook for partitioning studies. *Soil Biology and Biochemistry*, 42(9), 1372–1384.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.04.009>
- Wetterich, S., Schirrmeister, L., Nazarova, L., Palagushkina, O., Bobrov, A., Pogosyan, L., Savelieva, L., Syrykh, L., Matthes, H., Fritz, M., Günther, F., Opel, T., & Meyer, H. (2018). Holocene thermokarst and pingo development in the Kolyma Lowland (NE Siberia). *Permafrost and Periglacial Processes*, 29(3), 182–198. <https://doi.org/10.1002/ppp.1979>
- Wetterich, Sebastian; Schirrmeister, Lutz (2017a): Sediment data from the pingo exposure AWI_12P-1908-A. PANGAEA,
<https://doi.org/10.1594/PANGAEA.884357>
- Wetterich, Sebastian; Schirrmeister, Lutz (2017b): Sediment data from the pingo exposure AWI_12P-2008-A. PANGAEA,
<https://doi.org/10.1594/PANGAEA.884358>
- Wetterich, Sebastian; Schirrmeister, Lutz (2017c): Sediment data from the pingo exposure AWI_12P-2208-A. PANGAEA,
<https://doi.org/10.1594/PANGAEA.884359>
- Wetterich, S., Kizyakov, A., Fritz, M., Wolter, J., Mollenhauer, G., Meyer, H., Fuchs, M., Aksenov, A., Matthes, H., Schirrmeister, L., & Opel, T. (2020). The cryostratigraphy of the Yedomia cliff of Sobo-Sise Island (Lena delta) reveals permafrost dynamics in the central Laptev Sea coastal region during the last 52kyr. *The Cryosphere*, 14 (12), 4525–4551. <https://doi.org/10.5194/tc-14-4525-2020>
- Wild, B., Alves, R. J. E., Bárta, J., Čapek, P., Gentsch, N., Guggenberger, G., Hugelius, G., Knoltsch, A., Kuhry, P., Lashchinskiy, N., Mikutta, R., Palmtag, J., Prommer, J., Schnecker, J., Shibistova, O., Takriti, M., Urich, T., & Richter, A. (2018). Amino acid production exceeds plant nitrogen demand in Siberian tundra. *Environmental Research Letters*, 13(3). <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aaa4fa>

- Wild, B., Schnecker, J., Bárta, J., Čapek, P., Guggenberger, G., Hofhansl, F., Kaiser, C., Lashchinsky, N., Mikutta, R., Mooshammer, M., Šantrůčková, H., Shibistova, O., Ulrich, T., Zimov, S. A., & Richter, A. (2013). Nitrogen dynamics in Turbic Cryosols from Siberia and Greenland. *Soil Biology and Biochemistry*, *67*, 85–93. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.08.004>
- Windirsch, T., Grosse, G., Ulrich, M., Schirrmeister, L., Fedorov, A. N., Konstantinov, P. Y., Fuchs, M., Jongejans, L. L., Wolter, J., Opel, T., & Strauss, J. (2020). Organic carbon characteristics in ice-rich permafrost in alas and Yedoma deposits, central Yakutia, Siberia. *Biogeosciences*, *17*(14), 3797–3814. <https://doi.org/10.5194/bg-17-3797-2020>
- Windirsch, Torben; Grosse, Guido; Ulrich, Mathias; Schirrmeister, Lutz; Fedorov, Alexander N; Konstantinov, Pavel; Fuchs, Matthias; Strauss, Jens (2019): Carbon characteristics of permafrost core PG-YUK15-Alas1 from Yukechi Alas, Central Yakutia. PANGAEA, <https://doi.org/10.1594/PANGAEA.898743>
- Xu, C., Guo, L., Ping, C.-L., & White, D. M. (2009). Chemical and isotopic characterization of size-fractionated organic matter from cryoturbated tundra soils, northern Alaska. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, *114*(3). <https://doi.org/10.1029/2008JG000846>

Appendix A

Fractionation during decomposition: theoretical simulations

```
library(tidyverse) # To manipulate and plot data
library(readxl) # To import xls/xlsx data frames
library(ggtext) # To write beautiful axis with scientific notation
library(deSolve) # To numerically solve differential equations
```

Variation of C/N with decomposition

The first model presented describes the differential loss of C and N during decomposition. It is represented by a system of two differential equations.

$$\frac{\delta C}{\delta t} = -p_C \cdot k \cdot C$$
$$\frac{\delta N}{\delta t} = -p_N \cdot k \cdot N$$

With C and N being respectively the size of the C and N pools ($g \cdot kg^{-1}$), k ($year^{-1}$) the decomposition rate, p_C and p_N (0-1) the proportion of decomposed C and N not returned to OM during decomposition, lost by respiration and mineralization, respectively. The solution to such equation is an exponential decay :

$$C(t) = C_0 \cdot e^{-p_C \cdot k \cdot t}$$
$$N(t) = N_0 \cdot e^{-p_N \cdot k \cdot t}$$

Where C_0 and N_0 are the initial C and N stocks in $g \cdot kg^{-1}$, respectively.

Such equation can be implemented like this :

```
exponential.decay <- function(x_0, k, p, t){
  x_0 * exp(-p*k*t)
}
```

We can compute the results by creating a data frame containing different parameters values. We choose decomposition rates of 0.1 and 0.2 (k), 0.4 as the proportion of C loss (p_C), and 0.2 and 0.3 as the proportion of N loss (p_N). Initial stocks of C (C_0) and N (N_0) were 100 and 3 $g \cdot kg^{-1}$, with a C/N of approximately 33.

```

## Create a data frame to store results
D_t_CN <- tibble(
  t = rep(1:100, 4),
  k = rep(c(0.1, 0.1, 0.2, 0.2), each = 100),
  p_N = rep(c(0.2, 0.3, 0.2, 0.3), each = 100)
) %>%
  mutate(C_0 = 100, N_0 = 3, p_C = 0.4,
         cat = paste("k=", k, "\nnpn=", p_N)) %>%
  mutate(C = exponential.decay(C_0, k = k, p = p_C, t = t),
         N = exponential.decay(N_0, k = k, p = p_N, t = t),
         CN = C/N)

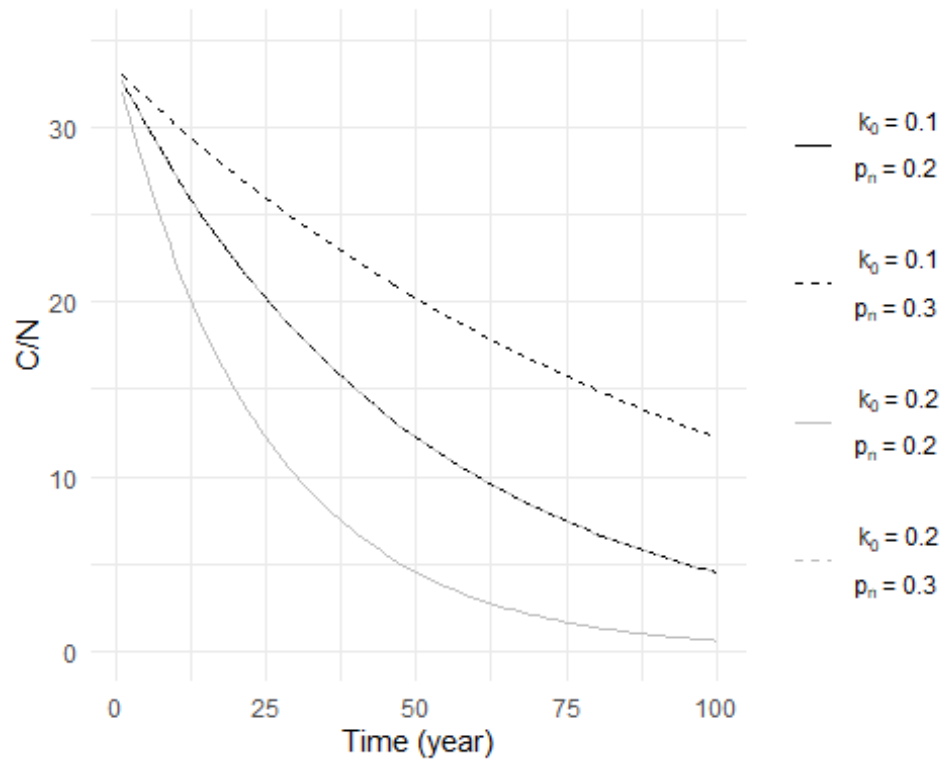
```

We can then plot the results:

```

(p_t_CN <- D_t_CN %>% ggplot(aes(x = t, y = CN)) +
  ## Add a line by values of parameters
  geom_line(aes(color = cat, linetype = cat)) +
  ## Change theme
  theme_minimal() +
  ## Adjust y axis
  ylim(0,35) +
  ## Name the axes
  labs(x = "Time (year)", y = "C/N") +
  ## Adjust the Legend
  theme(legend.title = element_blank(),
        legend.text = element_text(margin = margin(t = 0.4, b = 0.4, u
nit = "cm"))) +
  ## Create a cLear Legend
  scale_color_manual(values = c("black", "black", "grey", "grey"),
                    labels = expression(
                      atop(~k[0]~"="~ 0.1,p[n]~"="~0.2),
                      atop(~k[0]~"="~ 0.1,p[n]~"="~0.3),
                      atop(~k[0]~"="~ 0.2,p[n]~"="~0.2),
                      atop(~k[0]~"="~ 0.2,p[n]~"="~0.3))) +
  scale_linetype_manual(values = c(1,2,1,2),
                      labels = expression(
                        atop(~k[0]~"="~ 0.1,p[n]~"="~0.2),
                        atop(~k[0]~"="~ 0.1,p[n]~"="~0.3),
                        atop(~k[0]~"="~ 0.2,p[n]~"="~0.2),
                        atop(~k[0]~"="~ 0.2,p[n]~"="~0.3),)
                    )
)

```



Variation of C/N with depth

We can then adapt this model to add a advective term and simulate the variation of C/N with soil depth (z).

$$\frac{\delta C}{\delta t} = -v \cdot \frac{\delta C}{\delta z} - p_C \cdot k \cdot C$$

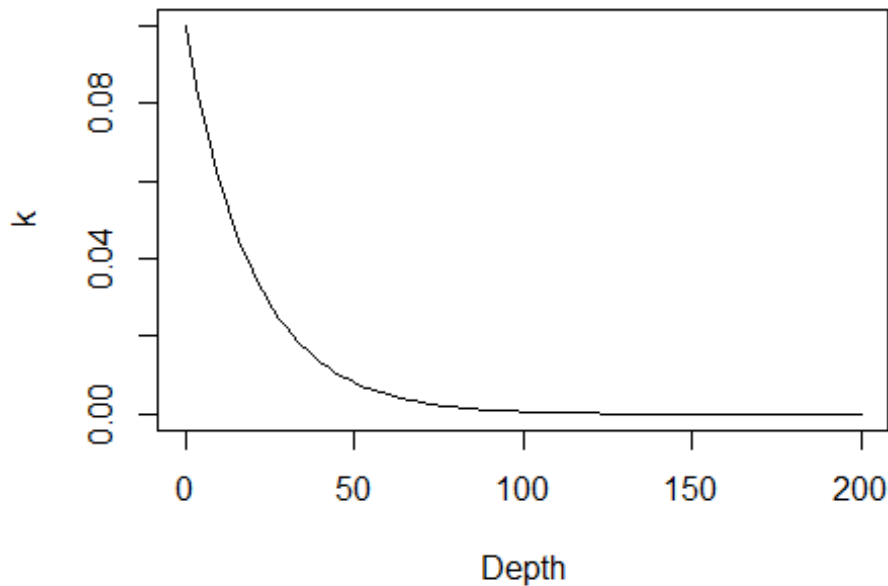
$$\frac{\delta N}{\delta t} = -v \cdot \frac{\delta N}{\delta z} - p_N \cdot k \cdot N$$

With v being the advection rate ($cm \cdot year^{-1}$). To accommodate the decreasing of decomposition with depth, which almost stops in the permafrost, k becomes a function of depth :

$$k = k_0 \cdot e^{-\frac{z}{z_h}}$$

With k_0 being the basal decomposition rate, and z_h a depth control parameter, representing the depth at which k_0 is halved. The function can be easily visualized that way.


```
k_func <- function(x, k_0, z_h) k_0 * exp(-x/z_h)
curve(k_func(x, 0.1, 20), from = 0, to = 200, ylim = c(0, 0.1), xlab =
"Depth", ylab = "k")
```



This system of *partial differential equations* can be solved numerically using the algorithms in the `deSolve` package. For this we first need to define a model (the system of differential equations).

The advection process is approximated through discretization, dividing the first meter of the soil by 100 1 cm wide boxes. The flux value at the boundary of the uppermost cell is the input flux `flux_X_fun(t)`, for which we will define constants. The value of fluxes between other cells is equal to the value of the above cell times the advection rate parameter v . Model code is inspired from sections 6.6.4 and 6.7.3 in Soetaert *et al.* (2009).

```
# Model equation
model_CN <-function(t, State, Pars)
{
  with(as.list(c(State, Pars)), {
    # Extract states and k
    C <- State[1:numboxes]
    N <- State[(numboxes+1):(2*numboxes)]
```

```

k <- pars[2:(2+99)]
# Compute vertical fluxes
Flux_C <- c(flux_C_fun(t), v*C)
Flux_N <- c(flux_N_fun(t), v*N)
# Compute rate of change
dC <- -diff(Flux_C)/delx - k*p_C*C
dN <- -diff(Flux_N)/delx - k*p_N*N
return(list(c(dC, dN))) # result
})
} # end of model

```

We will define the tickness and the number of boxes :

```

delx <- 1 # cm thickness of boxes
numboxes <- 100

# depth to air-sea interface of centre of boxes, m
Depth <- seq(from=0,by=delx,length.out=numboxes) # sequence, 1 cm in
tervals

```

And then define the constant boundary conditions, that is C (C_B) and N (N_B) input from plants at the surface. We will consider plant input is equal to $100gC \cdot year^{-1}$, with a C/n of 30. We will simulate the evolution of the soil column during 1000 years. The boundary conditions needs to be defined as a function returning a value for any timestep.

```

# Vector of timesteps
times <- 1:1000
# Vector and function of C input
flux_C <- rep(100, times = length(times))
flux_C_fun <- approxfun(x = times, y = flux_C)
# Vector and function of N input
flux_N <- flux_C/30
flux_N_fun <- approxfun(x = times, y = flux_N)
# What does function returns?
flux_C_fun(1:5)

## [1] 100 100 100 100 100

flux_N_fun (1:5)

## [1] 3.333333 3.333333 3.333333 3.333333 3.333333

```

We then need to define the initial C and N concentrations along the soil columns in a vector. We will consider a bare soil, with no C and N.

```

state <- c(rep(0, times=numboxes), # Initial C concentration
rep(0, times=numboxes)) # Initial N Concentration

```

We then have to define the parameters. We will explore the consequences of different value of k_0 and p_N , so we will store different sets of parameters in a list.

```
# Define the values of k_0 and p_N to test
k_0_vec <- c(0.1, 0.2, 0.1, 0.2)
p_N_vec <- c(0.2, 0.2, 0.3, 0.3)
# Create a List to store parameters
Params <- list()

# Create a loop to store parameters values
for(i in 1:length(k_0_vec)){
  Params[[i]] <- c(
    v = 0.5,
    k = k_func(Depth, k_0_vec[i], 20),
    p_C = 0.4,
    p_N = p_N_vec[i]
  )
}
```

And estimate the solution using the default solver. We will use a loop to go through the differens values of parameters.

```
# Create a list to store simulation results
out <- list()
for(i in 1:length(Params)){
  pars <- Params[[i]]
  out[[i]] <- ode.1D(y = state, times = times, func = model_CN, parms
= pars,
                    dimens = numboxes)
}
```

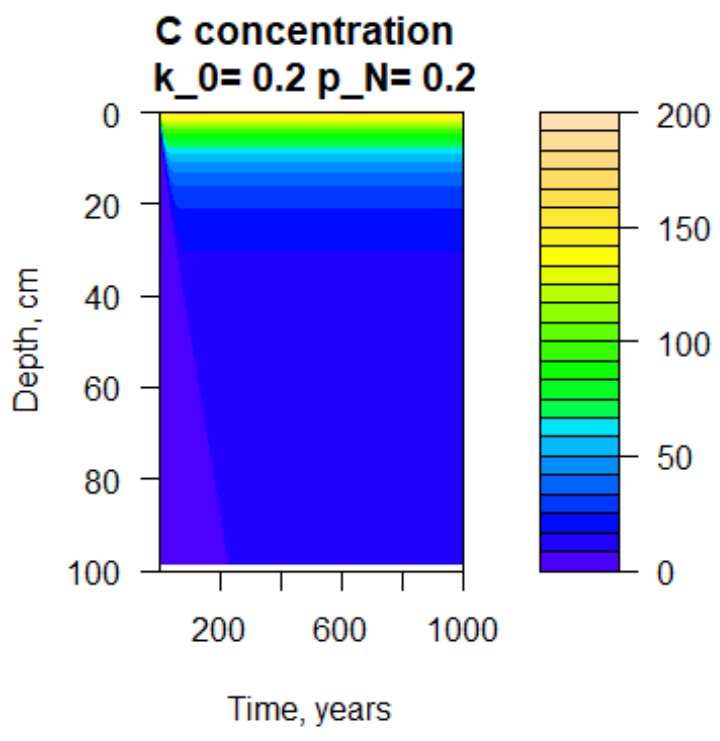
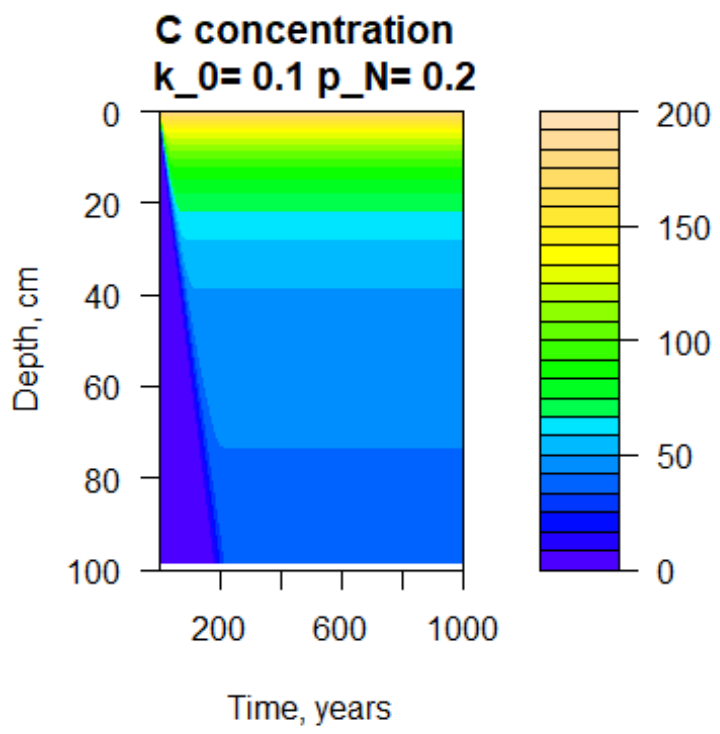
We can gather the C and N concentration in lists from the big matrix output, and compute C/N. The first column of the output is the time step, so concentrations start at columns 2.

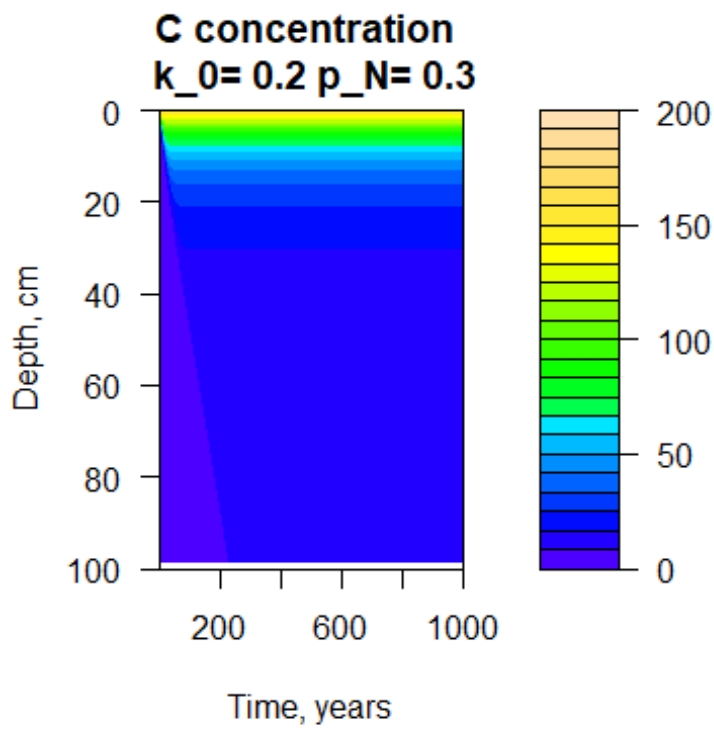
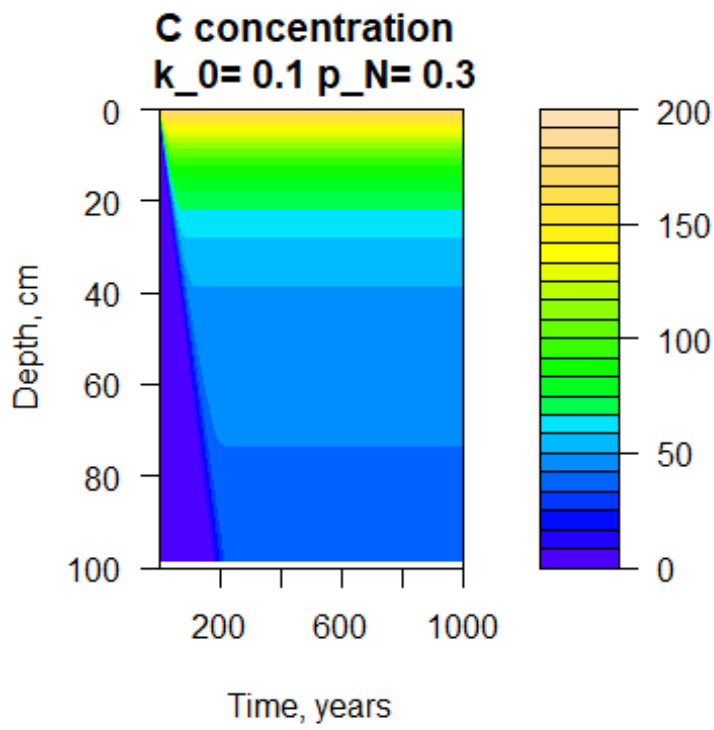
```
# Create lists to store results
Conc_C <- list()
Conc_N <- list()
CN <- list()

for(i in 1:length(out)){
  Conc_C[[i]] <- out[[i]][,2:(numboxes+1)]
  Conc_N[[i]] <- out[[i]][,((numboxes+2):(2*numboxes+1))]
  CN[[i]] <- Conc_C[[i]]/Conc_N[[i]]
}
```

We can then plot the evolution of C with time and depth at the different parameters value. As we see, the system becomes stable after approximately 250 years. C concentration decreases with k_0 , but is not impacted by p_N .

```
# Define colors
col <- topo.colors
# Store default graphical parameters
par <- par()
# Increase vertical margins
par(mar = c(5.1, 4.1, 3.1, 2.1))
# Define color levels
levels <- seq(0, 200, length.out = 25)
# Draw the plots
for(i in 1:length(out)){
  title <- paste("C concentration", "\n", "k_0=", k_0_vec[i], "p_N=",
p_N_vec[i])
  filled.contour(x=times,y=Depth, Conc_C[[i]], color= col, ylim=c(100,
0),
                levels = levels,
                xlab="Time, years", ylab= "Depth, cm",
                main=title)
}
par(par)
```



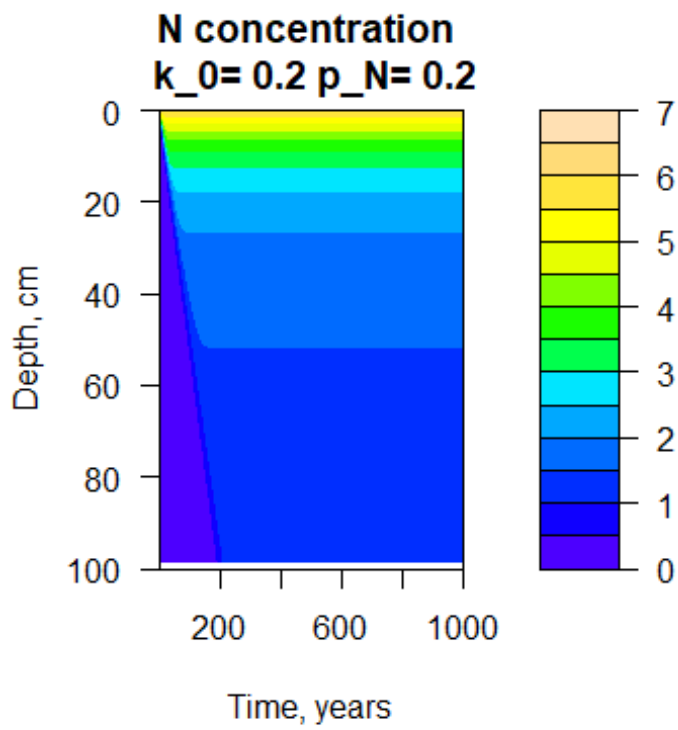
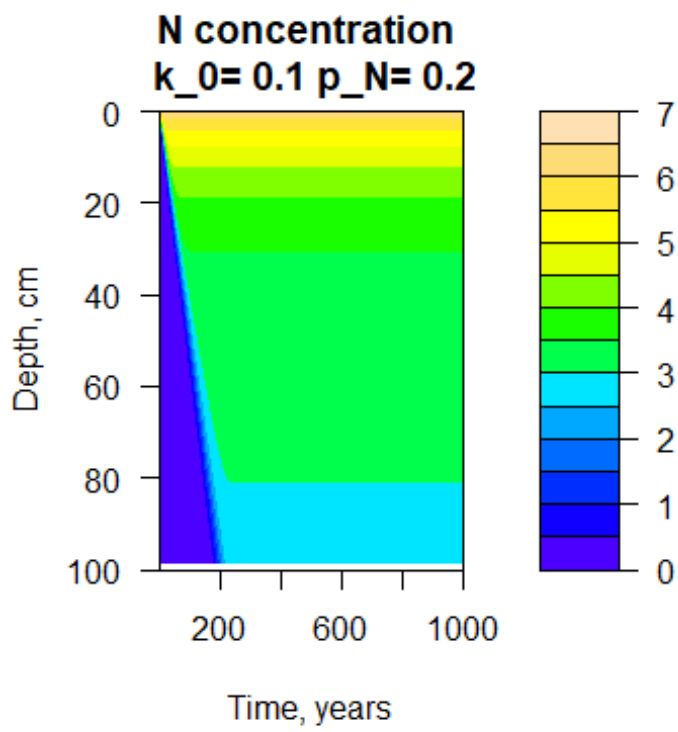


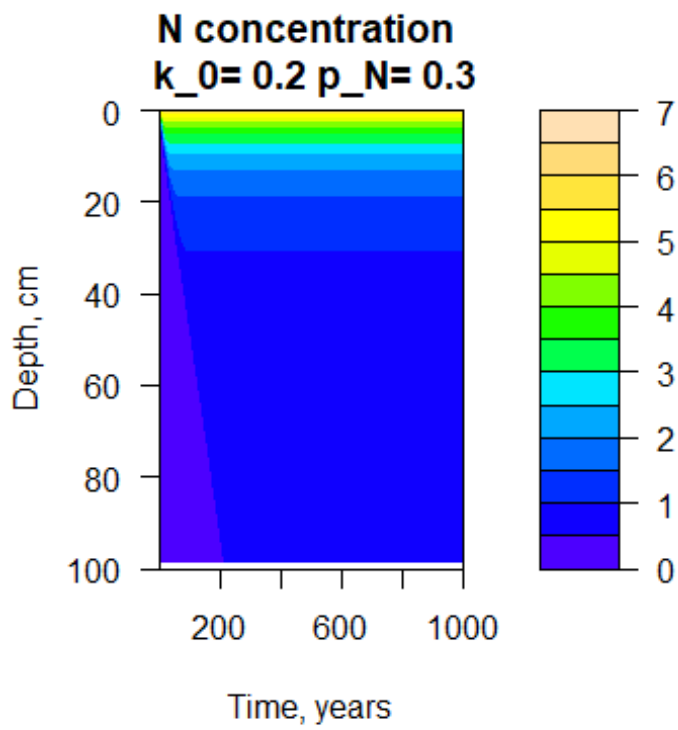
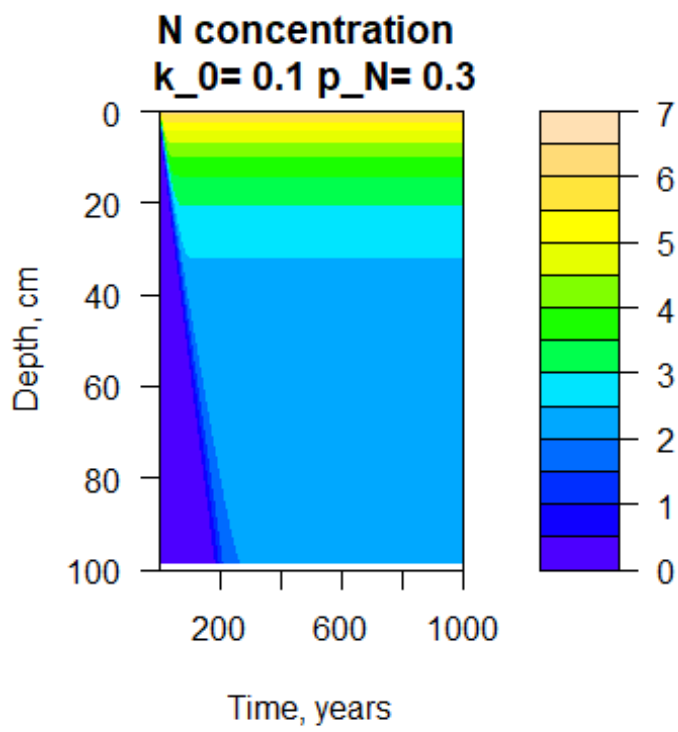
Let's now observe the evolution of N concentrations.

```

# Draw the plots
par(mar = c(5.1, 4.1, 3.1, 2.1))
# Define color Levels
levels <- seq(0, 7, length.out = 15)
for(i in 1:length(out)){
  title <- paste("N concentration", "\n", "k_0=", k_0_vec[i], "p_N=",
p_N_vec[i])
  filled.contour(x=times,y=Depth, Conc_N[[i]], color= col, ylim=c(100,
0),
                levels = levels,
                xlab="Time, years", ylab= "Depth, cm",
                main=title)
}
par(par)

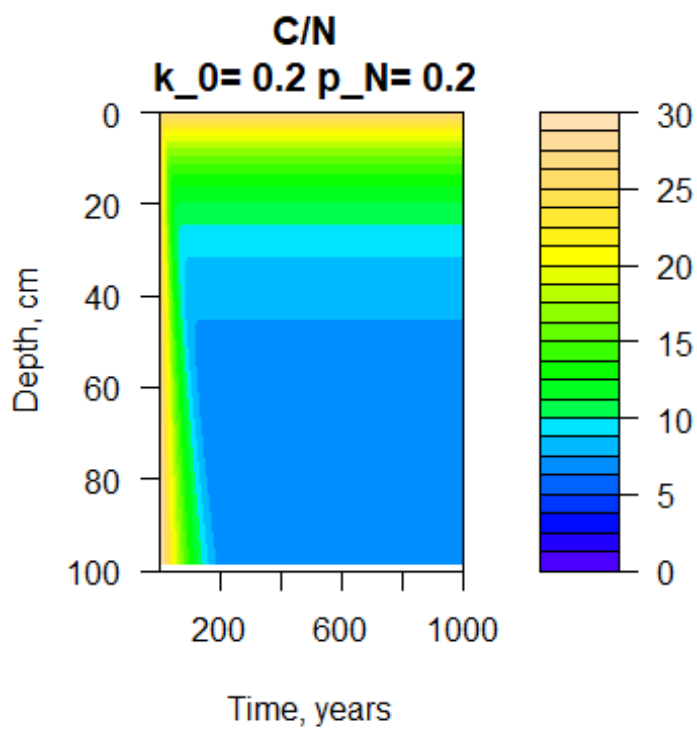
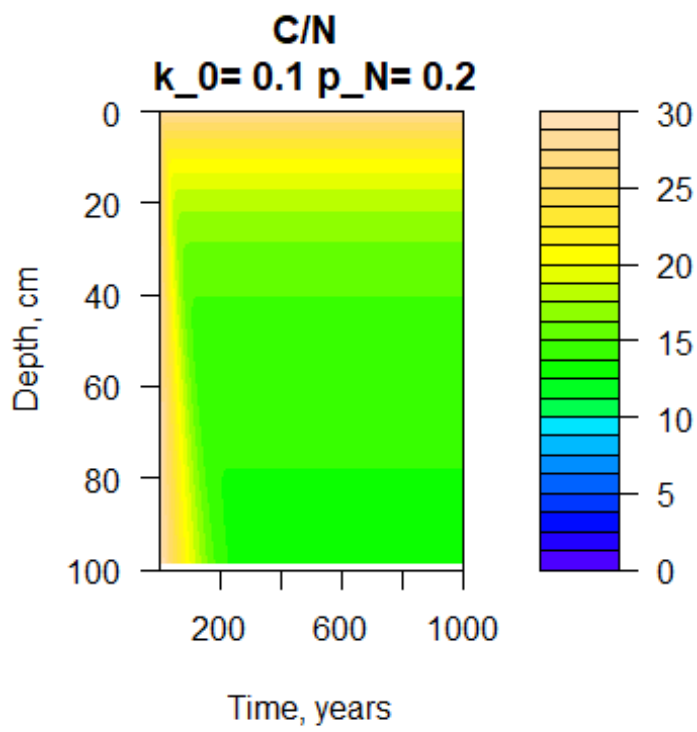
```

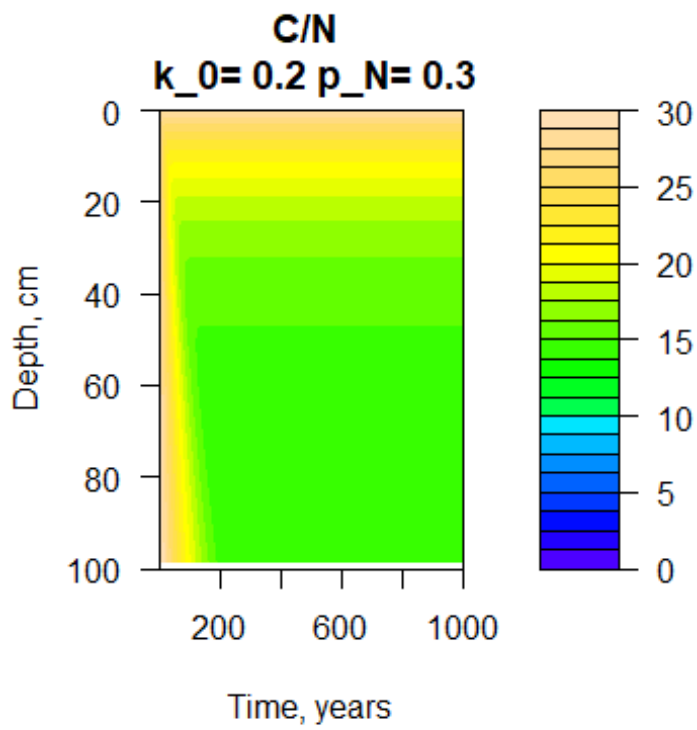
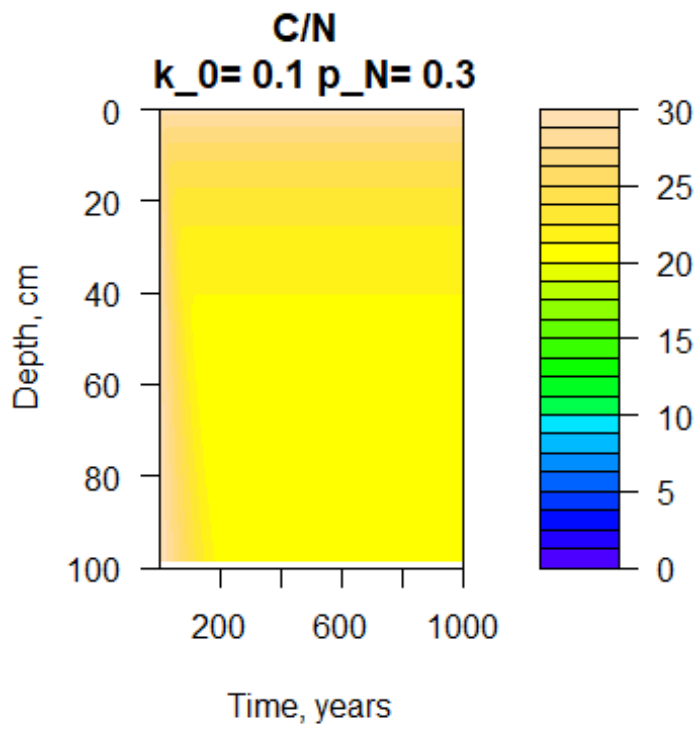




And the C/N. We can see the distribution of C/N is highly sensitive to both parameters, the C/N being highest through all of the soil columns when k_0 is low and p_N is high.

```
# Draw the plots
par <- par()
par(mar = c(5.1, 4.1, 3.1, 2.1))
# Define color levels
levels <- seq(0, 30, length.out = 25)
for(i in 1:length(out)){
  title <- paste("C/N", "\n", "k_0=", k_0_vec[i], "p_N=", p_N_vec[i])
  filled.contour(x=times,y=Depth, CN[[i]], color= col, ylim=c(100,0),
                levels = levels,
                xlab="Time, years", ylab= "Depth, cm",
                main=title)
}
par(par)
```





We will then gather the C/N profiles at the last timestep.

```

for(i in 1:length(CN)){
  Temp <- tibble(
    z = Depth,
    CN = CN[[i]][nrow(CN[[i]])-1,],
    k_0 = as.character(k_0_vec[i]),
    p_N = as.character(p_N_vec[i])
  ) %>%
  mutate(cat = paste("k_0=", k_0, "\n\n", p_N))

  if(i == 1) D_z_CN <- Temp
  else D_z_CN <- bind_rows(D_z_CN, Temp)
}

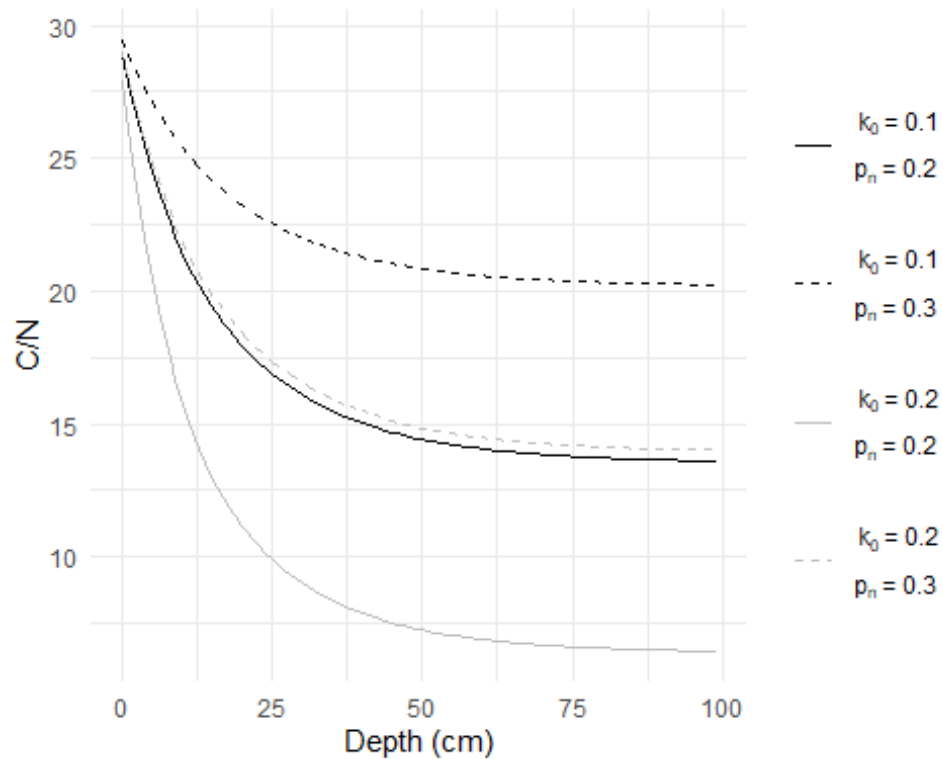
```

And plot the relationship between C/N and depth for the different values of k_0 and p_N .

```

(p_z_CN <- D_z_CN %>% ggplot(aes(y = CN, x = z)) +
  geom_line(aes(color = cat, linetype = cat)) +
  labs(y = "C/N", x = "Depth (cm)") +
  theme_minimal() +
  theme(legend.title = element_blank(),
        legend.text = element_text(margin = margin(t = 0.4, b = 0.4, unit = "cm"))) +
  scale_color_manual(values = c("black", "black", "grey", "grey"),
                    labels = expression(
                      atop(~k[0]~"="~ 0.1,p[n]~"="~0.2),
                      atop(~k[0]~"="~ 0.1,p[n]~"="~0.3),
                      atop(~k[0]~"="~ 0.2,p[n]~"="~0.2),
                      atop(~k[0]~"="~ 0.2,p[n]~"="~0.3))) +
  scale_linetype_manual(values = c(1,2,1,2),
                      labels = expression(
                        atop(~k[0]~"="~ 0.1,p[n]~"="~0.2),
                        atop(~k[0]~"="~ 0.1,p[n]~"="~0.3),
                        atop(~k[0]~"="~ 0.2,p[n]~"="~0.2),
                        atop(~k[0]~"="~ 0.2,p[n]~"="~0.3))
                      )
  )

```



Variation of ^{15}N with depth and C/N

First of all, let's create function to convert between isotopic ratio to delta value and reverse. We will in the same way set the ratio of the standards (delta values of zero).

```
# Function for isotopic computations -----
-----
dtoR <- function(delta, standard) (1000+delta) * standard / 1000
Rtod <- function(R, standard) ((R - standard) / standard) * 1000

Belemnita <- 0.0112372
AIR <- 0.003676
```

As suggested in the paper, we can model the variation of ^{15}N with depth by adding a fractionation constant (α) to the general model :

$$\frac{\delta^{13}\text{C}}{\delta t} = -v \cdot \frac{\delta^{13}\text{C}}{\delta z} - p_C \cdot k \cdot \alpha_C \cdot {}^{13}\text{C}$$

$$\frac{\delta^{15}\text{N}}{\delta t} = -v \cdot \frac{\delta^{15}\text{N}}{\delta z} - p_N \cdot k \cdot \alpha_N \cdot {}^{15}\text{N}$$

It is straightforward to modify the deSolve model above to include isotopes.

```

# Model equation
model_iso <-function(t, State, Pars)
{
  with(as.list(c(State, Pars)), {
    # Extract states and k
    C <- State[1:numboxes]
    N <- State[(numboxes+1):(2*numboxes)]
    C13 <- State[(2*numboxes+1):(3*numboxes)]
    N15 <- State[(3*numboxes+1):(4*numboxes)]
    k <- pars[2:(2+99)]
    # Compute vertical fluxes
    Flux_C <- c(flux_C_fun(t), v*C)
    Flux_N <- c(flux_N_fun(t), v*N)
    Flux_C13 <- c(flux_C13_fun(t), v*C13)
    Flux_N15 <- c(flux_N15_fun(t), v*N15)
    # Compute rate of change
    dC <- -diff(Flux_C)/delx - k*p_C*C
    dN <- -diff(Flux_N)/delx - k*p_N*N
    dC13 <- -diff(Flux_C13)/delx - a_C*k*p_C*C13
    dN15 <- -diff(Flux_N15)/delx - a_N*k*p_N*N15
    return(list(c(dC, dN, dC13, dN15))) # result
  })
} # end of model

```

We then need to define the isotopic ratio of inputs. We will consider a constant flux of plants material with $\delta^{13}\text{C} = -27\text{‰}$ and $\delta^{15}\text{N} = 0\text{‰}$.

```

# Vector of timesteps
times <- 1:1000
# Vector and function of C input
flux_C <- rep(100, times = length(times))
flux_C_fun <- approxfun(x = times, y = flux_C)
# Vector and function of N input
flux_N <- flux_C/30
flux_N_fun <- approxfun(x = times, y = flux_N)
# Vector and function of 13C input
flux_C13 <- flux_C*dtoR(-27, Belemnita)
flux_C13_fun <- approxfun(x = times, y = flux_C13)
# Vector and function of 15N input
flux_N15 <- flux_N*dtoR(0, AIR)
flux_N15_fun <- approxfun(x = times, y = flux_N15)

```

We have to slightly modify the initial states to include the two new variables.

```

state <- c(rep(0, times=numboxes), # Initial C concentration
           rep(0, times=numboxes), # Initial N concentration
           rep(0, times=numboxes), # Initial 13C concentration
           rep(0, times=numboxes)) # Initial 15N Concentration

```

We will define the parameters with two correlated values of p_N and α_n .

```

# Define the values of k_0 and p_N to test
p_N_vec <- c(0.2, 0.3)
a_N_vec <- c(0.999, 0.998)
# Create a list to store parameters
Params <- list()

# Create a loop to store parameters values
for(i in 1:length(a_N_vec)){
  Params[[i]] <- c(
    v = 0.5,
    k = k_func(Depth, 0.2, 20),
    p_C = 0.4,
    p_N = p_N_vec[i],
    a_C = 1, # No fractionation for C isotope
    a_N = a_N_vec[i]
  )
}

```

And estimate the solution. We will use a loop to go through the different values of parameters.

```

# Create a list to store simulation results
out <- list()
for(i in 1:length(Params)){
  pars <- Params[[i]]
  out[[i]] <- ode.1D(y = state, times = times, func = model_iso, parms
= pars,
                    dims = numboxes)
}

```

We can then extract the concentrations from the big matrix output, and compute C/N and $\delta^{15}N$.

```

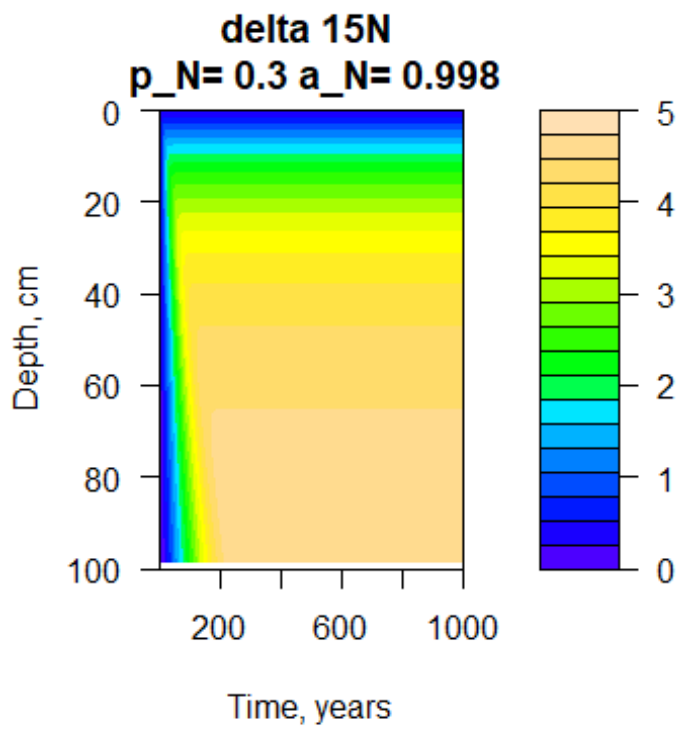
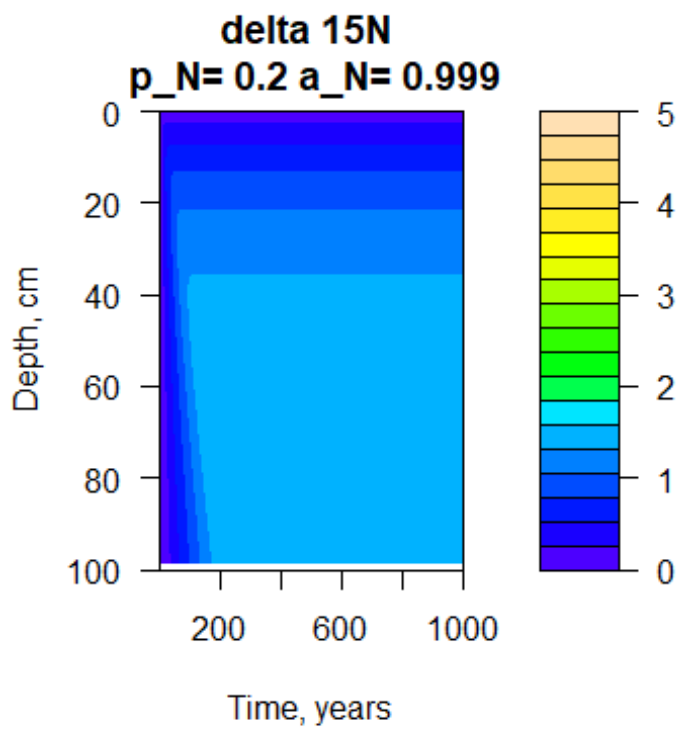
# Create lists to store results
Conc_C <- list()
Conc_N <- list()
Conc_C13 <- list()
Conc_N15 <- list()
CN <- list()
delta_N15 <- list()

for(i in 1:length(out)){
  Conc_C[[i]] <- out[[i]][,2:(numboxes+1)]
  Conc_N[[i]] <- out[[i]][,((numboxes+2):(2*numboxes+1))]
  Conc_C13[[i]] <- out[[i]][,((2*numboxes+2):(3*numboxes+1))]
  Conc_N15[[i]] <- out[[i]][,((3*numboxes+2):(4*numboxes+1))]
  CN[[i]] <- Conc_C[[i]]/Conc_N[[i]]
  delta_N15[[i]] <- Rtod(Conc_N15[[i]]/Conc_N[[i]], AIR)
}

```


We can observe the variation of $\delta^{15}N$ with depth and time.

```
# Draw the plots
par(mar = c(5.1, 4.1, 3.1, 2.1))
# Define color levels
levels <- seq(0, 5, length.out = 20)
for(i in 1:length(out)){
  title <- paste("delta 15N", "\n", "p_N=", p_N_vec[i], "a_N=", a_N_vec[i])
  filled.contour(x=times,y=Depth, delta_N15[[i]], color= col, ylim=c(100,0),
                levels = levels,
                xlab="Time, years", ylab= "Depth, cm",
                main=title)
}
par(par)
```



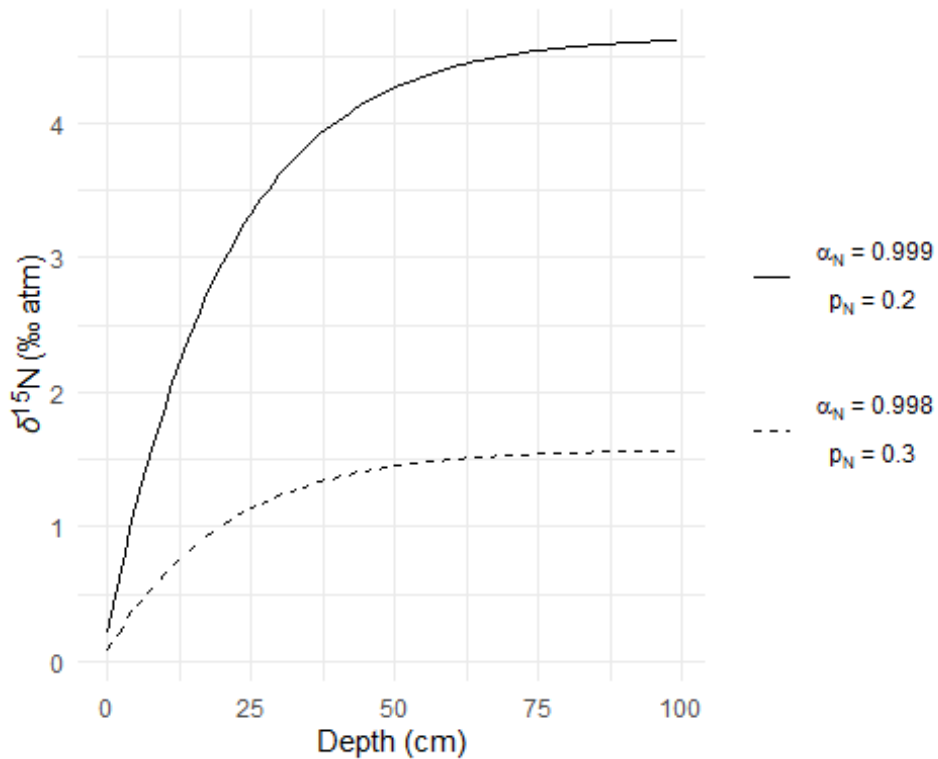
We will then gather the C/N and ^{15}N profiles at the last time step.

```
for(i in 1:length(delta_N15)){
  Temp <- tibble(
    z = Depth,
    CN = CN[[i]][nrow(CN[[i]])-1,],
    d15N = delta_N15[[i]][nrow(delta_N15[[i]])-1,],
    p_N = as.character(p_N_vec[i]),
    a_N = as.character(a_N_vec[i])
  ) %>%
  mutate(cat = paste("a_N=", a_N, "\n\npn=", p_N))

  if(i == 1) D_15N <- Temp
  else D_15N <- bind_rows(D_15N, Temp)
}
```

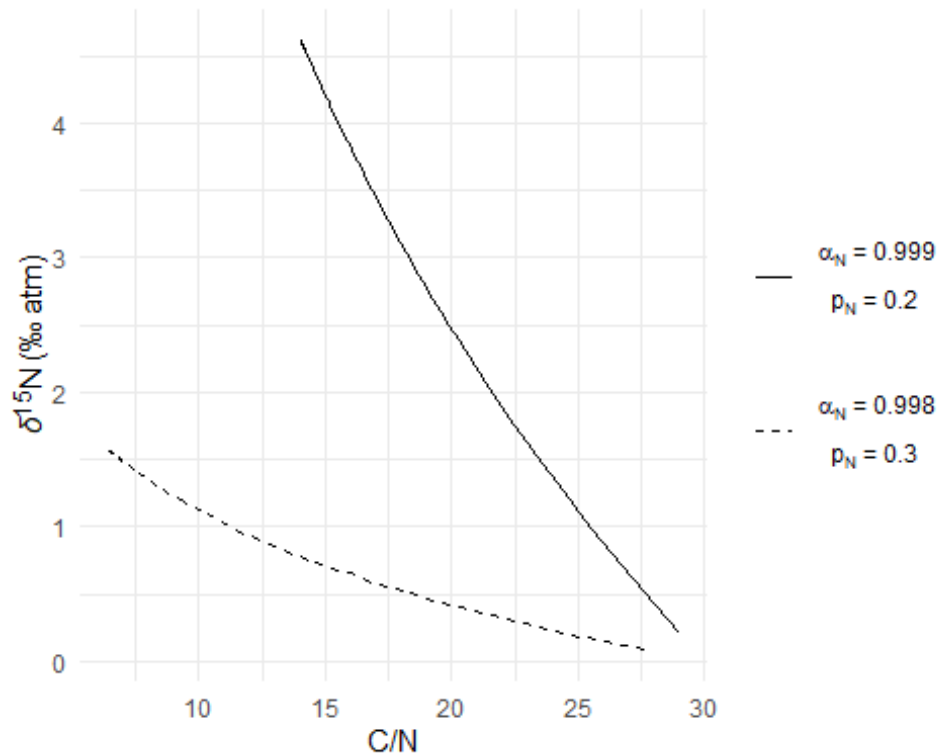
And then plot the result as a function of depth.

```
(p_d_15N <- D_15N %>% ggplot(aes(x = z, y = d15N)) +
  geom_line(aes(color = cat, linetype = cat)) +
  # geom_jitter(aes(color = cat), width = 0.1)+
  theme_minimal() +
  theme(legend.text = element_text(margin = margin(t = 0.5, b = 0.5,
unit = "cm")))) +
  scale_color_manual(values = c("black", "black", "grey", "grey"),
    labels = expression(
      atop(~alpha[N]~"="~ 0.999,p[N]~"="~0.2),
      atop(~alpha[N]~"="~ 0.998,p[N]~"="~0.3))) +
  scale_linetype_manual(values = c(1,2,1,2),
    labels = expression(
      atop(~alpha[N]~"="~ 0.999,p[N]~"="~0.2),
      atop(~alpha[N]~"="~ 0.998,p[N]~"="~0.3))
  ) +
  labs(x = "Depth (cm)",
    y = "<math>*\delta^{15}\text{N}</math> (&permil; atm)") +
  theme(legend.title = element_blank(),
    axis.title.y = element_markdown())
)
```



And plot it again as a function of C/N.

```
(p_CN_15N <- D_15N %>% ggplot(aes(x = CN, y = d15N)) +
  geom_line(aes(color = cat, linetype = cat)) +
  # geom_jitter(aes(color = cat), height = 0.1)+
  theme_minimal() +
  theme(legend.text = element_text(margin = margin(t = 0.5, b = 0.5,
unit = "cm")))) +
  scale_color_manual(values = c("black", "black", "grey", "grey"),
    labels = expression(
      atop(~alpha[N]~"="~ 0.999,p[N]~"="~0.2),
      atop(~alpha[N]~"="~ 0.998,p[N]~"="~0.3))) +
  scale_linetype_manual(values = c(1,2,1,2),
    labels = expression(
      atop(~alpha[N]~"="~ 0.999,p[N]~"="~0.2),
      atop(~alpha[N]~"="~ 0.998,p[N]~"="~0.3))
  ) +
  labs(x = "C/N",
    y = "**&delta;¹⁵N (‰ atm)" ) +
  theme(legend.title = element_blank(),
    axis.title.y = element_markdown())
)
```



Variation of ¹³C with C/N

Constant isotopic ratio of the input

We can reuse the same model to simulate the variation of $\delta^{13}\text{C}$ with C/N and depth, considering a constant isotopic value of plant input (-27‰). We will define a set of three different fractionation factors.

```
# Define the values of a_C to test
a_C_vec <- c(0.999, 1, 1.001)
# Create a list to store parameters
Params <- list()

# Create a loop to store parameters values
for(i in 1:length(a_C_vec)){
  Params[[i]] <- c(
    v = 0.5,
    k = k_func(Depth, 0.2, 20),
    p_C = 0.4,
    p_N = 0.3,
    a_C = a_C_vec[i], # No fractionation for C isotope
    a_N = 1
  )
}
```

And solve the model.

```
# Create a list to store simulation results
out <- list()
for(i in 1:length(Params)){
  pars <- Params[[i]]
  out[[i]] <- ode1D(y = state, times = times, func = model_iso, parms
= pars,
                  dims = numboxes)
}
```

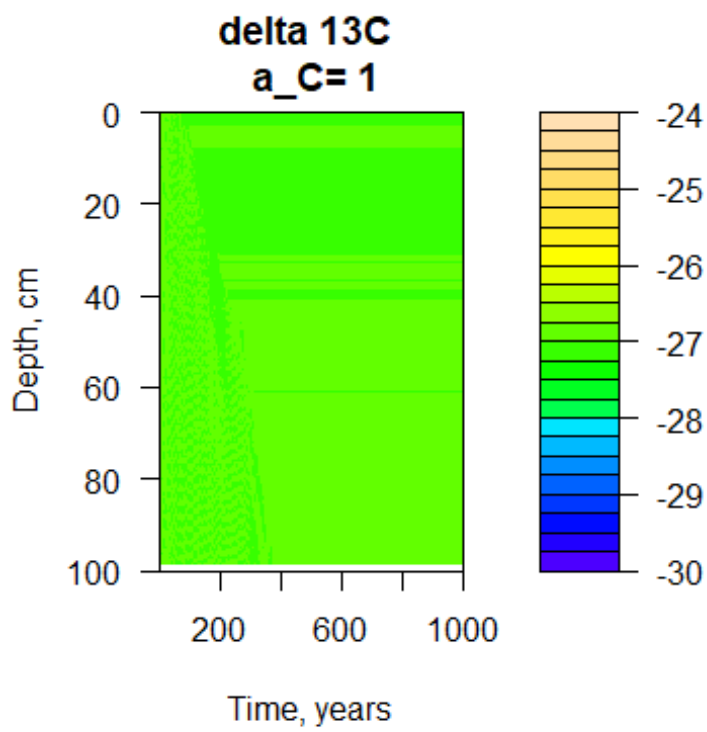
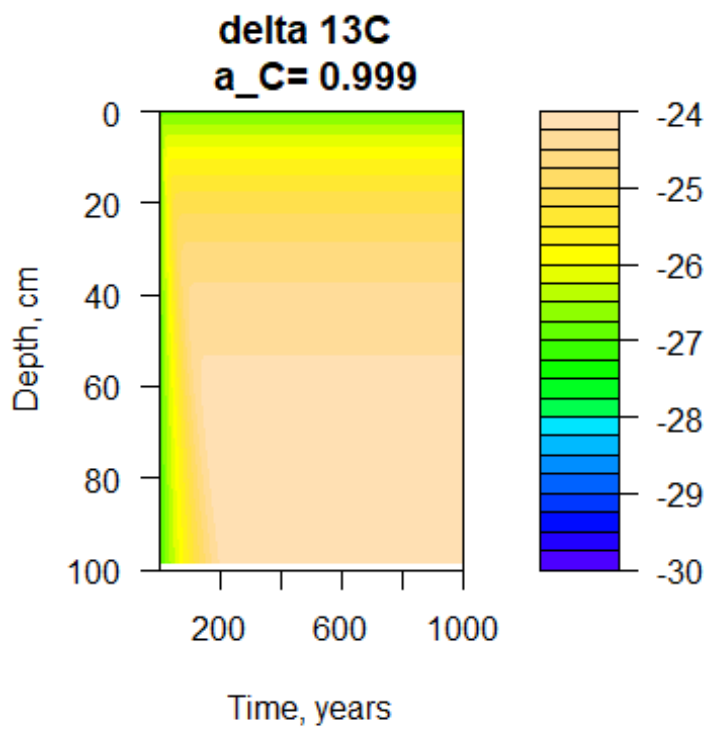
We can then extract the concentrations from the big matrix output, and compute C/N and $\delta^{13}\text{C}$.

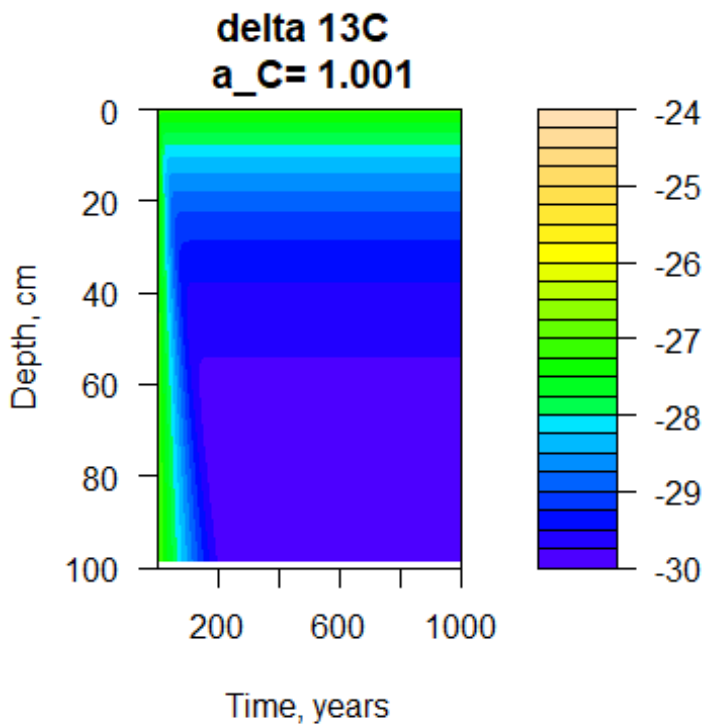
```
# Create lists to store results
Conc_C <- list()
Conc_N <- list()
Conc_C13 <- list()
Conc_N15 <- list()
CN <- list()
delta_C13 <- list()

for(i in 1:length(out)){
  Conc_C[[i]] <- out[[i]][,2:(numboxes+1)]
  Conc_N[[i]] <- out[[i]][,((numboxes+2):(2*numboxes+1))]
  Conc_C13[[i]] <- out[[i]][,((2*numboxes+2):(3*numboxes+1))]
  Conc_N15[[i]] <- out[[i]][,((3*numboxes+2):(4*numboxes+1))]
  CN[[i]] <- Conc_C[[i]]/Conc_N[[i]]
  delta_C13[[i]] <- Rtod(Conc_C13[[i]]/Conc_C[[i]], Belemnita)
}
```

We can observe the variation of $\delta^{13}\text{C}$ with depth and time.

```
# Draw the plots
par(mar = c(5.1, 4.1, 3.1, 2.1))
# Define color Levels
levels <- seq(-30, -24, length.out = 25)
for(i in 1:length(out)){
  title <- paste("delta 13C", "\n", "a_C=", a_C_vec[i])
  filled.contour(x=times,y=Depth, delta_C13[[i]], color= col, ylim=c(1
00,0),
                levels = levels,
                xlab="Time, years", ylab= "Depth, cm",
                main=title)
}
par(par)
```





We will then gather the C/N and ^{13}C profiles at the last time step.

```
for(i in 1:length(delta_C13)){
  Temp <- tibble(
    z = Depth,
    CN = CN[[i]][nrow(CN[[i]])-1,],
    d13C = delta_C13[[i]][nrow(delta_C13[[i]])-1,],
    a_C = as.character(a_C_vec[i])
  ) %>%
  mutate(cat = paste("a_C=", a_C))

  if(i == 1) D_13C <- Temp
  else D_13C <- bind_rows(D_13C, Temp)
}
```

And plot the results.

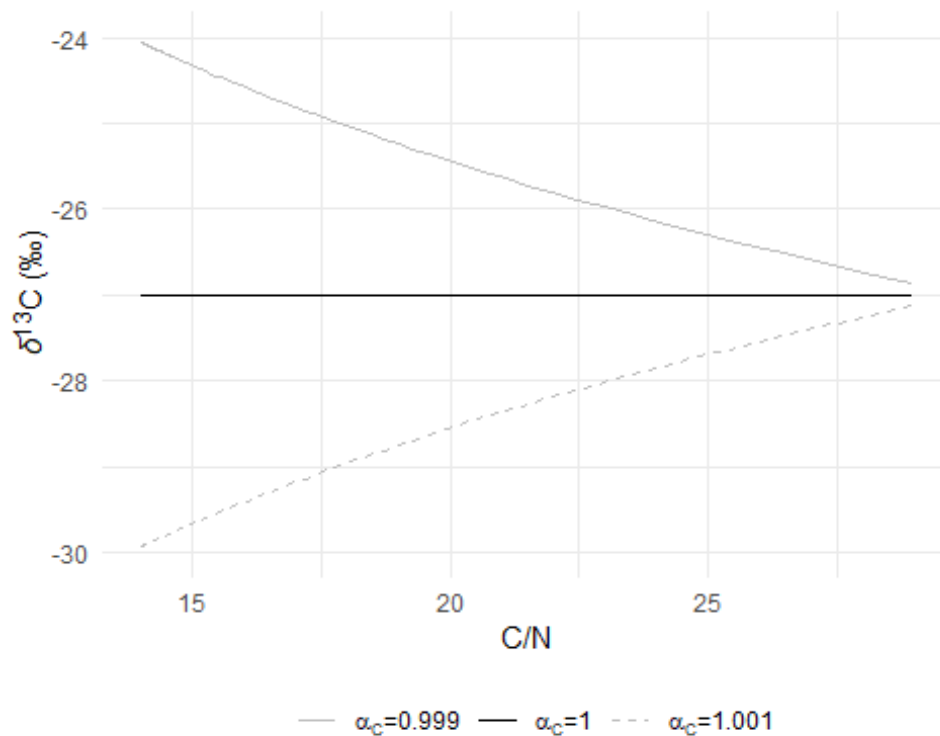
```
(p_d13C_CN_eq <- D_13C %>%
  ggplot(aes(x = CN, y = d13C)) +
  geom_line(aes(color = cat, linetype = cat)) +
  theme_minimal() +
  theme(legend.position = "bottom",
        legend.title = element_blank(),
        axis.title.y = element_markdown()) +
  scale_color_manual(values = c("grey", "black", "grey"),
                    labels = expression(
```



```

paste(alpha[C], "=", 0.999),
paste(alpha[C], "=", 1),
paste(alpha[C], "=", "1.001"))) +
scale_linetype_manual(values = c(1,1,2),
  labels = expression(
    paste(alpha[C], "=", 0.999),
    paste(alpha[C], "=", 1),
    paste(alpha[C], "=", "1.001")))
) +
labs(x = "C/N",
  y = "&delta;*<sup>13</sup>C (&permil;)" ) +
ylim(-30, -24)
)

```



Variable isotopic ratio of the input

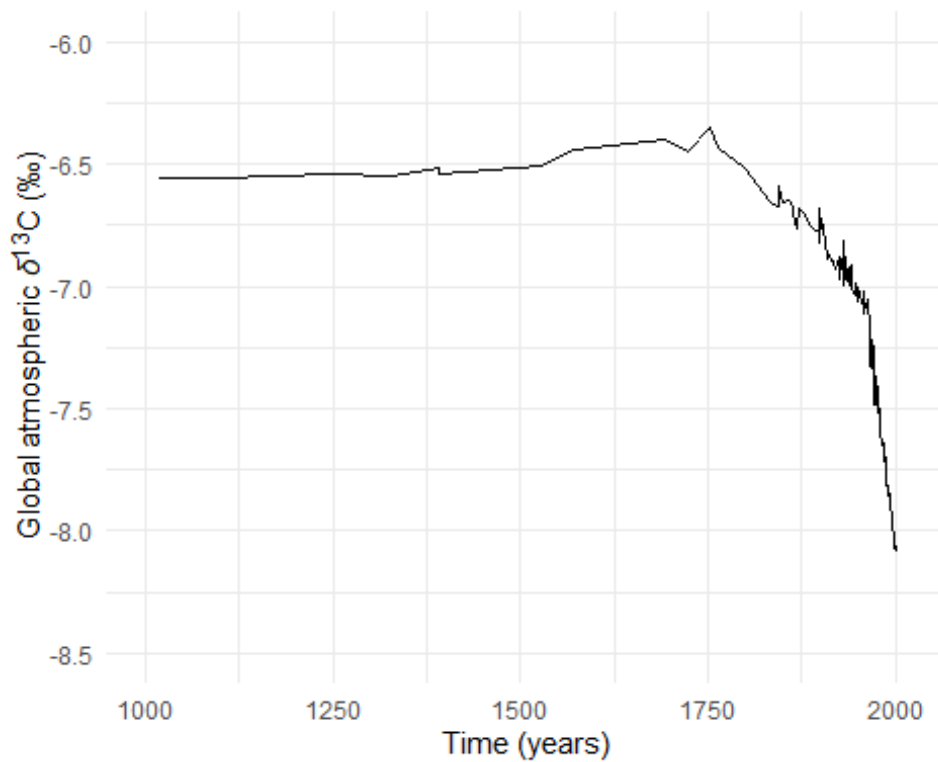
$\delta^{13}\text{C}$ of the atmosphere decreased since the beginning of the industrial era, because of fossil fuel emissions. This decrease can be visualize using the dataset made available by *Rubino et al.* (2013).

```

# Plot the old atmosphere -----
-----
TS_old <- read_xls("C:/Users/gosse/OneDrive - Université du Québec à T
rois-Rivières/Projects/Active_projects/Deschamps_2022_Isotopes/Data/Ru
bino_Fancey_2013_JGR.xls", sheet = "d13C_CSIRO", skip = 2)

```

```
(p_atm <- TS_old %>%
  ggplot(aes(x = `effective age [AD] for CO2`,
             y = `d13C-CO2 corrected for blank, gravity and diffusion, vPDB [‰]`)) +
  geom_line() +
  theme_minimal() +
  labs(x = "Time (years)",
       y = "Global atmospheric  $\delta^{13}\text{C}$  (‰)") +
  lims(x = c(1000, 2020),
       y = c(-8.5, -6)) +
  theme(axis.title.y = element_markdown())
)
```



We will define the $\delta^{13}\text{C}$ of plant input roughly, by subtracting 20 to the atmospheric signature. As before, we will define a ^{12}C flux of $100\text{g} \cdot \text{year}^{-1}$.

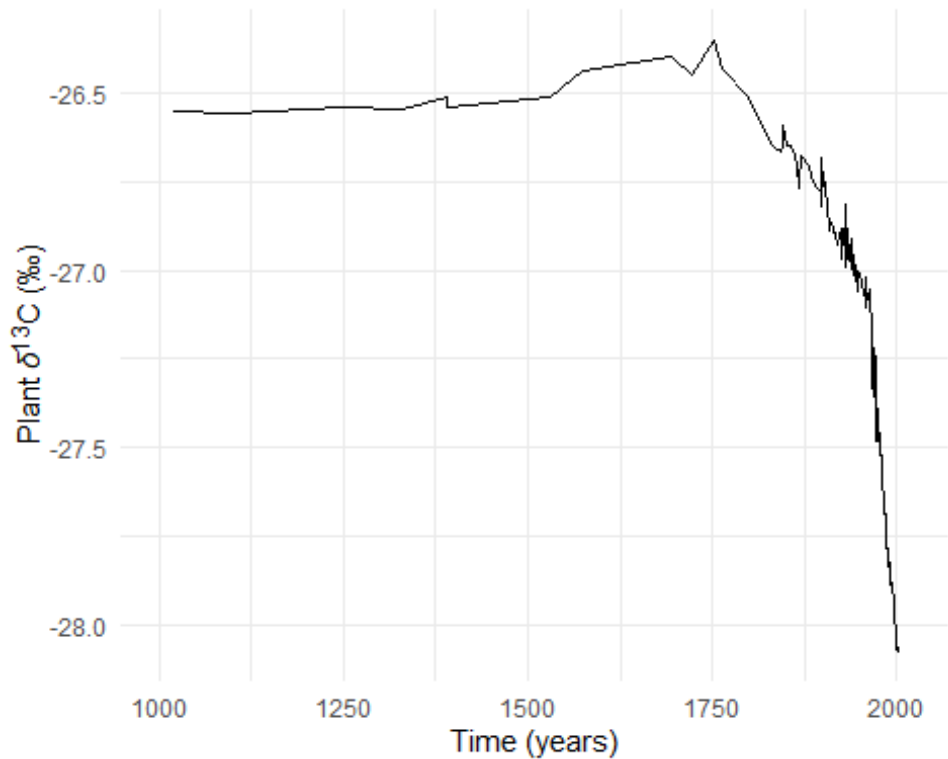
```
TS <- TS_old %>%
  ## Create a column for plant signature
  mutate(Plant_d13C = `d13C-CO2 corrected for blank, gravity and diffusion, vPDB [‰]` - 20,
         Plant_R13C = dtoR(Plant_d13C, Belemnita),
         Plant_C = 100,
         Plant_13C = Plant_C * Plant_R13C,
         Year = `effective age [AD] for CO2`) %>%
```

```

filter(complete.cases(Year))

TS %>%
  ggplot(aes(x = Year,
             y = Plant_d13C)) +
  geom_line() +
  theme_minimal() +
  labs(x = "Time (years)",
       y = "Plant  $\delta^{13}C$  (‰)") +
  lims(x = c(1000, 2020)) +
  theme(axis.title.y = element_markdown())

```



To accommodate such changes in input flux (*boundary condition*), we will reuse the same model but changing the input to a function reproducing the evolution of atmospheric (and plant) baseline $\delta^{13}C$.

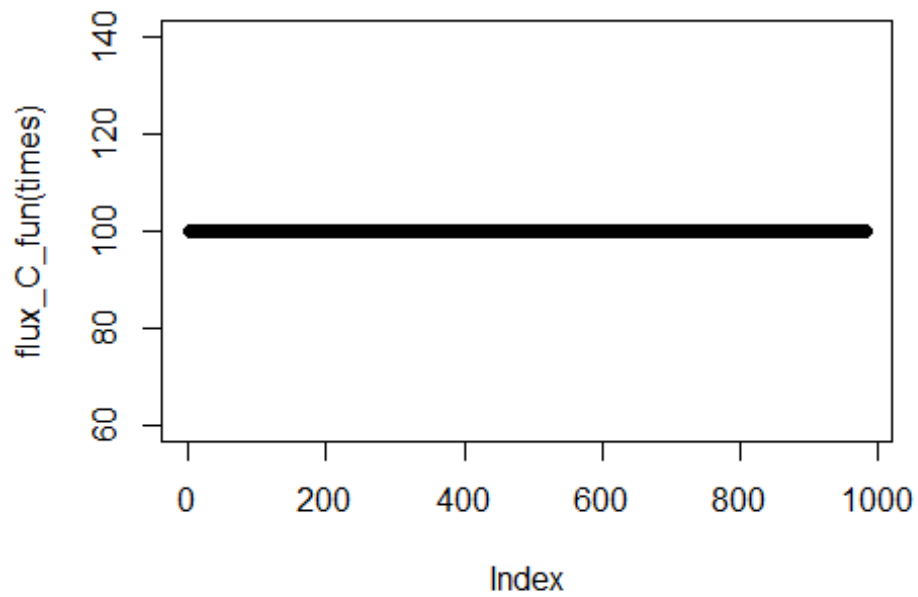
Then, we extract the boundary conditions from the TS dataset, and approximate them using a function.

```

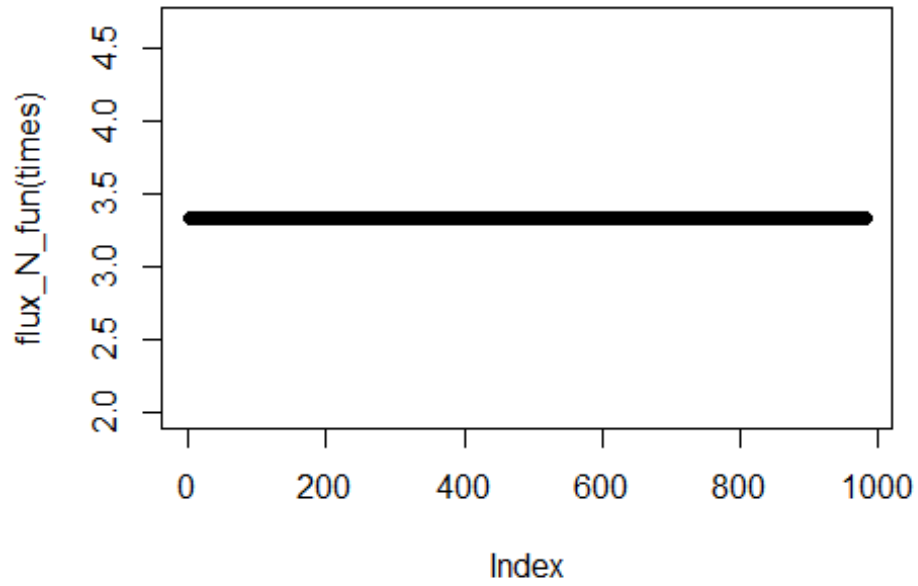
# Vector of timesteps
times <- min(TS$Year):max(TS$Year) # output wanted at these time intervals`
# Vector and function of C input

```

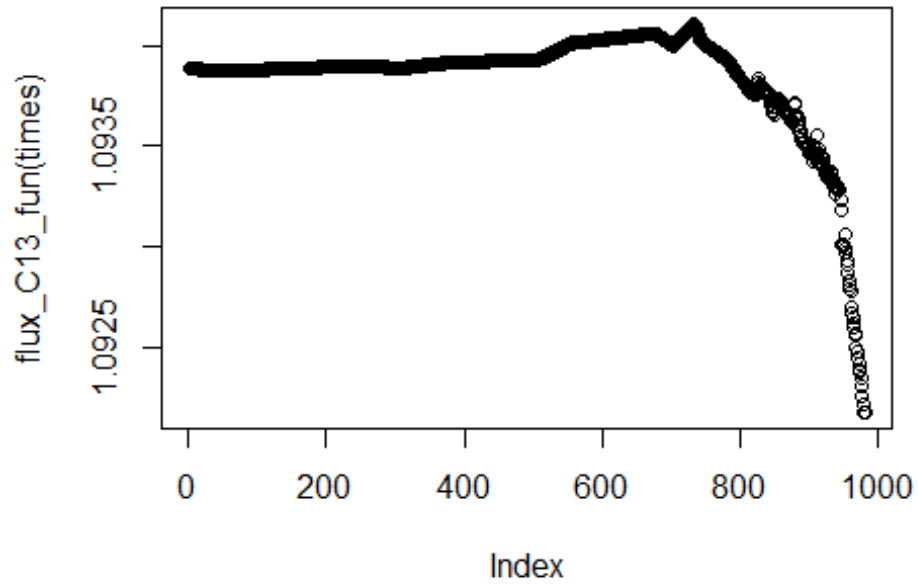
```
flux_C <- TS$Plant_C  
flux_C_fun <- approxfun(x = TS$Year, y = flux_C)  
plot(flux_C_fun(times))
```



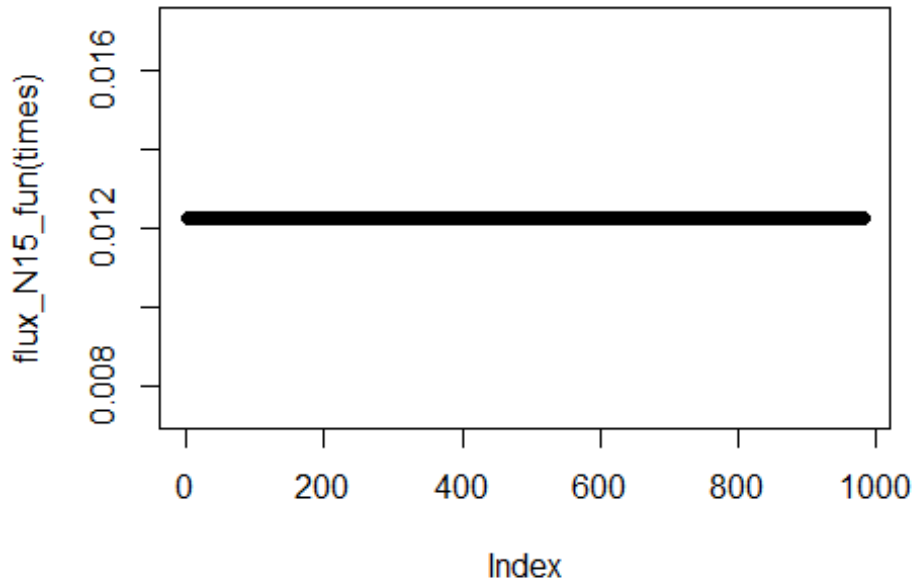
```
# Vector and function of N input  
flux_N <- flux_C/30  
flux_N_fun <- approxfun(x = TS$Year, y = flux_N)  
plot(flux_N_fun(times))
```



```
# Vector and function of 13C input  
flux_C13 <- TS$Plant_13C  
flux_C13_fun <- approxfun(x = TS$Year, y = flux_C13)  
plot(flux_C13_fun(times))
```



```
# Vector and function of 15N input  
flux_N15 <- flux_N*dtoR(0, AIR)  
flux_N15_fun <- approxfun(x = TS$Year, y = flux_N15)  
plot(flux_N15_fun(times))
```



And solve the model.

```
# Create a list to store simulation results
out <- list()
for(i in 1:length(Params)){
  pars <- Params[[i]]
  out[[i]] <- ode.1D(y = state, times = times, func = model_iso, parms
= pars,
                    dims = numboxes)
}
```

We can then extract the concentrations from the big matrix output, and compute C/N and $\delta^{13}C$.

```
# Create lists to store results
Conc_C <- list()
Conc_N <- list()
Conc_C13 <- list()
Conc_N15 <- list()
CN <- list()
delta_C13 <- list()

for(i in 1:length(out)){
  Conc_C[[i]] <- out[[i]][,2:(numboxes+1)]
  Conc_N[[i]] <- out[[i]][,((numboxes+2):(2*numboxes+1))]
```

```

Conc_C13[[i]] <- out[[i]][,(2*numboxes+2):(3*numboxes+1)]
Conc_N15[[i]] <- out[[i]][,(3*numboxes+2):(4*numboxes+1)]
CN[[i]] <- Conc_C[[i]]/Conc_N[[i]]
delta_C13[[i]] <- Rtod(Conc_C13[[i]]/Conc_C[[i]], Belemnita)
}

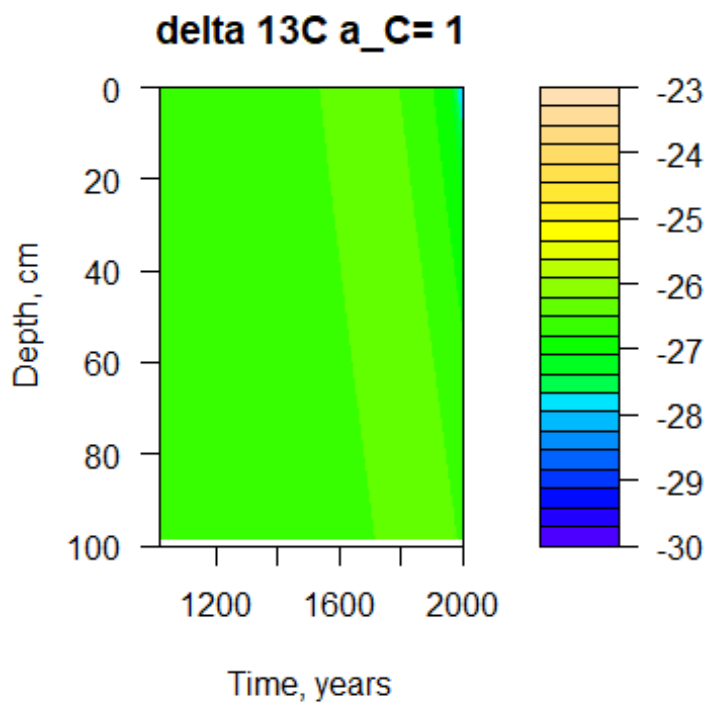
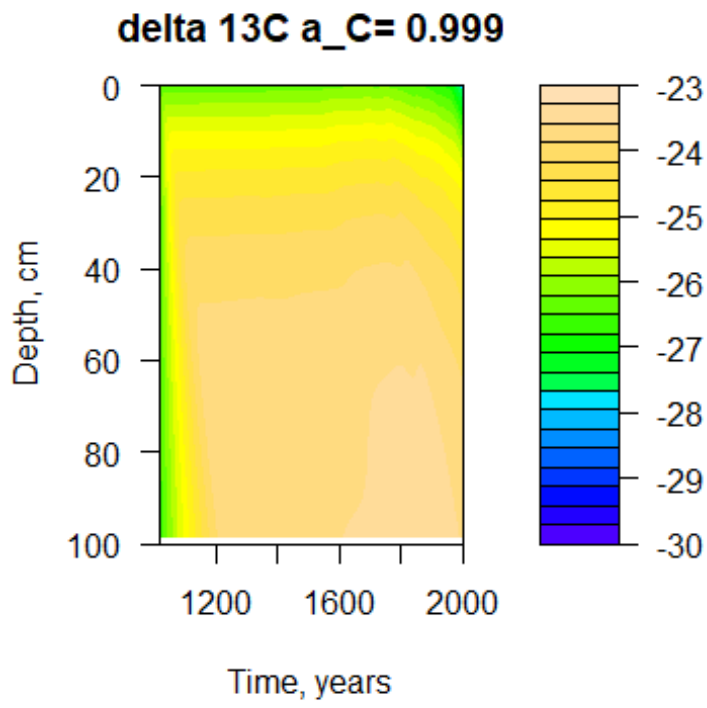
```

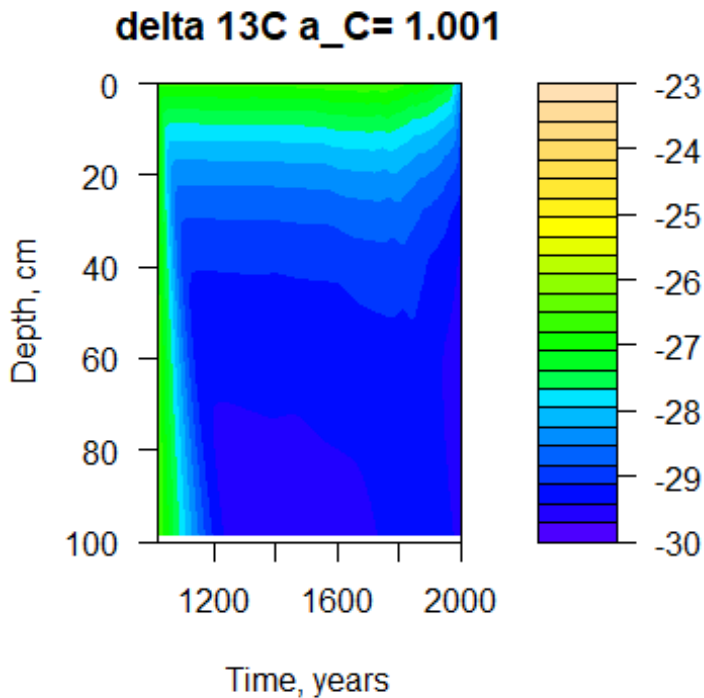
We can observe the variation of $\delta^{13}\text{C}$ with depth and time. We can see that depletion of atmospheric input create an enrichment in ^{13}C with depth, older, more decomposed OM coming for ^{13}C enriched plant material..

```

# Draw the plots
par(mar = c(5.1, 4.1, 3.1, 2.1))
# Define color Levels
levels <- seq(-30, -23, length.out = 25)
for(i in 1:length(out)){
  title <- paste("delta 13C", "a_C=", a_C_vec[i])
  filled.contour(x=times,y=Depth, delta_C13[[i]], color= col, ylim=c(1
00,0),
                levels = levels,
                xlab="Time, years", ylab= "Depth, cm",
                main=title)
}
par(par)

```



We will then gather the C/N and ^{13}C profiles at the last time step.

```
for(i in 1:length(delta_C13)){
  Temp <- tibble(
    z = Depth,
    CN = CN[[i]][nrow(CN[[i]])-1,],
    d13C = delta_C13[[i]][nrow(delta_C13[[i]])-1,],
    a_C = as.character(a_C_vec[i])
  ) %>%
  mutate(cat = paste("a_C=", a_C))

  if(i == 1) D_13C_atm <- Temp
  else D_13C_atm <- bind_rows(D_13C_atm, Temp)
}
```

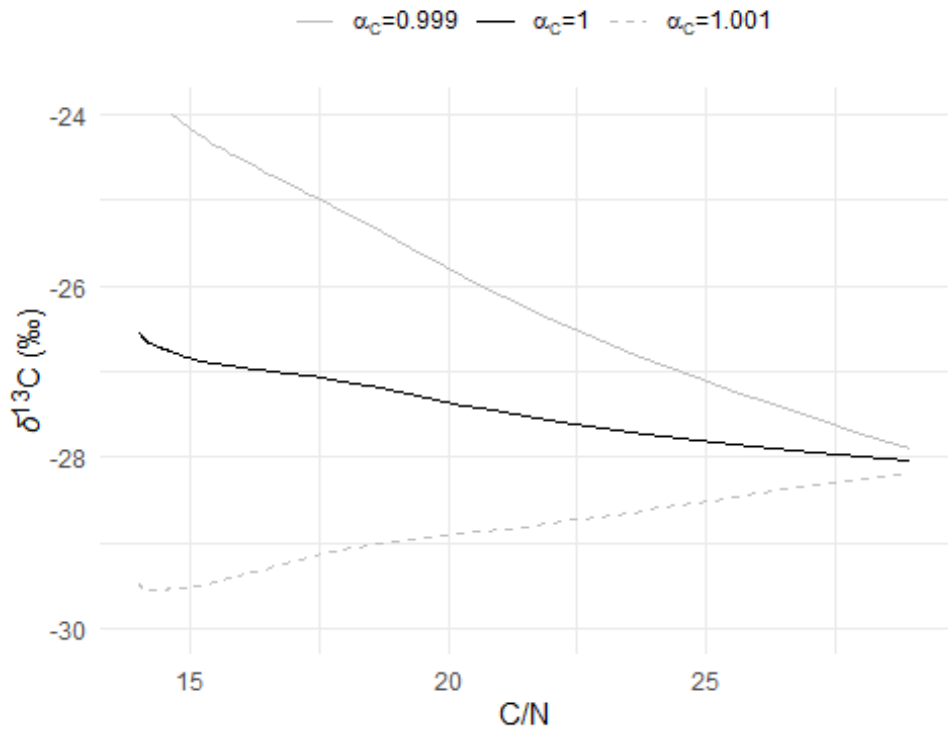
And plot the results. Even without fractionation, depletion of plant inputs lead to a negative relationship between C/N and $\delta^{13}\text{C}$, meaning that OM becomes more concentrated in ^{13}C while decomposition advances and C/N decrease.

```
(p_d13C_CN_atm <- D_13C_atm %>%
  ggplot(aes(x = CN, y = d13C)) +
  geom_line(aes(color = cat, linetype = cat)) +
  theme_minimal() +
  theme(legend.position = "top",
```

```

    legend.title = element_blank(),
    axis.title.y = element_markdown() +
scale_color_manual(values = c("grey", "black", "grey"),
    labels = expression(
    paste(alpha[C], "=", 0.999),
    paste(alpha[C], "=", 1),
    paste(alpha[C], "=", "1.001"))) +
scale_linetype_manual(values = c(1,1,2),
    labels = expression(
    paste(alpha[C], "=", 0.999),
    paste(alpha[C], "=", 1),
    paste(alpha[C], "=", "1.001")))
) +
labs(x = "C/N",
    y = "*&delta;*<sup>13</sup>C (&permil;)") +
ylim(-30, -24)
)

```



Final ¹³C graph

```

# Final plot
library(cowplot)
my_legend <- get_legend(p_d13C_CN_atm)
(p_13C <- plot_grid(my_legend,
    p_atm,
    plot_grid(p_d13C_CN_eq + theme(legend.position="no
ne")),

```

```

                                p_d13C_CN_atm + ylab(NULL) + theme(legen
d.position = "none"),
                                ncol = 2, labels = c("b", "c"),
                                hjust = -5, vjust = 1),
                                ncol = 1, labels = c("", "a", ""), align = "h", rel_heights
= c(.1, 1, 1),
                                hjust = -5, vjust = 1))
# Save the plot
ggsave("C:/Users/gosse/OneDrive - Université du Québec à Trois-Rivière
s/Projects/Active_projects/Deschamps_2022_Isotopes/Plots/Plots_13C.png
", p_13C,
        width = 7.5, height = 5, bg = "white")

```

References

- Rubino, M., Etheridge, D. M., Trudinger, C. M., Allison, C. E., Battle, M. O., Langenfelds, R. L., Steele, L. P., Curran, M., Bender, M., White, J. W. C., Jenk, T. M., Blunier, T., & Francey, R. J. (2013). A revised 1000 year atmospheric $\delta^{13}\text{C}$ -CO₂ record from Law Dome and South Pole, Antarctica. *Journal of Geophysical Research Atmospheres*, 118(15), 8482–8499. <https://doi.org/10.1002/jgrd.50668>
- Soetaert, K., & Herman, P. M. J. (2009). *A practical guide to ecological modelling using R as a simulation platform*. Springer. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2010.02180.x>

Discussion générale

Discussion générale

L'objectif de cette thèse était de quantifier la manière dont la quantité d'eau dans la couche active, la disponibilité en nutriments et le broutement influençaient les écosystèmes de toundras arctiques.

Le chapitre I a analysé la végétation broutée et non broutée dans différents milieux alignés le long d'un gradient de teneur en eau du sol dans la vallée Qarlikturvik (Île Bylot, Nunavut, Canada). Il a permis de mettre en relief l'importance des stratégies d'acquisition de l'azote (N) pour l'assemblage des communautés arctiques le long d'un gradient d'humidité du sol.

Le chapitre II a quantifié l'impact de la fertilisation et du broutement sur la dynamique de la couche active et le développement du pergélisol des polygones humides de la vallée Qarlikturvik. Il a permis de montrer que des processus biologiques agissant à l'échelle de décennies pouvaient impacter le développement du pergélisol et sa réponse future aux changements climatiques.

Le chapitre III a proposé et testé un cadre théorique expliquant la variation des isotopes stables du carbone (C) et de l'azote (N) dans le pergélisol. Il a permis de mettre en relief les différents processus ayant agi durant la décomposition d'horizons à différentes teneurs en matière organique.

L'annexe A montre que la teneur en eau du sol est la variable principale contrôlant le taux de décomposition dans les horizons superficiels des sols de la vallée Qarlikturvik. L'annexe B montre qu'en cas de fertilisation et de protection du broutement dans les polygones humides, c'est le contrôle de la température du sol par la végétation qui influence le plus la variation du taux de décomposition.

Cette thèse a mis en relief l'importance centrale de la teneur en eau du sol (Fig. 1). Elle influence en effet les propriétés de la végétation, entre autres par son influence sur la décomposition et la disponibilité en nutriments. De plus, par ses propriétés thermiques, la teneur en eau du sol influence le dégel

de la couche active et la sensibilité du pergélisol aux variations de température.

Les résultats des différents chapitres sont mis en lien et discutés plus en profondeur dans la partie « Synthèse et contribution scientifique ». La partie « Perspectives » présentera d'abord une projection des résultats de la thèse dans le futur ou à différentes échelles spatiales, puis détaillera des considérations quant à l'approche scientifique de la thèse et les enseignements qui peuvent en être tirés. Cette thèse s'achève par une conclusion personnelle.

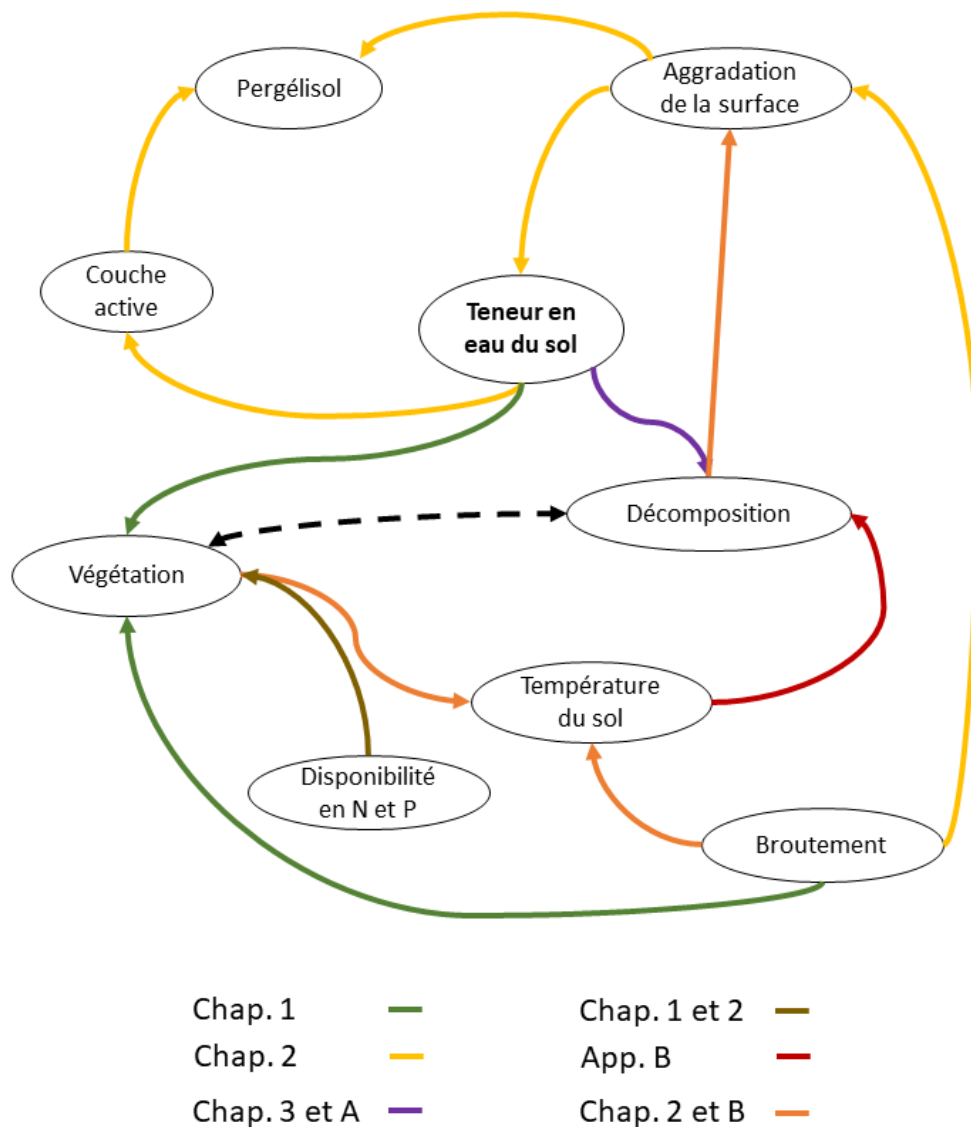


Figure 1 : Schéma récapitulatif de la thèse. La flèche pointillée représente des données non mesurées, mais symbolise un effet discuté dans la discussion générale.

Synthèse et contributions scientifiques

Influence indirecte de l'eau sur la végétation

de Molenaar (1987) et Oberbauer and Dawson (1992) ont proposé que si le stress en eau structurait la végétation des déserts polaires, la réponse de la végétation aux gradients d'humidité du sol était indirecte dans le reste de l'Arctique. La végétation serait alors déterminée par des variables corrélées à

la teneur en eau. Le long de gradients de teneur en eau du sol, les plantes vasculaires et leur physiologie seraient ainsi influencées par l'anoxie, le pH, le potentiel redox, la profondeur du front de dégel ou encore la disponibilité en nutriments plus que par la limitation de la ressource « eau ».

Le chapitre I soutient cette vision des choses. En effet, les stratégies d'acquisition de l'azote ont été sélectionnées le long du gradient d'humidité du sol, tout comme la teneur des feuilles en azote. À l'inverse, la discrimination isotopique du C durant la photosynthèse n'était pas influencée par la teneur en eau du sol. Ceci suggère que la diffusion du CO₂ atmosphérique était similaire dans les feuilles de communautés des milieux mésiques et humides. Ceci fait écho à de récents résultats suggérant que les propriétés du sol expliquent peu la variation de la conductivité stomatique des saules de la vallée Qarlikturvik (J. Paillassa, données non publiées).

L'intégration des aérénchymes dans l'étude de la végétation de la vallée Qarlikturvik nous montre que l'anoxie des sols représente un filtre majeur pour l'assemblage des communautés végétales de cette oasis du Haut-Arctique. Les aérénchymes sont des espaces intercellulaires permettant à la plante de favoriser la diffusion de l'O₂ jusqu'aux racines (Colmer and Voeselek, 2009). Ainsi, les plantes possédant des aérénchymes sont avantagées dans les milieux anoxiques. Dans ces milieux, l'anoxie limite à la fois la survie des racines des plantes sans aérénchymes, mais aussi la conductance de leurs racines, ce qui peut causer un paradoxal stress hydrique (Poorter et al., 2009).

Cinq des espèces échantillonnées sont connues pour produire des aérénchymes : *Dupontia fisheri* R. Br., *Carex aquatilis* Wahlenb., *Eriophorum scheuzerii* Hoppe, *E. angustifolium* Honck. et *Pleuropogon sabinei* R.Br. (Iversen et al., 2015, But, 1977). Ainsi, le pourcentage des individus avec aérénchymes était respectivement de 0 %, 1 %, 43 %, 96 % et 86 % dans les prairies mésiques, les polygones mésiques, les polygones drainés, les polygones limoneux et les polygones humides.

Bien que majeur pour l'assemblage des communautés dans les paysages possédant des milieux humides, la capacité de produire des aérénchymes est peu

intégrée dans le spectre économique des plantes (Moor et al., 2017). Considérant les trois axes de l'analyse en composantes principales du chapitre I, nous pouvons observer que les plantes avec aérénchymes ont tendance à être plus grandes et à avoir des feuilles plus riches en ^{15}N et en N.

Cela suggère un potentiel effet indirect des aérénchymes sur la nutrition des plantes de milieux humides. Les aérénchymes favorisent la nitrification et la dénitrification dans la rhizosphère (Reddy et al., 1989). Toutefois, il est peu probable que les plantes aient assimilé les nitrates ainsi produits, puisque la nitrification les appauvrit fortement en ^{15}N (Craine et al., 2015). La présence d'aérénchymes peut augmenter la décomposition dans la rhizosphère en apportant de l'oxygène dans les sols anoxiques (Wolf et al., 2007). Une telle augmentation de la décomposition serait certainement avantageuse pour des plantes croissant dans un environnement dans lequel la décomposition est limitée à la fois par des températures basses et par une saturation en eau. Il faut toutefois noter que certaines plantes ont développé des barrières racinaires à la perte en oxygène, ce qui pourrait limiter la quantité d' O_2 apportée dans la rhizosphère (Colmer and Voesenek, 2009). Je ne connais toutefois pas d'étude décrivant de telles barrières racinaires pour des plantes Arctiques.

En plus d'influencer la décomposition dans la rhizosphère, la présence de plantes avec aérénchymes augmente de manière marquée l'émission de méthane vers l'atmosphère. Le méthane est généralement produit dans les horizons saturés du sol. Une part importante (parfois la majorité) de ce méthane peut être consommé par des organismes méthanotrophes à l'interface de la nappe et dans les horizons secs (Jørgensen et al., 2015, Perryman et al., 2020). Les aérénchymes des plantes vasculaires peuvent servir de voies préférentielles pour l'émission du méthane, évitant à ce dernier d'être consommé lors de sa diffusion dans les horizons supérieurs du sol (Knoblauch et al., 2015, Throckmorton et al., 2015). L'intensité de la méthanotrophie peut expliquer la variabilité des émissions de méthane dans les paysages polygonaux arctiques (Vaughn et al., 2016). Les aérénchymes représentent ainsi un trait de réponse (qui détermine la composition de la végétation en place), mais

aussi un trait d'effet (*sensu* Suding et al., 2008) ayant d'importantes implications pour l'amplitude de la rétroaction pergélisol-climat.

L'inclusion de polygones drainés par des coins de glace secondaires dans le design du chapitre I rassure quant aux projections qui pourraient être faites à partir des relations traits-environnement quantifiées dans ce chapitre. Les communautés de polygones drainées ont une composition spécifique et fonctionnelle intermédiaire entre les milieux humides et mésiques. De plus, la composition de polygones asséchés par dégradation de coins de glace est très proche de celle mesurée en milieux mésiques (Perreault et al., 2016). Ainsi, la réponse des traits de la végétation mesurée le long du gradient de teneur en eau du sol peut être extrapolée au drainage des paysages polygonaux qui est attendu avec le réchauffement climatique.

Influence de l'eau sur la décomposition

Le taux de décomposition de la matière organique suit généralement une relation unimodale avec la teneur en eau du sol (Wang et al., 2010, Chadburn et al., 2022). Lorsque la teneur en eau est très faible, l'accessibilité des microbes à la matière organique est limitée et la décomposition ralentit (Schmidt et al., 2011). À très haute teneur en eau, la décomposition est ralentie par la difficulté d'obtenir de l'énergie par la respiration (Boye et al., 2017). La décomposition transitionne alors vers des réactions chimiques utilisant des accepteurs d'électrons alternatifs, telles que la sulforéduction ou la méthanogenèse (Gobat et al., 2010).

Le chapitre III montre l'impact de cette relation unimodale sur les propriétés de la matière organique stockée dans le pergélisol. En cas de faible ou moyenne teneur en eau, la décomposition cause une augmentation dans le temps de la proportion de la matière organique d'origine microbienne. À très forte teneur en eau, la décomposition des molécules moins labiles ralentit disproportionnellement par rapport aux composés plus labiles. Il en résulte une accumulation de matière organique faite de résidus végétaux appauvris en molécules riches en énergie dans les horizons organiques. Toutefois, ce changement de molécules ciblées par la décomposition n'a pas d'impact

mesurable sur la minéralisation de l'azote, telle que mesurée indirectement dans notre étude.

L'annexe A montre que le taux de décomposition du thé vert à 5 cm de profondeur suit une relation linéaire avec la teneur en eau du sol dans la vallée Qarlikturvik, et non une relation unimodale. La teneur en eau dans les milieux mésiques (autour de $0,34 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$) est suffisamment faible pour limiter la décomposition. Ce faible taux de décomposition ne résulte pas en une accumulation tourbeuse. La couche active est constituée d'un horizon de matière fibrique, au-dessus d'un horizon noirâtre plus décomposé. Ces horizons organiques totalisent une dizaine de centimètres d'épaisseur et reposent sur des horizons minéraux faits de limons, graviers et glace (données non montrées). Le manque d'accumulation organique vient possiblement de la faible productivité du milieu (données non montrées), et du fait qu'une part importante de cette productivité est investie dans des branches rampantes d'arbustes ligneux prostrés.

À l'inverse, les milieux humides sont à la fois caractérisés par de hauts taux de décomposition en surface, une relativement forte productivité, une forte teneur en N de la végétation et une accumulation organique de plusieurs mètres. Le haut taux de décomposition dans les milieux humides peut s'expliquer par les variations de la profondeur de la nappe et la présence d'aérenchyme. La décomposition est considérablement ralentie en tourbière dans les horizons sous le niveau de la nappe (Moore and Basiliko, 2006, Belyea, 1996). Toutefois, la décomposition augmente dans les horizons juste au-dessus de la nappe (Belyea, 1996) et lorsqu'ils sont soumis à des fluctuations du niveau de cette dernière (Kim et al., 2021, Freeman et al., 1997). Comme évoqué dans la partie précédente, la diffusion d' O_2 dans la rhizosphère par les aérenchymes peut accélérer la décomposition et potentiellement favoriser la nutrition de ces plantes.

Le teneur en eau du sol pourrait aussi favoriser la décomposition en profondeur en augmentant la diffusion de la chaleur dans le sol. Le chapitre II montre que des horizons secs en surface limitent le dégel de la couche active. Ainsi, la couche active des polygones drainés et des milieux mésiques tend à

être moins profonde que celle des milieux humides. Bien que la décomposition soit limitée en cas d'anoxie, une couche active plus profonde peut permettre aux plantes de milieux humides d'exploiter un stock total de nutriments plus importants (Salmon et al., 2018). De plus, les nutriments de la couche de transition des milieux humides peuvent être plus facilement assimilables que ceux des horizons plus superficiels (Keuper et al., 2012).

Les hauts taux de décomposition des milieux humides sont cohérents avec les résultats obtenus en mesurant les propriétés de la végétation. Le chapitre I suggère que l'anoxie en profondeur n'altère pas la capacité des plantes de marais Arctiques à acquérir de l'azote. La concentration en ^{15}N élevée des plantes de marais est cohérente avec un recyclage plus intense de la matière organique. Le chapitre III montre que ce recyclage devrait en effet mener à un enrichissement en ^{15}N de la matière organique et des plantes qui s'en nourrissent.

Les hauts taux de décomposition expliquent la domination des milieux humides par *Dupontia fisheri*, une espèce compétitive à forte disponibilité en nutriments (Bliss and Peterson, 1992). La distribution des racines des graminées arctiques pourrait être plus plastique que celle des Cypéracées (Wang et al., 2017). Cela permet aux Graminées d'exploiter les horizons superficiels ou profonds du sol suivant la disponibilité en nutriments. Ainsi, si la décomposition proche de la surface est accélérée, il est attendu que les Graminées prennent le dessus sur les Cypéracées. De plus, *Carex aquatilis* est avantagé dans les conditions à faible teneur en nutriments, dans lesquels il peut diminuer les concentrations au-delà du seuil de tolérance de *D. fisheri* (Bliss and Peterson, 1992). On peut observer cette transition d'une co-dominance par les arbustes et les Cypéracées, dans les polygones drainés, à une dominance par *D. fisheri* dans les polygones humides avec de plus hauts taux de décomposition.

Disponibilité en nutriments, broutement et stockage de carbone

La fertilisation en N et P et le changement de la végétation qu'elle a causé ont indirectement limité la décomposition. L'annexe B montre que l'augmentation de l'albédo associée à une végétation plus productive et une plus grande

accumulation de litière peut diminuer la température du sol en surface dans les polygones humides. Cette diminution de la température a diminué les taux de décomposition dans les horizons les plus superficiels du sol.

Les résultats du chapitre II et de l'annexe B suggèrent que la fertilisation des polygones humides de la vallée Qarlikturvik a augmenté le stockage de carbone dans les sols (Fig. 2). L'augmentation de la productivité a indirectement diminué la décomposition en surface. La diminution de la décomposition et l'augmentation de la litière ont causé l'accumulation de nouveaux horizons organiques. Cette accumulation a augmenté la capacité d'isolation des horizons supérieurs secs, éloignés de la nappe phréatique. Ceci a diminué le dégel de la couche active et accéléré l'aggradation du pergélisol. La fertilisation a donc augmenté la fixation du C et son stockage dans le pergélisol.

Le broutement a quant à lui diminué le stockage du C dans les sols. Le broutement a favorisé la décomposition en surface et a retiré de la biomasse végétale. En limitant l'accumulation de nouveaux horizons éloignés de la nappe d'eau, le broutement a augmenté la transmission de la chaleur dans les sols. Les oies ont augmenté le dégel de la couche active et limité le développement du pergélisol. Le broutement a donc réduit la quantité de C entrant dans le sol et favorisé la décomposition de la matière organique en place.

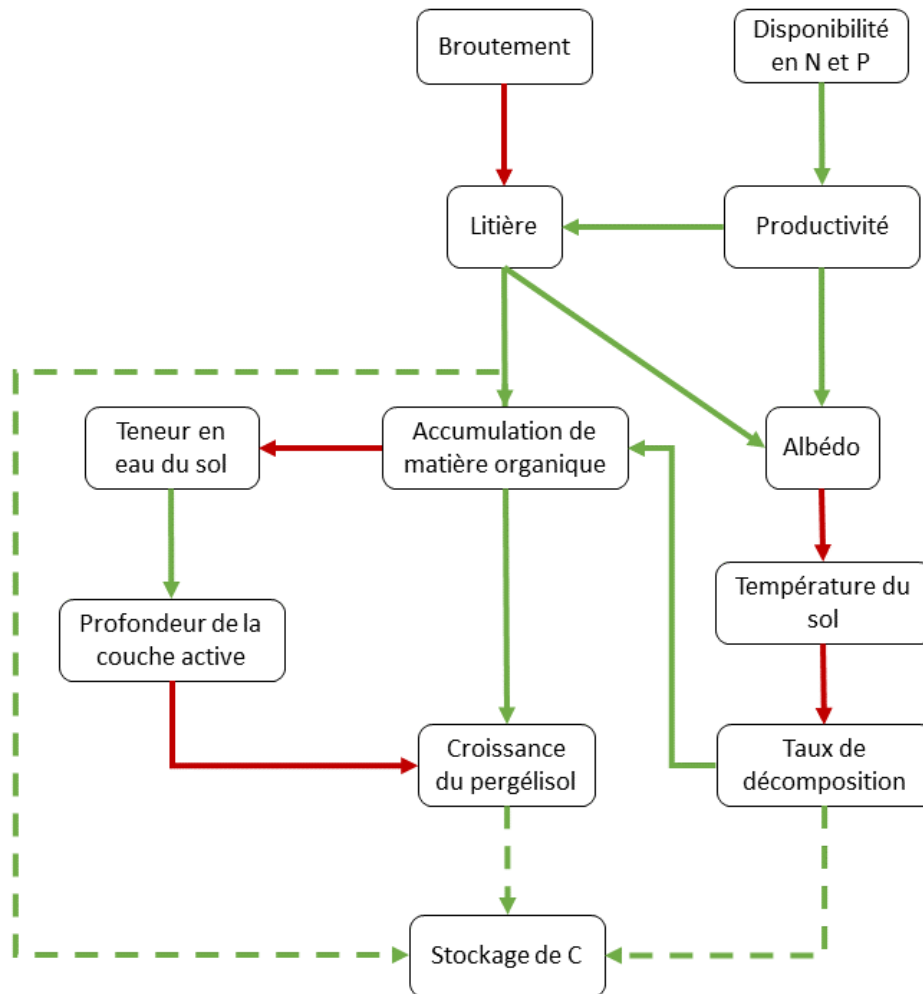


Figure 2 : Schéma des influences causales directes et indirectes de la fertilisation et du broutement sur le stockage de carbone (C) dans les sols des polygones humides de la vallée Qarlikturvik, Ile Bylot, Nunavut, Canada. Les flèches vertes représentent des effets positifs et les flèches rouges des effets négatifs. Les flèches en segmentées représentent des effets non quantifiés.

Une croissance accrue du pergélisol et une conductivité thermique réduite des horizons de surface ont le potentiel de créer des lentilles de glace protégeant le plafond du pergélisol des variations de température (Shur et al., 2005, Shur and Jorgenson, 2007). Ainsi, non seulement la fertilisation a permis l'accumulation de nouveau C, mais elle pourrait avoir augmenté la protection du C déjà contenu dans le pergélisol (Jorgenson et al., 2010). En effet, des horizons riches en glace en bas de la couche active auraient pour conséquence

d'accroître le réchauffement nécessaire pour dégeler le pergélisol. Le doctorat d'Élisabeth Hardy-Lachance vise, entre autres, à recueillir des données décrivant les conséquences de la fertilisation et du broutement sur les cryostruc-tures et la concentration en glace du pergélisol.

Perspectives

Implications pour le futur des toundras arctiques

Variation de la teneur en eau du sol

Les futures variations de teneur en eau vont probablement altérer de manière importante le fonctionnement de la toundra. L'augmentation de la température et des précipitations provoque la dégradation de nombreux coins de glace, augmentant le drainage dans les zones marécageuses de polygones (Liljedahl et al., 2016). Avec le drainage des polygones, les taux de décomposition en surface et la teneur en azote de la végétation devraient diminuer. Le dégel de la couche active serait limité par l'effet isolant des horizons de surface asséchés. Une accumulation organique diminuée pourrait limiter le développement du pergélisol. L'assèchement de la couche active pourrait provoquer la respiration de composés végétaux récalcitrant auparavant stabilisés par les conditions anoxiques, et favoriser l'accumulation de molécules d'origine microbienne. Le drainage et la diminution de l'abondance des plantes avec mésenchymes devraient réduire les émissions de CH₄. L'effet net de tous ces effets sur le stockage du C est difficile à imaginer, d'autant plus que la profondeur de la couche active devrait simultanément augmenter avec les températures.

À l'inverse, l'augmentation des précipitations sous forme liquide pourrait accroître la teneur en eau du sol dans les milieux mésiques. Ceci pourrait augmenter la décomposition en surface et la concentration en azote des plantes vasculaires. Si cette teneur en eau permet la diffusion de plus de chaleur dans les sols, elle pourrait favoriser le dégel d'horizons riches en glace. Cette diffusion excédentaire et ce dégel pourraient mener à d'importants phénomènes d'érosions dans les zones en pente, qui exposeraient le C du pergélisol à la décomposition.

Augmentation de la disponibilité en nutriments

Pour projeter l'évolution des polygones humides face à une augmentation de la disponibilité des nutriments, il est nécessaire d'imaginer les processus à l'œuvre lorsque l'intégralité d'un polygone est soumise à une augmentation de la fertilité. Les résultats du chapitre II suggèrent que l'augmentation de la disponibilité des nutriments et la diminution du broutement pourraient favoriser la transition vers des polygones plats ou même à centre bombé (Fig. 3). L'accumulation organique qui résulte d'une fertilité accrue et d'un arrêt du broutement pourrait en effet combler l'intérieur du polygone jusqu'à ce que l'altitude du centre rejoigne celle des bourrelets. Il en résulterait un sol plus sec, avec une couche active moins profonde à l'échelle du polygone.

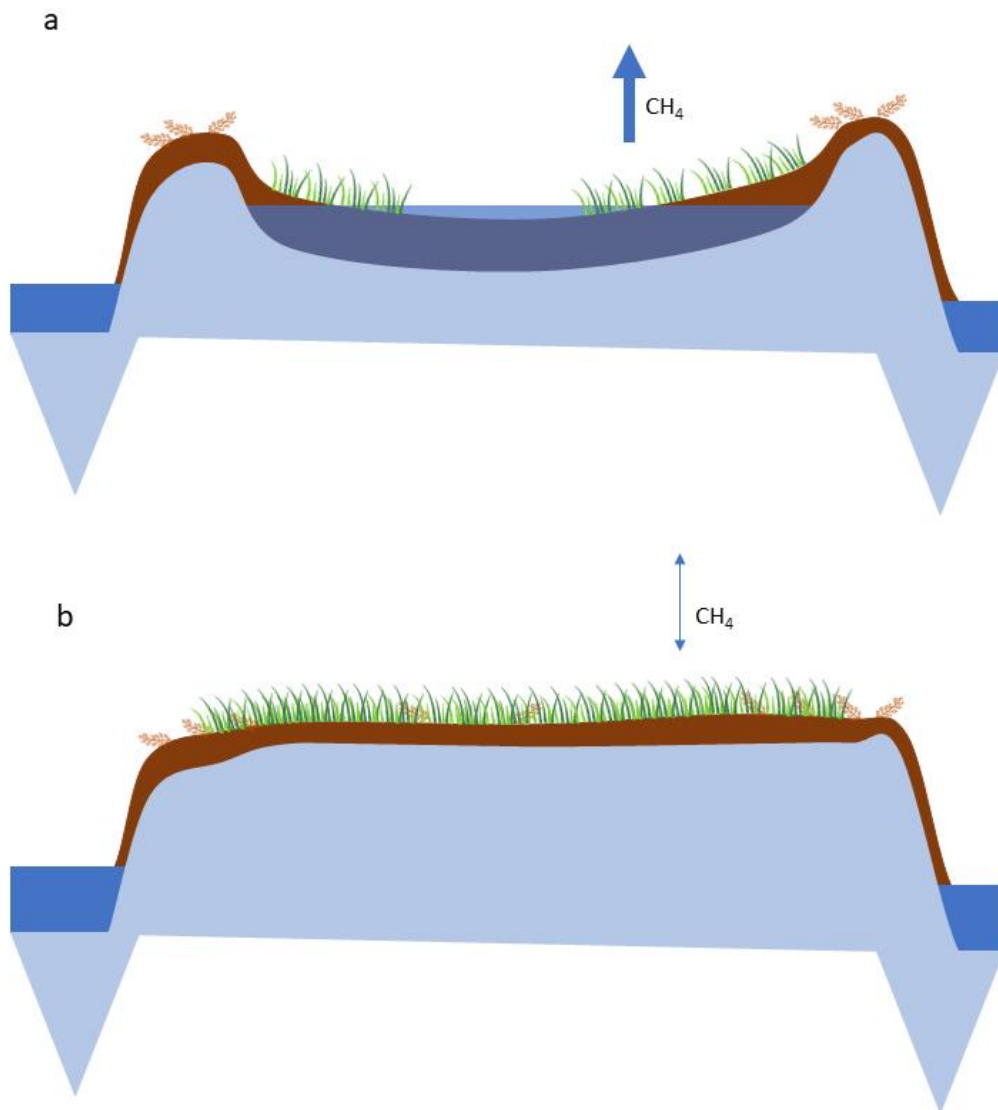


Figure 3 : Schéma de l'évolution hypothétique d'un polygone humide, lorsque soumis à la fertilisation et protégé du broutement. Panel a : avant l'expérimentation, panel b : après plusieurs décennies d'expérimentation. Les zones bleu clair représentent le pergélisol, et les zones bleu foncé des nappes d'eau.

Il n'est pas certain que cet assèchement causerait une transition vers des communautés mésiques moins productives, tel qu'observé lors du drainage des polygones (Perreault et al., 2016). Bien que croissant sur des sols plus secs, les communautés des parcelles fertilisées et non broutées sont dominées par un couvert très dense de Graminées, avec une biomasse aérienne plus élevée

que dans tous les milieux échantillonnés dans le chapitre I. De plus, la colonisation par les arbustes décidus était très faible dans les parcelles fertilisées, alors qu'ils sont codominants dans les milieux mésiques et drainés.

Le chapitre III suggère que les molécules récalcitrantes non gelées pourraient être respirées et la proportion de la matière organique d'origine microbienne augmenter. Toutefois, la décomposition pourrait être ralentie par une augmentation de l'albédo et une diminution des températures de surface. La réponse du pergélisol à un tel changement d'état est incertaine. La productivité accrue liée à une augmentation de la disponibilité en nutriments pourrait augmenter l'accumulation organique. Toutefois, l'absence de conditions anoxiques en profondeur pourrait limiter cette accumulation.

Puisque l'augmentation future de la fertilité sera corrélée à l'augmentation des températures et de la pluie, il est probable que la dégradation des coins de glace mène à l'effondrement des bourrelets du polygone. Ce phénomène accélérerait encore le drainage. L'augmentation de la quantité de pluie pourrait limiter l'effet isolant des horizons supérieurs de la couche active. Le résultat de la balance entre l'augmentation de la capacité isolante et l'augmentation des températures de surface reste encore à explorer.

Pour raffiner les projections de l'effet d'une augmentation de la fertilité sur les écosystèmes arctiques, il est nécessaire de quantifier la réponse des différents milieux qui composent les paysages de toundra. L'effet de la fertilisation sur les différents types de communautés présents dans la vallée est encore inconnu. Beaucoup des expériences de fertilisation en Arctique ont eu lieu dans des milieux relativement humides, menant à l'augmentation des arbustes décidus et des graminées (Dormann and Woodin, 2002, Tableau A2 dans Pouliot et al., 2009, Wang et al., 2017, McLaren and Buckeridge, 2019, Van Wijk et al., 2004). Plusieurs études ont toutefois pris place dans des milieux mésiques, mais leurs résultats ne sont pas toujours consensuels. Par exemple, huit années de fertilisation augmentèrent le couvert de mousse sans effet sur le couvert de graminoides et d'arbustes dans des landes à Svalbard (Gordon et al., 2001), tandis que cinq années de fertilisation augmentèrent la biomasse des arbustes décidus érigés en milieu mésique en Norvège

(Grellmann, 2002). Étant donnée la quantité d'expériences de fertilisation réalisées en Arctique depuis la méta-analyse de Dormann and Woodin (2002), une nouvelle méta-analyse serait bienvenue. Cette analyse de la littérature pourrait s'attacher et explorer la variabilité des réponses des principaux environnements arctiques à la fertilisation.

Haut-Arctique et Bas-Arctique

Dans l'introduction, nous avons proposé que les conclusions tirées des chapitres étudiant la vallée Qarlikturvik puissent s'appliquer aux toundras arctiques en général. À l'inverse, nous nous attendions à ce que les conclusions du chapitre analysant un jeu de donnée panarctique puissent s'appliquer à la vallée Qarlikturvik.

La présence d'arbustes décidus érigés complique les extrapolations entre Haut et Bas-Arctique. Concernant les conclusions du chapitre I, nous nous attendons à ce que la sélection des stratégies d'acquisition de l'azote par la teneur en eau du sol soit présente dans le Bas-Arctique. En effet, les arbustes décidus érigés sont souvent (ecto-)mycorhiziens (Iversen et al., 2015). Si les mycorhizes sont exclues des milieux humides, la relation entre teneur en eau du sol et concentration en N et en ^{15}N pourrait s'appliquer à travers l'Arctique. Toutefois, les variations de la hauteur ne devraient pas être similaires dans le Haut et le Bas-Arctique. La hauteur des communautés sera maximale là où les arbustes érigés seront dominants. À part dans la zone bioclimatique la plus chaude de l'Arctique, peu d'arbustes érigés poussent dans les communautés de marais (Appendice 1 de Walker et al., 2005). Les arbustes érigés sont dominants dans les milieux mouillés et secs. Pour un gradient similaire à celui du chapitre I, mais en présence d'arbustes érigés, nous pourrions nous attendre à une relation négative entre la teneur en eau du sol et la hauteur.

Les arbustes érigés devraient aussi modifier l'impact de la fertilisation sur le pergélisol si l'expérience avait eu lieu dans le Bas-Arctique. La biomasse des arbustes décidus augmente fortement avec la fertilisation à Toolik Lake (Van Wijk et al., 2004), mais les graminées ont la réponse la plus forte à la fertilisation à travers l'Arctique (Dormann and Woodin, 2002).

Si des arbustes décidus érigés avaient colonisé nos parcelles de fertilisation (peut-être en étant favorisés par l'assèchement de la surface), l'impact de la fertilisation sur le flux de chaleur du sol aurait été inversé. En effet, la réduction de l'albédo et la possible accumulation de neige causée par la présence d'arbustes érigés auraient probablement augmenté le flux de chaleur vers le sol (Mekonnen et al., 2021). La décomposition en surface aurait probablement augmenté, sous la double action des températures plus chaudes et de l'apport d'une litière moins coriace. Toutefois, l'assèchement des horizons de surface est principalement responsable du ralentissement du dégel de la couche active dans les traitements fertilisés. Dès lors, l'impact net sur le pergélisol est incertain.

Les conclusions du chapitre III devraient être robustes à la différence entre Haut et Bas-Arctique. En effet, le taux de la décomposition devrait diminuer avec les températures plus froides, mais les processus sous-jacents et la direction du fractionnement isotopique devrait dépendre de la saturation en eau dans les deux zones.

Freedman et al. (1994) ont suggéré que le fonctionnement des toundras des oasis polaires se rapprochait du fonctionnement des toundras du Bas-Arctique. L'important couvert de bryophytes influence certainement les deux types d'écosystèmes de manière similaire. Ces deux grands types d'écosystèmes peuvent accumuler des quantités conséquentes de C, et la végétation des marais des deux zones se ressemble. Toutefois, la présence d'arbustes érigés dans le bas Arctique change totalement l'impact de la végétation sur le bilan énergétique de surface, la diffusion de la chaleur dans le sol et la décomposition. Un arbuste décidu érigé, *Salix richardsonii* Hooker, est présent sur l'île Bylot, à la limite nord de son aire de répartition. *S. richardsonii* semble limité à des milieux très spécifiques. Sa densité est en effet maximale en marge des cônes alluviaux, avec des flux d'eau souterraine permettant un dégel rapide et profond de la couche active minérale (Tremblay, 2018). Étant donnée la spécificité de cet habitat, la colonisation future de la vallée par *S. richardsonii* me paraît incertaine.

Contrôle de la végétation sur le fonctionnement de la toundra

Les idées originales ayant mené à cette thèse visaient à quantifier l'influence de la végétation sur plusieurs fonctions écologiques de la toundra (régulation du flux de chaleur dans le sol, productivité primaire, flux de CO₂ et de CH₄, stockage de C...). Aucun des chapitres de cette thèse ne s'est ouvertement concentré sur ces questions, mais certaines conclusions peuvent néanmoins être tirées en joignant les trois chapitres et les annexes.

L'étude de l'impact de la végétation ne peut se faire sans une compréhension fine des variations des fonctions écologiques le long de gradients environnementaux. Ainsi, les facteurs abiotiques ont un impact prééminent sur les fonctions écologiques dans des paysages aux entités aussi contrastées que dans la vallée Qarlikturvik. L'étude de l'impact des propriétés de la végétation ne peut donc se faire que dans un second temps. Il s'agit d'envisager comment ces traits peuvent influencer les fonctions des écosystèmes *en considérant* l'effet des principales variables abiotiques. Cette thèse a débuté une fondation sur laquelle bâtir notre compréhension du contrôle par la végétation. Sans comprendre les effets qui provoquent le plus de variation, il est difficile de conceptualiser et de tester des effets secondaires de la végétation. Toute la subtilité vient du fait que les propriétés de la végétation sont très probablement influencées par les mêmes variables que les fonctions écologiques.

Il est dès lors nécessaire d'appliquer une approche causale subtile, par exemple en utilisant les propriétés des graphes dirigés acycliques (Grace et al., 2012). La quantification des effets indirects demande une grande compréhension du système, car de nombreux biais peuvent survenir lorsque des effets directs et indirects sont inclus dans les mêmes modèles statistiques. On peut penser par exemple au biais de collisionneur. Un collisionneur apparaît lorsqu'une variable d'exposition et une variable résultante causent toutes deux une troisième variable (McElreath, 2020).

Le biais de collisionneur peut être illustré à l'aide d'un exemple simple tiré de l'expérience de fertilisation (Fig. 4). La fertilisation augmente l'indice de surface foliaire (LAI) et la quantité de litière, ce qui cause une augmentation de l'albédo. En éloignant la surface de la nappe, la fertilisation diminue la teneur

en eau proche de la surface, ce qui peut aussi augmenter l'albédo. L'eau pourrait favoriser la diffusion de la chaleur et augmenter la température du sol. Une LAI élevée pourrait diminuer la température du sol en réduisant la quantité d'énergie atteignant le sol. L'albédo diminue la quantité d'énergie entrant dans le système végétation-sol. L'albédo est dès lors un collisionneur.

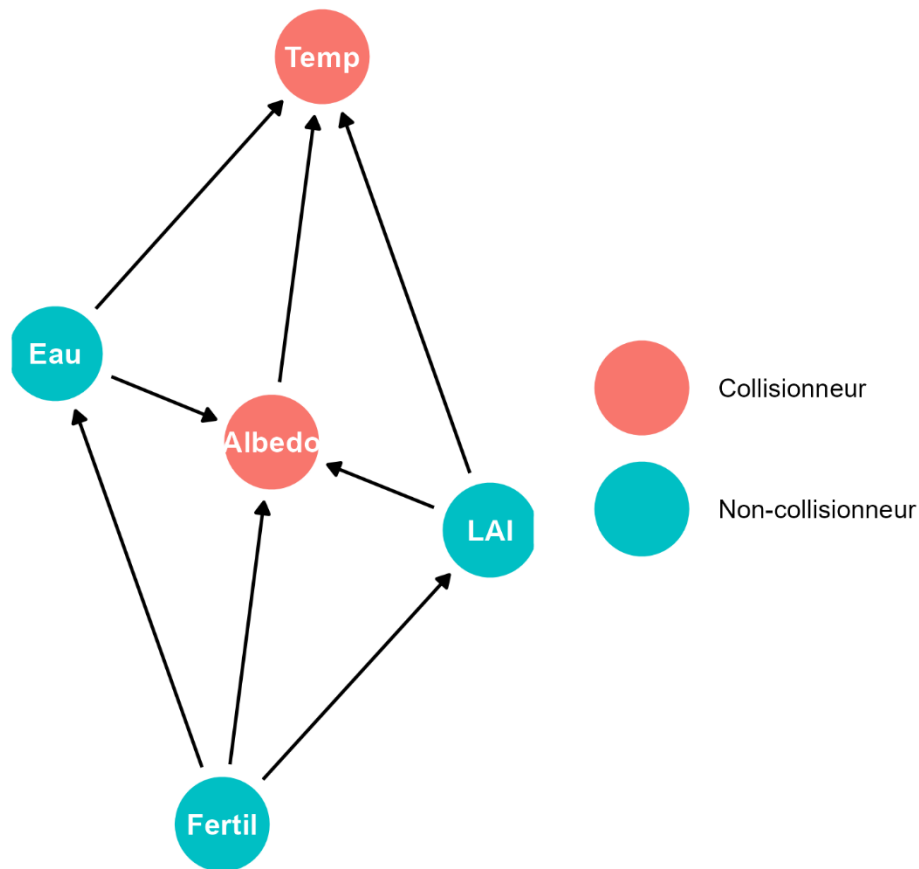


Figure 4 : Schéma causal illustrant le concept de collisionneur. Pour n'importe quel schéma causal, la fonction `ggdag_collider` du paquet R `ggdag` (Barrett, 2023) permet d'identifier et d'illustrer les collisionneurs.

La fonction `adjustmentSets` du paquet `dagitty` (Textor et al., 2017) nous permet d'identifier par quelles variables il est nécessaire de contrôler pour estimer les relations de manière non biaisée. Pour estimer un effet non biaisé de l'albédo sur la température du sol, il est nécessaire de contrôler par la teneur

en eau du sol et la LAI. Toutefois, contrôler par l'albédo biaisera les relations entre teneur en eau du sol et température, et entre LAI et température.

Contrôler par un collisionneur peut avoir des implications aussi importantes que d'estimer une relation positive ou négative alors qu'elle est causalement nulle, ou encore de transformer une relation positive en relation négative ou vice-versa. Un des exemples les plus marquants est la diminution de la mortalité par le diabète (variable d'exposition) une fois conditionné par les maladies cardio-vasculaires (collisionneur, Catalogue of bias collaboration et al., 2019). Le biais de collisionneur s'étend aux variables non mesurées, qui doivent être intégrées au schéma causal (McElreath, 2020).

Une analyse causale s'intéressant à des effets indirects demande un design bâti en conséquence, une grande puissance, ou même des manipulations expérimentales. Le chapitre I analyse 32 parcelles et le chapitre II 40 parcelles, dont 8 sont partagées (les témoins de l'expérience de fertilisation). La possibilité de bâtir une analyse causale qui estimerait quantitativement l'impact de la végétation après avoir pris en compte la très grande variation d'origine abiotique me semble faible. Avec cette puissance et ce design, l'étude de la végétation doit se faire qualitativement, en rassemblant des éléments de preuve. Il serait possible de penser à d'autres designs, dans lesquels la végétation et les variables abiotiques seraient décorréélées le plus possible, par exemple en échantillonnant des gradients présents dans chacun des habitats présentés au chapitre I (du haut d'une pente vers un replat, du bourrelet d'un polygone vers son centre, autour d'une forme de perturbation par cryoturba-tion...). Mais bien entendu, l'élaboration d'un tel design doit se baser sur une compréhension des variables principales d'un système, telle que présentées dans cette thèse.

L'étude de l'impact de la végétation sur le fonctionnement d'une oasis polaire doit prendre en compte les bryophytes (Turetsky et al., 2012). La présence d'un couvert de mousse diminue le flux de chaleur vers le sol (Porada et al., 2016). Ceci limite la température proche de la surface (Van der Wal et al., 2001) et le dégel de la couche active (Gornall et al., 2007), ralentissant la décomposition (Gornall et al., 2009). Les traits fonctionnels des mousses

influencent leur rétention en eau (Elumeeva et al., 2011), une plus grande humidité menant à une diffusivité thermique plus importante (Soudzilovskaia et al., 2013). Les mousses sont aussi les premières à assimiler les apports en nutriments minéraux en surface (Choudhary et al., 2016), les plantes vasculaires ne les récupérant que dans un second temps (Ravn et al., 2017). Elles abritent de plus des colonies fixatrices d'azote qui peuvent être la source principale de cet élément (Rousk et al., 2017). Finalement, la composition des tissus des bryophytes contrôle les taux de décomposition (Cornelissen et al., 2007). Par exemple, la dégradation anaérobie des sphaignes acidifie le milieu et génère des composés phénoliques ralentissant la décomposition (Freeman et al., 2001, Abbott et al., 2013).

Les bryophytes ont reçu peu de considérations dans cette thèse, pour des raisons de distribution des tâches, mais aussi à cause de la subtilité de leur impact potentiel. L'essentiel des informations sur la variation de la composition et des traits fonctionnels des bryophytes dans nos dispositifs expérimentaux se trouve dans le mémoire de Morneault (2022). Les habitats échantillonnés dans la vallée Qarlikturvik sont caractérisés par un couvert quasiment continu de bryophytes, avec une faible variabilité de profondeur du tapis de mousse vivant. Dès lors, les effets des bryophytes devraient surtout être reliés à l'abondance des espèces et à leurs traits. Les bryophytes peuvent impacter la germination, la croissance et l'accès aux nutriments des plantes vasculaires (Gornall et al., 2011, Soudzilovskaia et al., 2011). Les traits reliés à ces effets varient le long de gradients environnementaux. Dès lors, l'élaboration d'un schéma causal intégrant gradients abiotiques, bryophytes et plantes vasculaires demande une grande subtilité. L'estimation des liens d'un tel graphe demanderait aussi une puissance plus importante que celle de cette thèse.

Des conclusions qualitatives d'importance concernant l'impact des propriétés de la végétation sur le fonctionnement des écosystèmes arctiques peuvent malgré tout être tirées ou esquissées des résultats présentés dans cette thèse.

La domination des milieux humides par des plantes possédant à la fois des aérochymes et des tissus riches en N et en ^{15}N suggère une influence de la végétation sur la décomposition de la matière organique et la minéralisation

de l'azote. Le chapitre III suggère que la matière organique de ces milieux humides est faite de résidus végétaux appauvris en éléments labiles. Cela peut mener à une immobilisation de l'azote dans de la matière organique difficilement décomposable. La diffusion d'O₂ dans la couche active par les aérochymes, y compris dans les horizons dégelés les plus profonds, devrait favoriser la décomposition de cette matière organique relativement stable.

De plus, les plantes peuvent indirectement et directement influencer la décomposition de matière organique. L'annexe B montre qu'une augmentation du couvert végétal peut limiter la décomposition en surface en diminuant les températures. Le chapitre II suggère qu'une augmentation de la productivité primaire peut limiter le dégel de la couche active et protéger la matière organique de la décomposition en profondeur. Ce contrôle des températures du sol par la végétation est exacerbé lorsque les arbustes érigés colonisent les systèmes arctiques (Myers-Smith et al., 2011, Mekonnen et al., 2021).

Les taux de décomposition sont influencés par la qualité de la litière. Les litières plus riches en N, et celles avec des tissus moins coriaces sont généralement décomposées plus rapidement (Cornwell et al., 2008). Les traits fonctionnels des racines et de la litière corrént généralement avec les traits fonctionnels des feuilles vivantes (Birouste et al., 2012, Cornwell et al., 2008). Dans cette étude l'azote des feuilles et la SLA sont corrélées avec l'azote des racines et la surface racinaire spécifique, respectivement (données non montrées). Ainsi, on pourrait s'attendre à ce que les résidus végétaux des milieux humides soient décomposés plus rapidement que ceux des milieux mésiques, moins riche en N. Dans les horizons supérieurs de la couche active, la respiration de C plus ancien est augmentée par l'apport d'azote organique (Wild et al., 2014). Ainsi, le mouvement d'azote causé par les plantes depuis les horizons profonds jusqu'en surface pourrait stimuler la décomposition de la matière organique en place.

Quelle que soit l'humidité du sol, la litière des milieux riches en N minéral devrait décomposer plus rapidement que celle des milieux relativement plus riches en P. La végétation des milieux avec plus d'azote minéral était en effet celle avec la plus forte SLA et la plus faible LDMC. Les traits racinaires

corrélant généralement avec les traits foliaires, la litière racinaire devrait suivre les mêmes patrons de dégradabilité (Birouste et al., 2012).

Les plantes vasculaires peuvent aussi influencer directement la décomposition de la matière organique ancienne en produisant des exsudats racinaires dans lesquels les micro-organismes peuvent aller tirer leur énergie (Fontaine and Barot, 2005, Fontaine et al., 2007, Fontaine et al., 2003). Cette énergie leur permet d'aller miner l'azote dans de la matière organique avec un rapport C/N faible (Dijkstra et al., 2013). Ce mécanisme, appelé positive priming effect, a été détecté expérimentalement dans des horizons minéraux arctiques, mais semble avoir peu d'effet dans les horizons organiques supérieurs (Wild et al., 2014, Wild et al., 2016). Les expériences in situ présentent quant à elles des résultats peu concluants (Lynch et al., 2018, Street et al., 2020). La quantité et la composition des exsudats étant corrélés aux traits racinaires (Williams et al., 2021), la présence ou l'intensité d'un phénomène de priming pourrait grandement varier entre les habitats de la vallée Qarlikturvik.

Considérations épistémologiques

Chapitre I

Ce chapitre vise à joindre deux approches complémentaires d'études de la végétation arctique. D'une part, de nombreuses études se sont concentrées sur la manière dont les plantes obtenaient et géraient leur azote en Arctique. Ensemble, ces études ont permis d'illustrer à quel point les stratégies d'acquisition de l'azote étaient diversifiées et à quel point cette diversité semblait nécessaire pour la coexistence des espèces en Arctique. Toutefois, la littérature est surtout constituée d'études de cas, avec une relativement faible généralité et des capacités prédictives limitées aux zones et aux espèces étudiées.

D'autre part, la demande croissante pour des prédictions quantitatives a rendu l'approche des traits fonctionnels attirante en écologie végétale arctique. Une partie de l'approche des traits fonctionnels en Arctique vise à quantifier des relations traits-environnement le long de gradients de variables abiotiques. Dans un contexte de changements climatiques, les variables sélectionnées sont celles pour lesquelles nous pouvons faire des projections à l'aide

de modèles processuels (température proche de la surface, humidité du sol ou de l'air, disponibilité en nutriments). La plupart du temps, les relations traits-environnements sont quantifiées en échantillonnant différents milieux. Ces relations sont ensuite utilisées pour extrapoler la réponse des communautés végétales lorsque soumises à des conditions environnementales futures. L'approche traits-environnement a pour objectif un haut niveau de généralité, en établissant des relations valides à de grandes échelles spatiales (panarctiques, planétaires).

Le défi de mesurer des propriétés de la végétation sur de si grandes échelles limite généralement la quantité de traits utilisés. Les traits les plus mesurés sont ainsi les plus rapides et les moins coûteux. Un ensemble de théorie s'est développé autour de ces traits, justifiant leur mesure routinière. Je pense par exemple à la théorie décrivant l'organisation des plantes par l'approche feuille-hauteur-graine (Westoby, 1998), ou à celle décrivant le spectre économique des plantes (Reich, 2014). Malheureusement, ces théories ne peuvent que difficilement rendre compte de l'importance des différentes stratégies d'acquisition de l'azote telles qu'elles ont été décrites dans le chapitre I. Ainsi, la littérature relativement épars quantifiant les relations traits-environnement en Arctique n'intègre que peu les connaissances sur la nutrition azotée des communautés végétales arctiques. Il est possible que le manque d'éléments théoriques spécifiques à la toundra nordique limite la capacité des traits les plus généralement mesurés à prédire la réponse des espèces aux changements climatiques (Criado et al., 2022).

Dans ce chapitre, nous faisons le pont entre ces différentes approches en considérant le ratio $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ des feuilles comme un trait fonctionnel. Ce trait est alors interprété comme un indicateur des stratégies d'acquisition de l'azote. Dès lors, nous pouvons expliquer la variation du $\delta^{15}\text{N}$ le long de gradients établis dans l'espace. En faisant cela, nous montrons que les stratégies d'acquisition de l'azote sont importantes à considérer lorsque l'on veut expliquer et potentiellement prédire la structure d'abondance des communautés. Cet aspect vient augmenter la généralité des connaissances acquises par des expériences ou des cas d'études sur la nutrition azotée en Arctique. Mais il vient

aussi enrichir l'approche des traits fonctionnels avec un nouvel axe stratégique et un nouveau processus à considérer pour expliquer la structure de communautés arctiques sur la base des traits fonctionnels.

Chapitre II

Ce chapitre représente un pont entre plusieurs disciplines de recherche, qui possèdent chacune des paradigmes distincts. Il lie la géomorphologie du pergélisol à l'écologie végétale et à l'étude de l'impact des herbivores.

Un paradigme scientifique représente un ensemble de manières de faire ayant permis de répondre à des problèmes scientifiques dans un champ de recherche (Kuhn, 2008). Le partage et la transmission de ces manières de faire permettent de créer une vision du monde uniforme au sein des groupes de chercheurs adoptant le paradigme en question. Chaque chercheur partage ainsi des connaissances tacites et des représentations qui leur permettent de se comprendre et de communiquer efficacement. Toutefois, chaque paradigme est dit *incommensurable* des autres paradigmes, ce qui rend incomplète la communication entre groupes adoptant différents paradigmes. En effet, les recherches ne peuvent être comprises complètement que si elles sont lues par quelqu'un ayant les mêmes connaissances tacites que les auteurs. Autrement dit, un même mot (comme pergélisol) fera référence à des concepts différents pour les écologistes végétaux et les géomorphologues. Sur le terrain, ils pourraient regarder la même chose (par exemple un polygone), mais percevoir de choses différentes. Dès lors, la communication requiert soit de la persuasion (l'appel à des arguments non rationnels ou à l'utilisation de stratégies émotionnelles), ou alors exige un exercice de traduction.

Dans cet article, nous avons tenté cet exigeant exercice de traduction. La géomorphologie du pergélisol s'intéresse aux facteurs permettant le développement et le maintien du pergélisol, ainsi qu'à la dynamique de la couche active. Son temps d'étude est typiquement de l'échelle des millénaires. L'écologie végétale s'intéresse en général à la relation entre le sol et la végétation sur des échelles de temps généralement plus courtes, mais aussi sur des profondeurs bien moindres que ne le font les géomorphologues. En exemple, l'accumulation de matière organique à la surface du sol est considérée comme

primordiale pour le développement du pergélisol, ses cryostructures et sa sensibilité à l'environnement. Ainsi, la colonisation de matériaux minéraux par la végétation, et leur recouvrement par de la matière organique a des impacts sur le pergélisol qui sont perceptibles sur des milliers d'années. Cette accumulation de matière organique sur la base minérale d'un polygone a entre autres pour conséquence de tamponner l'effet du climat sur la profondeur de la couche active et de créer une zone de transition riche en glace, protectrice du pergélisol. À l'inverse, l'écologiste végétal s'intéresse essentiellement à la variation contemporaine de la couche active et au dégel du plafond du pergélisol. De manière générale, les variations de la concentration en matière organique du sol qui sont considérées comme importantes pour les écologistes sont généralement beaucoup moins marquées que celles qui sont considérées par les géomorphologues.

Nous montrons toutefois dans le chapitre 2 que les processus perçus par les écologistes de la végétation (le broutement et la disponibilité en nutriments), agissant à l'échelle d'une ou deux décennies, ont un impact sur les processus de formation du pergélisol, habituellement pensés à l'échelle de millénaires. Une augmentation d'épaisseur des horizons organiques superficiels augmente l'épaisseur du pergélisol. La diminution de la teneur en eau causée par ces accumulations contemporaines de matière organique altère la dynamique de la couche active. Bien que les quantités mesurées dans le chapitre II semblent faibles par rapport à un pergélisol profond de centaines de mètres, elles peuvent avoir une grande importance lorsque considérées à des échelles plus grandes. Par exemple, une accumulation organique plus importante au centre des polygones pourrait mener à des transitions de formes géomorphologiques entre polygones à centre creux et polygones plats ou bombés. Une diminution de la conductivité thermique du sol en surface pourrait protéger du dégel des horizons riches en glace et limiter les processus de thermoérosion. À des échelles de temps plus grandes, le broutement sur des centaines d'années pourrait limiter l'aggradation du pergélisol.

Cette traduction entre écologie et géomorphologie a été très exigeante, et de nombreux allers et retours et discussions entre les co-auteurs ont été

nécessaires pour clarifier les différences dans l'utilisation des concepts. Ce défi a été encore plus demandant lors de l'exercice de modélisation, utilisant un modèle développé en premier lieu pour la géotechnique des régions froides. Toutefois, je pense que notre capacité à projeter l'effet des changements climatiques et à nous y adapter sera favorisée par la transdisciplinarité et des traductions entre paradigmes.

Chapitre III

Ce chapitre vise à développer un cadre théorique pour l'interprétation des ratios d'isotopes stables du C et de l'azote en Arctique. Il montre que les isotopes stables représentent un outil puissant pour interpréter les conditions d'accumulation de la matière organique. Les isotopes stables permettent de révéler comment ces conditions ont influencé les propriétés de la matière organique stockée dans le pergélisol. C'est par la compréhension des propriétés des immenses stocks de matière organique du pergélisol que nous serons en mesure de projeter leur réaction s'ils venaient à être soumis à de nouvelles conditions. Ce chapitre représente deux contributions. Premièrement, il propose un cadre théorique complet pour l'analyse des profils isotopiques dans le pergélisol. Deuxièmement, il met de l'avant l'importance de l'humidité lors du futur dégel du pergélisol.

Ce chapitre a été développé et rédigé à la suite de la lecture de Popper et al. (1985). J'étais alors à la recherche de *la* manière de faire de la science. La lecture de Feyerabend (1979), Feyerabend (1989) et Kuhn (2008), ainsi qu'une profonde introspection, m'ont complètement détourné de l'idée selon laquelle il y aurait une meilleure manière de faire de la science, ainsi que du réalisme scientifique en général. Toutefois, je crois encore que l'approche de Popper constitue un guide comportemental intéressant pour les scientifiques. Surtout pour les scientifiques à la pensée arborescente, voire foisonnante. En effet, les approches exploratoires et d'explication *a posteriori* sont souffrantes pour moi : il y a tout simplement *trop* de possibilités d'analyses possibles, *trop* d'explications potentielles. L'approche *a priori* développée dans le chapitre III a été pour moi d'un grand confort. Il « suffit » de lire énormément, de construire un cadre théorique permettant de faire des prédictions et de les tester

avec une méthodologie convaincante. L'analyse et l'écriture sont alors grandement facilitées.

L'approche hypothético-déductive se confronte à une difficulté de taille, lorsqu'appliquée à l'écologie : c'est le contexte local qui détermine comment les processus fondamentaux s'expriment. Ainsi, un même processus peut s'exprimer de manière différente, et parfois même contradictoire, dans deux milieux d'un même paysage ou dans des milieux similaires dans des biomes différents. Rien ne garantit non plus que les lois validées à l'échelle globale puissent exercer une quelconque influence causale dans notre milieu ou paysage d'intérêt. La Fig. 5 présente un schéma de l'approche hypothético-déductive appliquée à l'écologie.

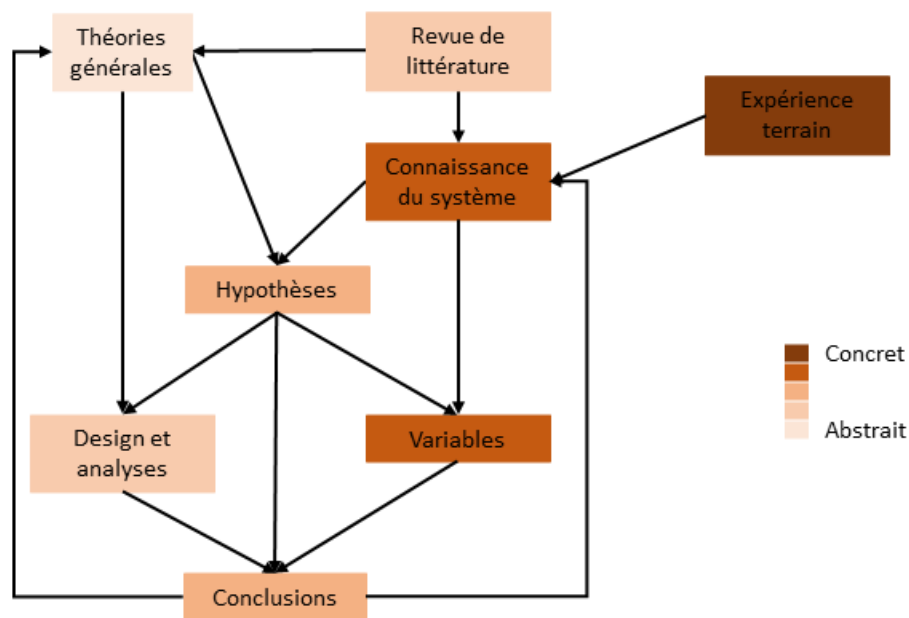


Figure 5 : Schéma d'une approche hypothético-déductive adaptée pour l'écologie.

C'est pourquoi l'approche hypothético-déductive en écologie est favorisée par 1) l'étude de grands phénomènes biogéographiques ou 2) une connaissance intime des systèmes d'intérêts. Ainsi, la revue de littérature représente un

double défi : il faut non seulement maîtriser les théories générales, mais aussi comprendre les subtilités du fonctionnement de son écosystème d'étude.

Les théories générales peuvent être parfois rapidement survolées. Dans le cas des isotopes stables de la matière organique, il existe de très bonnes revues de littérature qui, prises ensemble, font un bon tour d'horizon de la question. Mais parfois, les théories sont écrites dans le cadre de paradigmes différents, ce qui complique leur compréhension et leur application à notre sujet d'étude (je discute de ce point plus en détail dans la discussion de Deschamps, 2019).

Quant à la connaissance suffisante du milieu, quand l'acquière-t-on ? La revue de littérature ne peut se limiter à celle de notre champ disciplinaire particulier. Ainsi, le chapitre III n'aurait pas pu aboutir en lisant uniquement des articles décrivant des carottes de pergélisol ou de couche active. Il a fallu intérioriser par exemple ce qui déterminait les signatures isotopiques de la productivité primaire en toundra, les processus géomorphologiques périglaciaires, la dynamique de l'acquisition et de la libération des nutriments par les microbes dans les sols arctiques... Ce chapitre n'aurait pas non plus abouti sans avoir passé un été à forer et observer des carottes de pergélisol dans la vallée Qarlikturvik de l'île Bylot. Mais il a été nécessaire de dépasser ces observations pour comprendre à quel point les immenses accumulations organiques de la vallée pouvaient être anecdotiques, et à quel point les profils de pergélisol sont divers à travers l'Arctique. Dans la hiérarchie des efforts, je crois que l'étape d'acquisition de la connaissance du système nécessaire à la production d'hypothèse testable *a priori* est de loin l'étape la plus longue.

Conclusion

Conclusion

Cette thèse a montré que des facteurs corrélés ou indirectement causés par les changements climatiques pouvaient exercer une pression au moins aussi grande que l'augmentation des températures sur les toundras arctiques. Ces facteurs ont le potentiel d'impacter la composition et les propriétés du couvert végétal, la transmission de la chaleur dans le sol, ainsi que la décomposition dans la couche active et dans le pergélisol s'il venait à dégeler.

La teneur en eau du sol joue un rôle central dans le fonctionnement des toundras arctiques. La nutrition azotée des plantes, la diffusion de la chaleur dans les sols, les molécules préférentiellement décomposées et le taux de décomposition de surface varient tous avec l'humidité du sol. En retour, la croissance de la végétation et le broutement influencent la teneur en eau du sol.

La distribution future de l'eau au sein des paysages arctiques est certainement un des aspects les plus difficiles à modéliser en toundra arctique. Cette distribution dépend en effet de l'évolution des formes géomorphologiques périglaciaires et des horizons riches en glace qui les sous-tendent. L'augmentation des températures perturbe assurément ces formes et les processus les produisant. Il y a eu des tentatives d'inclusion de la glace du pergélisol dans les modèles globaux, essentiellement pour intégrer la chaleur latente de la glace dans le dégel de la couche active (Lee et al., 2014). Toutefois la modélisation des phénomènes de thermoérosion et de subsidence requiert une résolution très fine et l'inclusion de processus dont la représentation mathématique commence seulement à être appliquée à grande échelle (Maslakov et al., 2019). D'importantes variations de l'humidité du sol pourraient produire de rétroactions majeures. Par exemple, une augmentation du drainage pourrait causer une réduction de la diffusion de la chaleur dans les horizons profonds (Chap. 2), une importante stimulation de la décomposition du C des pergélisols organiques (Chap. 3) et la diminution de la productivité et de la teneur en azote des feuilles (Chap. 1).

La projection du futur des écosystèmes arctiques demande une représentation appropriée de la végétation. Cette dernière ne constitue pas seulement une

biomasse fixant du C. Elle exerce aussi un contrôle fin sur le bilan de chaleur de la toundra et sur la décomposition. Les éléments les moins faciles à étudier, les mousses et les racines, peuvent avoir un impact au moins aussi grand que les parties supérieures des plantes vasculaires. Par exemple, la modélisation dynamique de la diffusivité thermique des mousses diminue les températures du sol modélisées de plus de 2,7 degrés (Porada et al., 2016). Un apport accru de matière organique fraîche par les racines à l'échelle de l'Arctique pourrait amplifier la quantité de C respiré depuis le pergélisol d'environ 70 % (Keuper et al., 2020). L'approche par trait fonctionnel a le potentiel d'intégrer les variations des propriétés de la végétation aux modèles globaux. Nos résultats suggèrent toutefois que son efficacité pourrait dépendre de notre compréhension des mécanismes de sélection propres à l'Arctique.

Étant donnée la croissance exponentielle du nombre d'études réalisées en toundra, la recherche arctique bénéficierait grandement de méta-analyses. Un certain nombre de méta-analyses existent déjà, dont certaines pourraient être réactualisées. Dormann and Woodin (2002) ont quantifié l'effet moyen de nombreux facteurs de variations, dont la fertilisation, tandis que le réseau ITEX s'est concentré sur l'effet de l'augmentation des températures en surface (Arft et al., 1999, Elmendorf et al., 2012). Pold et al. (2021) ont résumé l'impact du réchauffement sur la biogéochimie de la toundra, Vonk et al. (2015) sur la biolabilité du C organique dissous et Olefeldt et al. (2013) sur les flux de méthane. Toutes ces méta-analyses pointent du doigt la grande hétérogénéité de l'Arctique : la variabilité des réponses entre régions, groupes fonctionnels et habitats est impressionnante.

Après ces courtes perspectives, je conclurai d'une manière plus personnelle. Du Sud, l'Arctique me semble assez abstrait, comme si on pouvait le définir par ses grandes étendues de sols gelés et sans arbres. Les théories métaboliques y prévoient une faible diversité biologique (Stegen et al., 2009), avec ses températures froides et ses sols souvent jeunes. Toutefois, j'ai du mal à croire qu'un biome puisse être plus divers du point de vue de l'expérience vécue. Arpenter la toundra revient à découvrir des nouveautés à tous les quelques pas. Alors que le champ de vision y semble infini, l'irrégularité

topographique fait que l'on peut y perdre son sac sans crier gare, ou tomber dans un trou d'eau si on a le nez en l'air. Botaniste, on ne peut qu'être émerveillé face à la diversité des adaptations grâce auxquelles la flore survit dans cet environnement. La faune y est omniprésente, et son effet peut durablement marquer le territoire. Des cultures formidables d'adaptation et d'imagination y résident et désirent y rester.

Du fond du cœur, je souhaite aux écologistes qui ont la chance d'expérimenter ces écosystèmes inaccessibles d'apprécier pleinement cette diversité et ces surprises, qui devraient selon moi résister encore longtemps aux généralisations.

Annexe A

Annexe A : Variation du taux de décomposition de la matière organique le long du gradient de teneur en eau du sol

Introduction

L'assemblage des communautés de plantes vasculaires de la vallée Qarlikturvik se fait en partie par sélection de différentes stratégies d'acquisition de l'azote (N) le long d'un gradient de teneur en eau du sol (Chapitre 1). La disponibilité relative des formes minérales de l'azote et du phosphore (P) influence grandement la durée de vie des feuilles. La disponibilité des nutriments en Arctique dépend des taux de minéralisation de la matière organique (Nadelhoffer et al., 1992, Wild et al., 2018). Ceci suggère que l'intensité de la décomposition de la matière organique (MO) dans les sols pourrait influencer la végétation.

En Arctique, les taux de décomposition augmentent avec la température du sol et avec sa teneur en eau (Sarneel et al., 2020, Faucherre et al., 2018). Toutefois, la décomposition devrait être limitée dans des sols saturés en eau, avec pour conséquence une relation unimodale entre teneur en eau et taux de décomposition (Wang et al., 2010). Les habitats de la vallée diffèrent grandement en matière de température et de teneur en eau du sol, avec d'importantes conséquences pour la végétation. Toutefois, nous ne savons pas comment varie la décomposition dans le paysage, et quel pourrait être son importance pour la végétation.

La méthode des sachets de thé permet de quantifier l'influence des variables abiotiques sur la décomposition de la matière organique des sols (Keuskamp et al., 2013, Djukic et al., 2021). En soumettant le même matériel standardisé à la décomposition dans différents environnements, cette méthode permet de s'affranchir des variations de qualité de la MO qui corrèlent potentiellement aux gradients abiotiques d'intérêt. La méthode des sachets de thé capture essentiellement l'activité des micro-organismes : le fin maillage entourant le thé empêche le déchiquetage par la faune du sol.

L'objectif de cette annexe est de quantifier la variation des taux de décomposition du thé vert le long du gradient de teneur en eau de la vallée Qarlikturvik. Nous faisons les hypothèses suivantes :

La décomposition sera maximale dans les habitats à teneur en eau intermédiaire, sans effet du broutement.

La décomposition augmentera exponentiellement avec la température, et aura une relation unimodale avec la teneur en eau du sol.

Matériel et méthodes

L'expérience de décomposition se déroule dans les parcelles décrites au chapitre I. Ces parcelles sont placées dans des milieux à la géomorphologie contrastée, formant un gradient de teneur en eau du sol. Chaque parcelle était constituée de deux sous-parcelles, dont une était protégée du broutement par la grande oie des neiges.

Dans chacune des sous-parcelles, trois sachets de thé vert Lipton ont été enfouis à environ 5 cm de profondeur. Préalablement à l'enfouissement, chaque sachet a été pesé et numéroté, le poids moyen d'un sachet de plastique vide étant soustrait pour obtenir la masse initiale. L'enfouissement a été réalisé au début du mois de juillet 2017 à l'aide d'une entaille faite par un couteau dans le couvert de mousse. Les sachets ont été récupérés après un mois, un an et deux ans, la durée exacte d'enfouissement étant calculée.

Après récupération, les sachets ont été séchés sur la fournaise du laboratoire du camp, puis dans une étuve à 65 degrés Celsius durant 48h une fois de retour à l'Université du Québec à Trois-Rivières. Les sachets secs ont ensuite été vidés et leur contenu pesé.

Considérant la masse initiale (M_0) et une décroissance exponentielle de la masse finale (M_f) avec le temps (t , en jour),

$$M_f = M_0 \cdot e^{(-kt)}$$

Le taux de décomposition (k) peut être obtenu grâce à la relation linéaire suivante (Olson, 1963) :

$$\ln \left(\frac{M_0}{M_f} \right) = k \cdot t$$

Pour quantifier l'effet du type d'habitat et du broutement sur le taux de décomposition du thé vert, un modèle mixte a été estimé, avec l'identité de la parcelle en effet aléatoire. Les paramètres ont été estimés avec les paquets *lmerTest*, et les moyennes marginales des traitements grâce au paquet *emmeans*.

Pour quantifier les relations, potentiellement non linéaires, entre taux de décomposition et température et humidité, un modèle additif généralisé mixte a été estimé, avec l'identité de la parcelle en effet aléatoire. Les relations entre le taux de décomposition et les variables du sol prenaient la forme d'une *spline* cubique à 3 *basis*. La capacité des variables environnementales à expliquer les différences entre habitats a été estimée en ajoutant les catégories d'habitat au modèle contenant les *splines*. Ces modèles ont été estimés grâce au paquet *mgcv* et les relations ont été visualisées grâce au paquet *visreg*. Toutes les analyses ont été effectuées avec le logiciel R 4.2.2.

Résultats

Les taux de décompositions les plus élevées étaient ceux des polygones humides, suivis par ceux des polygones limoneux (Fig. 1). L'effet du type de polygone étant supporté statistiquement ($F = 9.38$, $p\text{-value} < 0.001$), sans impact du broutement (Fig. 1, $F = 0.075$, $p\text{-value} = 0.788$) ni interaction (Fig. 1, $F = 0.640$, $p\text{-value} = 0.642$). Le taux de décompositions des polygones humides et limoneux était respectivement 58% et 31% plus élevé que celui du plateau mésique.

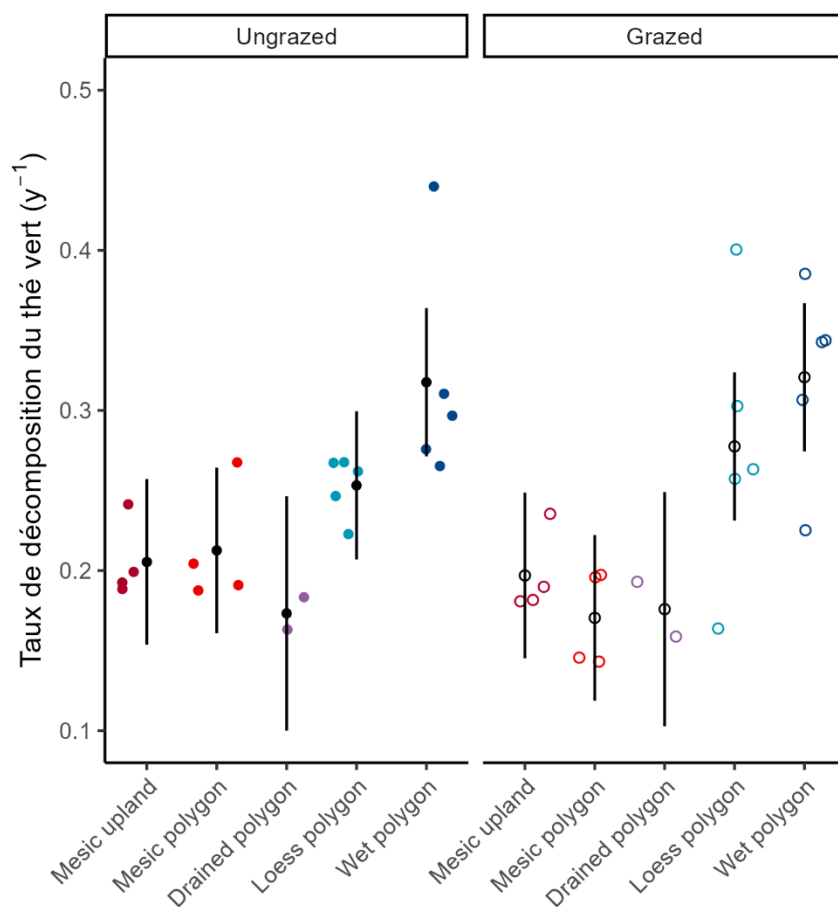


Figure 6 : Taux de décomposition du thé vert dans chacun des habitats échantillonnés dans la vallée Qarlikturvik de l'île Bylot, Nunavut, Canada. Les points ouverts représentent les sous-parcelles broutées, et les points pleins les parcelles protégées du broutement.

Le taux de décomposition augmentait avec la teneur en eau du sol (Fig. 2a, $F = 5.60$, $p\text{-value} = 0.027$) sans influence de la température (Fig. 2b, $F = 1.09$, $p\text{-value} = 0.384$). Surprenamment, la décomposition augmentait linéairement avec la teneur en eau du sol, sans diminution à très haute teneur en eau (Fig. 2a). Il n'y avait plus d'effet du type de polygones après avoir marginalisé l'effet de l'eau et de la température ($F = 1.21$, $p\text{-value} = 0.332$). Lorsque les types de polygones n'étaient pas inclus dans le modèle, l'effet de l'eau devenait plus fortement supporté ($F = 29.0$, $p\text{-value} < 0.001$), mais l'effet de la température n'était toujours pas supporté ($F = 1.13$, $p\text{-value} < 0.482$).

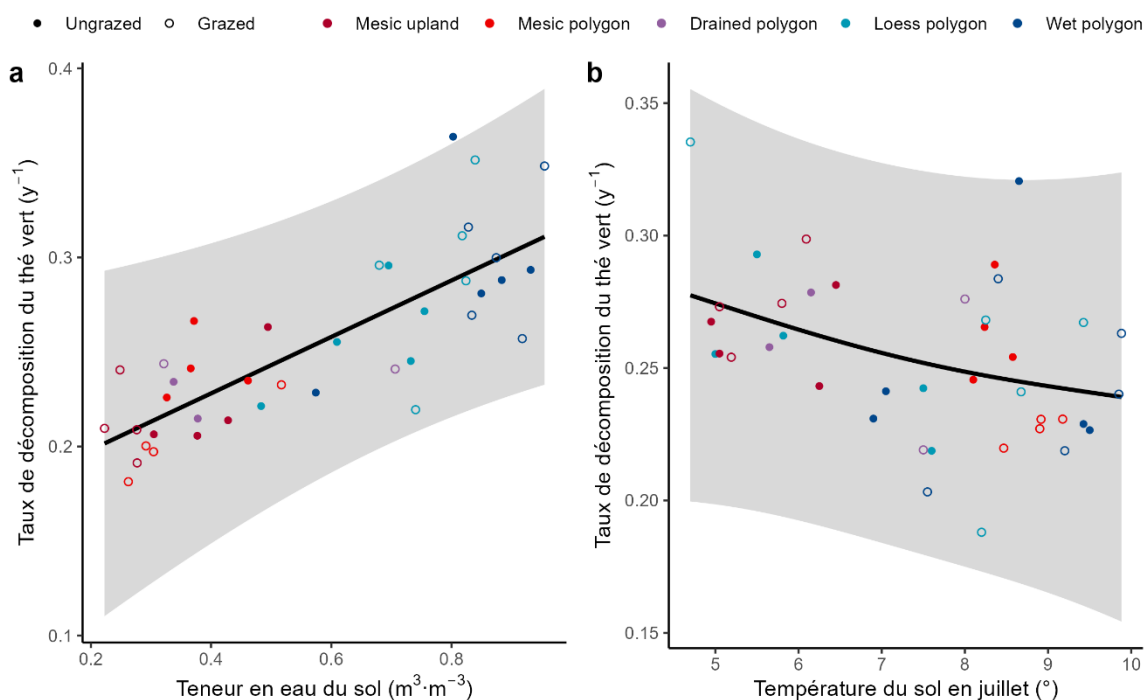


Figure 7 : Relation entre le taux de décomposition du thé vert et a) la teneur en eau du sol et b) la température du sol moyenne en juillet dans la vallée Qarlikturvik de l'île Bylot, Nunavut, Canada. Les points ouverts représentent les sous-parcelles broutées, et les points pleins les parcelles protégées du broutement.

Discussion

Nous avons trouvé une relation positive entre la teneur en eau du sol et le taux de décomposition du thé vert dans la vallée Qarlikturvik. Cette relation explique que les taux de décomposition soient plus élevés dans les polygones humides, avec ou sans loess.

À première vue, la relation linéaire entre décomposition et teneur en eau du sol est surprenante, la décomposition étant normalement ralentie en conditions saturées et anoxiques (Chadburn et al., 2022). Toutefois, les sachets de thé étaient placés à de faibles profondeurs, à peu près à la hauteur du battement de la nappe. Durant les trois années de leur enfouissement, les sachets de thé ont probablement subi des inondations et assèchements successifs le long de la saison de croissance. En tourbière, les horizons superficiels ont des taux de décomposition plus élevés que les horizons saturés (Belyea, 1996). De plus, les battements de nappes accélèrent la décomposition (Kim et al.,

2021). Dans les conditions sèches des milieux mésiques, l'humidité serait trop basse pour la décomposition et la colonisation bactérienne (Schmidt et al., 2011). L'humidité serait non limitante dans les milieux humides, sans toutefois causer d'anoxie constante. Il est important de noter que les microbes décomposent encore activement au mois d'août, période durant laquelle nous n'avons pas pris de mesures d'humidité du sol.

Aucun effet de la température n'a été détecté sur la décomposition une fois l'humidité prise en compte. Et ce alors même que nos parcelles se placent le long d'un gradient de température du sol allant du simple au double (d'environ 5 à 10 degrés en moyenne en juillet). La SLA était plus élevée dans les milieux plus froids. Puisqu'une faible SLA stimule la décomposition de la litière (Cornwell et al., 2008), il est possible que les propriétés de la végétation aient pu favoriser l'activité microbienne et balancer le ralentissement enzymatique relié à la température. La température et la teneur en eau du sol étaient faiblement corrélées ($r = 0.390$). La teneur en eau du sol représente le déterminant majeur des taux de décomposition de surface dans la vallée, plus d'investigations étant nécessaires pour comprendre la faible sensibilité de la décomposition à la température.

Les milieux les plus humides et avec les taux de décomposition les plus élevés étaient aussi ceux dans lesquels les plantes avaient une plus forte concentration en N et en ^{15}N dans les feuilles (chapitre I). Cela soutient l'idée que ces plantes assimilaient des molécules venant de matière organique plus recyclée, dans un sol biologiquement plus actif. Ces résultats suggèrent que les taux de décomposition plus élevés se sont traduits par des taux de minéralisations plus élevés, augmentant la disponibilité des nutriments. La réponse de la décomposition et de la végétation aux changements climatiques pourrait dès lors fortement dépendre des variations de teneurs en eau dans le paysage.

Remerciements

Nous sommes redevables aux nombreuses personnes ayant permis l'accès au Parc National Sirmilik et le maintien des programmes de suivis écologiques sur l'île Bylot, incluant la communauté de Mittimatalik et le personnel de Parcs Canada, avec un remerciement spécial pour Maryse Mahy. Nous

remercions Audrey Roy, Joannie Vertefeuille, Isabelle Dalcher-Gosselin et Marilie Trudel pour l'acquisition et la gestion des données de sachets de thé.

Annexe B

Annexe B : Variation du taux de décomposition de la matière organique en réponse au broutement et à la fertilisation.

Introduction

La fertilisation et la protection contre le broutement ont augmenté l'accumulation organique à la surface des polygones humides de la vallée Qarlikturvik. Cette accumulation a causé une diminution de la profondeur de la couche active et une augmentation de la vitesse du développement du pergélisol (Chapitre II). Cette accumulation était en partie causée par une productivité primaire accrue dans les traitements fertilisés, et par une diminution du retrait de matière organique par broutement dans les parcelles protégées. L'accumulation organique en surface pourrait-elle avoir été favorisée par une diminution du taux de décomposition à la surface du sol?

Pour un matériel organique constant, la décomposition est généralement ralentie à plus basse température (Davidson and Janssens, 2006). Dans les différents habitats composant la vallée Qarlikturvik, elle était ralentie dans les sols plus secs. La fertilisation et l'absence de broutement ont causé un assèchement des horizons superficiels de la couche active par déconnexion avec la nappe d'eau. De plus, à la fois fertilisation et protection du broutement étaient responsables d'une augmentation de l'albédo de la surface, qui diminue l'énergie entrant dans le sol. Ce déficit dans le bilan d'énergie pourrait se traduire par des températures de sol moins élevées dans les traitements fertilisés et protégés du broutement. Considérant ce double déficit en eau et en température, il est possible que les conditions des traitements fertilisés et non broutés aient ralenti la décomposition de la litière.

L'objectif de cette annexe est de quantifier la variation du taux de décomposition du thé vert et les causes de cette variation dans les horizons superficiels des sols de l'expérience de fertilisation prenant place dans les polygones humides de la vallée Qarlikturvik. Nous faisons les hypothèses suivantes :

La température du sol en juillet diminuera avec l'albédo moyen durant ce mois, avec peu d'influence de l'humidité du sol.

La décomposition augmentera exponentiellement avec la température, et aura une relation unimodale avec la teneur en eau du sol.

Matériel et méthodes

L'expérience de décomposition prend place dans les parcelles décrites au chapitre II. Ces parcelles consistent en cinq traitements (quatre expérimentaux et un témoin) fertilisés avec différentes doses de N et P. La moitié de chaque parcelle est entourée d'un grillage la protégeant contre le broutement par la grande oie des neiges. L'expérience a été répliquée dans quatre blocs prenant place dans des polygones éloignés d'au moins 500 m.

Dans chacune des sous-parcelles, trois sachets de thé vert Lipton ont été enfouis à environ 5 cm de profondeur. Préalablement à l'enfouissement, chaque sachet a été pesé et numéroté, le poids moyen d'un sachet de plastique vide étant soustrait pour obtenir la masse initiale. L'enfouissement a été réalisé au début du mois de juillet 2017 à l'aide d'une entaille faite par un couteau dans le couvert de mousse. Les sachets ont été récupérés après un mois, un an et deux ans, la durée exacte d'enfouissement étant calculée.

Après récupération, les sachets ont été séchés sur la fournaise du laboratoire du camp, puis dans une étuve à 65 degrés Celsius durant 48h une fois de retour à l'Université du Québec à Trois-Rivières. Les sachets secs ont ensuite été vidés et leur contenu pesé.

Considérant la masse initiale (M_0) et une décroissance exponentielle de la masse finale (M_f) avec le temps (t , en jour),

$$M_f = M_0 \cdot e^{(-kt)}$$

Le taux de décomposition (k) peut être obtenu grâce à la relation linéaire suivante (Olson, 1963) :

$$\ln \left(\frac{M_0}{M_f} \right) = k \cdot t$$

La teneur en eau du sol et l'albédo ont été mesurés à plusieurs reprises pendant respectivement trois et deux ans tels que décrits dans le chapitre II. La

température moyenne du sol a été mesurée à répétition durant trois ans tels que décrits dans le chapitre I. Toutes les mesures ont été agrégées en une valeur moyenne par parcelle.

Pour quantifier l'effet de la fertilisation et du broutement sur la température du sol en juillet et sur le taux de décomposition du thé vert, des modèles mixtes ont été estimés, avec l'identité de la parcelle en effet aléatoire et l'identité du bloc en effet fixe. Les paramètres ont été estimés avec les paquets *lmerTest*, et les moyennes marginales des traitements grâce au paquet *emmeans*.

Pour quantifier les relations, potentiellement non linéaires, entre température du sol et albédo et humidité, et entre taux de décomposition et température et humidité, des modèles additifs généralisés mixtes ont été estimés, avec l'identité de la parcelle et du bloc en effet aléatoire. Pour éviter tout biais causal (tels qu'un biais de collisionneur, voir Discussion générale), des modèles séparés ont été estimés pour quantifier l'effet de l'albédo et de l'humidité sur la température. La relation entre le taux de décomposition et les variables du sol prenait la forme d'une *spline* cubique à 3 *basis*. Le broutement a été ajouté au modèle si son influence a été détectée dans les modèles mixtes décrits au paragraphe précédent. La capacité des variables environnementales à expliquer les différences entre habitats a été estimée en ajoutant les traitements de fertilisation aux modèles contenant les *splines*. Ces modèles ont été estimés grâce au paquet *mgcv* et les relations ont été visualisées grâce au paquet *visreg*. Toutes les analyses ont été effectuées avec le logiciel R 4.2.2.

Résultats

La fertilisation a diminué la température moyenne du sol en juillet (Fig. 1, $F = 3.92$, $p\text{-value} = 0.033$), tandis que le sol des sous-parcelles broutées était plus chaud (Fig. 1, $F = 7.47$, $p\text{-value} = 0.018$) que celui des sous-parcelles broutées, sans effet interactif ($F = 0.902$, $p\text{-value} = 0.492$). En moyenne, le sol des traitements avec le fort ajout de N et P était 0.860 degré Celsius plus froid que le sol des témoins. Les sols broutés étaient en moyenne 0.598 degrés plus chauds que les sols des sous-parcelles non broutés.

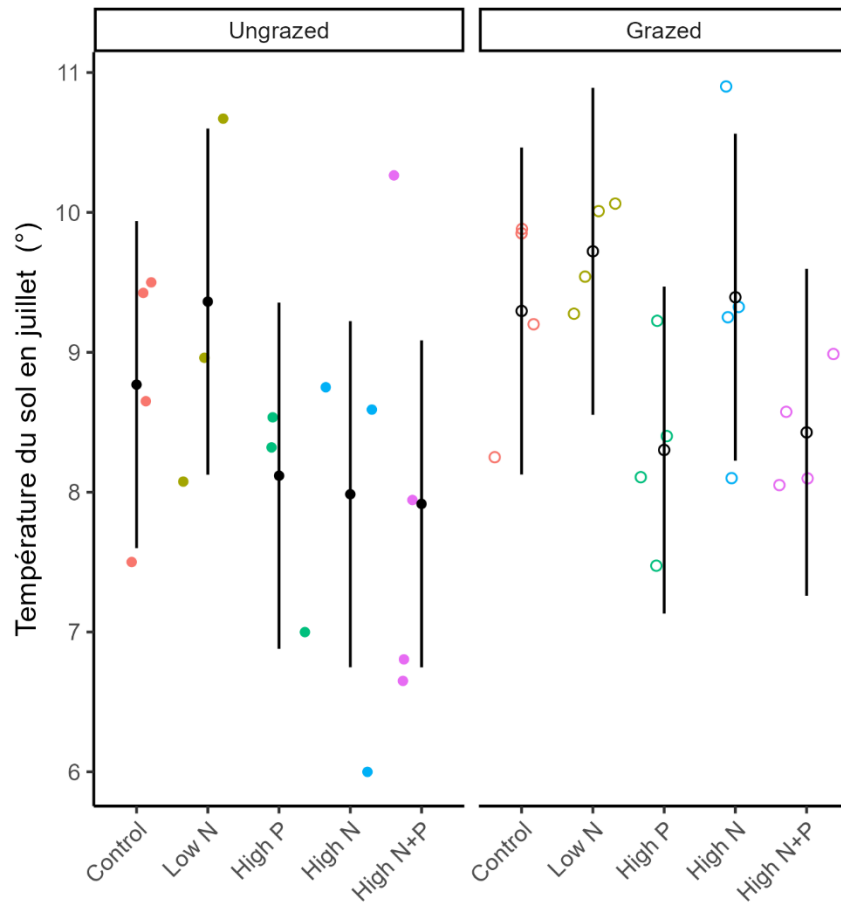


Figure 8 : Température moyenne du sol en juillet dans chacun des traitements de l'expérience de fertilisation prenant place dans les polygones humides de la vallée Qarlikturvik de l'île Bylot, Nunavut, Canada. Les points ouverts représentent les sous-parcelles brouées, et les points pleins les parcelles protégées du brouement.

La température moyenne du sol en juillet diminuait avec l'albédo de la surface (Fig. 2a, $F = 47.3$, $p\text{-value} < 0.001$) et augmentait légèrement avec la teneur en eau du sol (Fig. 2b, $F = 6.26$, $p\text{-value} = 0.05$). Le brouement n'avait pas d'effet une fois l'albédo pris en compte ($F = 0.004$, $p\text{-value} = 0.947$). Toutefois, la fertilisation avait tout de même un effet résiduel après avoir pris en compte l'albédo et la teneur en eau du sol ($F = 3.25$, $p\text{-value} = 0.028$), suggérant que ces variables ne pouvaient expliquer entièrement la diminution des températures dans les traitements fertilisés.

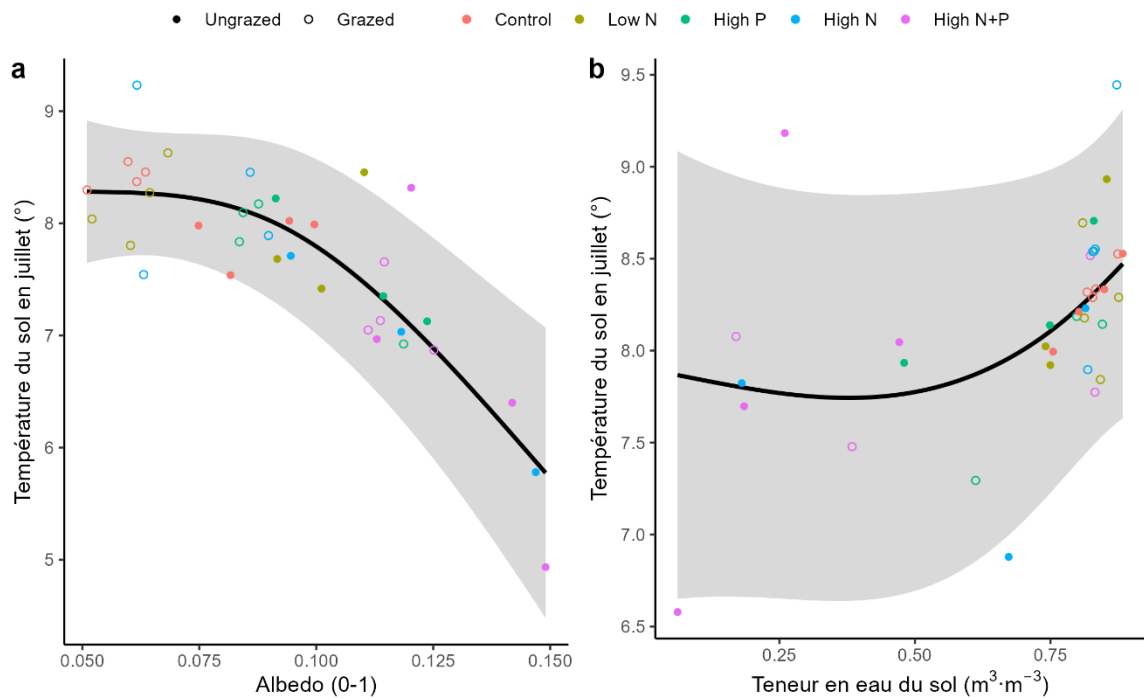


Figure 9 : Relation entre la température moyenne du sol en juillet et a) l'albédo de la surface et b) la teneur en eau du sol dans l'expérience de fertilisation prenant place dans les polygones humides de la vallée Qarlikturvik de l'île Bylot, Nunavut, Canada. Les points ouverts représentent les sous-parcelles broutées, et les points pleins les parcelles protégées du broutement.

La fertilisation a marginalement diminué le taux de décomposition du thé vert (Fig. 3, $F = 2.80$, $p\text{-value} = 0.079$), sans effet du broutement ($F = 1.88$, $p\text{-value} = 0.192$) ni effet interactif ($F = 0.204$, $p\text{-value} = 0.931$). En moyenne, le taux de décomposition des traitements à forte dose de N et P était 28% plus faibles que dans les témoins.

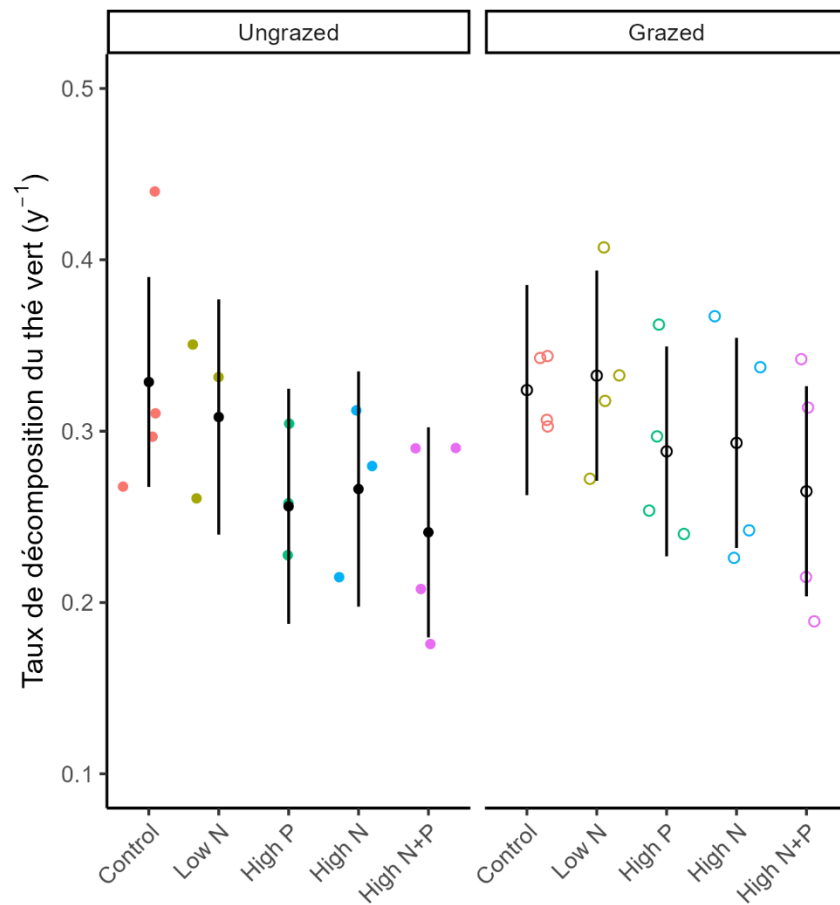


Figure 10 : Taux de décomposition du thé vert dans chacun des traitements de l'expérience de fertilisation prenant place dans les polygones humides de la vallée Qarlikturvik de l'île Bylot, Nunavut, Canada. Les points ouverts représentent les sous-parcelles brouées, et les points pleins les parcelles protégées du brouement.

Le taux de décomposition augmentait avec la température moyenne du sol en juillet (Fig. 4b, $F = 4.70$, $p\text{-value} = 0.025$) avec un effet positif incertain de la teneur en eau du sol (Fig. 4a, $F = 3.01$, $p\text{-value} = 0.109$). L'augmentation de la décomposition avec la température était surtout marquée entre huit et 11 degrés Celsius (Fig. 4b). Il n'y avait plus d'effet des traitements de fertilisation après avoir marginalisé l'effet de l'eau et de la température ($F = 1.18$, $p\text{-value} = 0.343$). Lorsque les traitements de fertilisation n'étaient pas inclus dans le modèle, l'effet de l'eau devenait plus fortement supporté ($F = 5.73$, $p\text{-value} = 0.016$), mais l'effet de la température était équivalent ($F = 4.88$, $p\text{-value} = 0.020$).

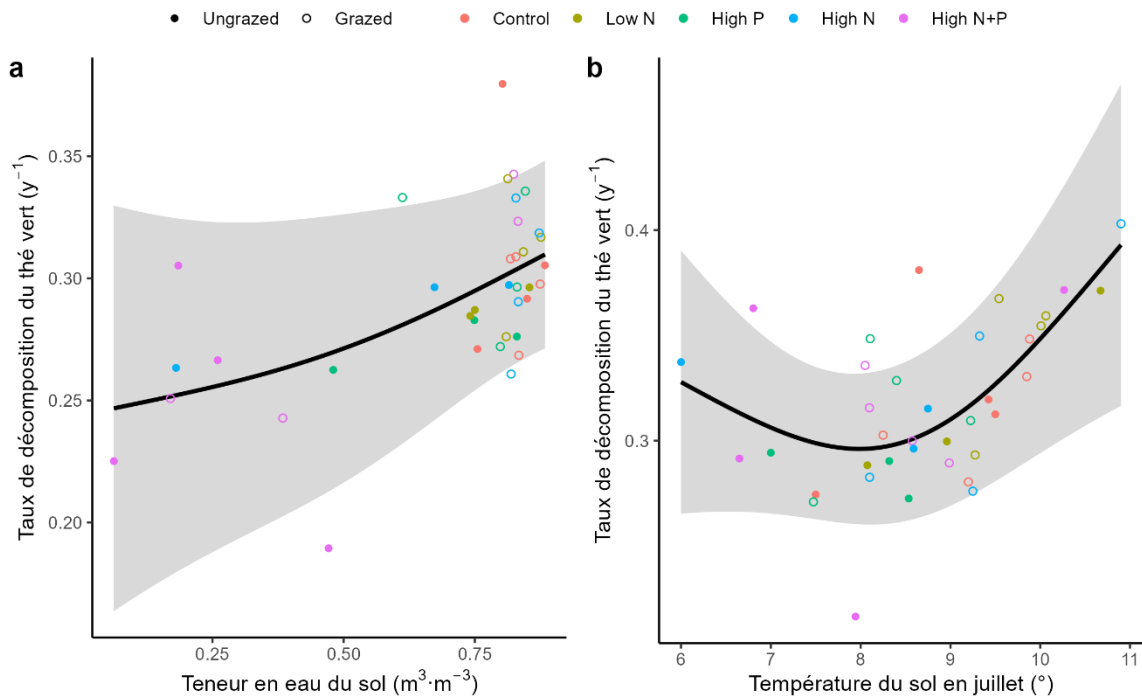


Figure 11 : Relation entre le taux de décomposition du thé vert et a) la teneur en eau du sol et b) la température du sol moyenne en juillet dans l'expérience de fertilisation prenant place dans la vallée Qarlikturvik de l'île Bylot, Nunavut, Canada. Les points ouverts représentent les sous-parcelles broutées, et les points pleins les parcelles protégées du broutement.

Discussion

Nos résultats montrent un effet indirect de la fertilisation et du broutement sur le taux de décomposition. En augmentant le couvert de végétation et de litière, la fertilisation a augmenté l'albédo, a diminué la température du sol en surface et a réduit la décomposition. À l'inverse, le broutement a réduit l'albédo et a augmenté la décomposition à travers une augmentation des températures.

L'assèchement des horizons de surface a marginalement contribué à la réduction du taux de décomposition. En effet, à la fois, la température et la décomposition avaient tendance à augmenter avec la teneur en eau du sol. La teneur en eau importante des traitements non fertilisés et broutés expliquait donc en partie les taux de décompositions élevés. L'effet détecté de l'eau sur la décomposition est qualitativement similaire à celui quantifié en annexe A, tout en étant moins fort et plus incertain.

Nos résultats suggèrent une rétroaction négative de la fertilisation sur la disponibilité en nutriments dans les toundras du Haut-Arctique. En effet, il est attendu à ce que la décomposition des horizons organiques augmente avec la disponibilité en azote (Sistla et al., 2012, Wild et al., 2014). Toutefois, la croissance végétale accrue qui suit une augmentation de la disponibilité en nutriments pourrait limiter la décomposition et stabiliser la quantité de nutriments disponibles, notamment à travers son effet sur la température et l'humidité du sol.

Remerciements

Nous sommes redevables aux nombreuses personnes ayant permis l'accès au Parc National Sirmilik et le maintien des programmes de suivis écologiques sur l'île Bylot, incluant la communauté de Mittimatalik et le personnel de Parcs Canada, avec un remerciement spécial pour Maryse Mahy. Nous remercions Audrey Roy, Joannie Vertefeuille, Isabelle Dalcher-Gosselin et Marilie Trudel pour l'acquisition et la gestion des données de sachets de thé.

Bibliographie

Références générales

- Aalto, J., Le Roux, P. C. & Luoto, M. (2013) Vegetation mediates soil temperature and moisture in arctic-alpine environments. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, **45**, 429-439.
- Abbott, G. D., Swain, E. Y., Muhammad, A. B., Allton, K., Belyea, L. R., Laing, C. G. & Cowie, G. L. (2013) Effect of water-table fluctuations on the degradation of Sphagnum phenols in surficial peats. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **106**, 177-191.
- Albon, S. D., Irvine, R. J., Halvorsen, O., Langvatn, R., Loe, L. E., Ropstad, E., Veiberg, V., van der Wal, R., Bjørkvoll, E. M., Duff, E. I., Hansen, B. B., Lee, A. M., Tveraa, T. & Stien, A. (2017) Contrasting effects of summer and winter warming on body mass explain population dynamics in a food-limited Arctic herbivore. *Global Change Biology*, **23**, 1374-1389.
- Arft, A. M., Walker, M. D., Gurevitch, J., Alatalo, J. M., Bret-Harte, M. S., Dale, M., Diemer, M., Gugerli, F., Henry, G. H. R., Jones, M. H., Hollister, R. D., Jónsdóttir, I. S., Laine, K., Lévesque, E., Marion, G. M., Molau, U., Mølgaard, P., Nordenhäll, U., Raszhivin, V., Robinson, C. H., Starr, G., Stenström, A., Stenström, M., Totland, Ø., Turner, P. L., Walker, L. J., Webber, P. J., Welker, J. M. & Wookey, P. A. (1999) Responses of Tundra Plants to Experimental Warming: Meta-Analysis of the International Tundra Experiment. *Ecological Monographs*, **69**, 491-511.
- Audet, B., Gauthier, G. & Lévesque, E. (2007) Feeding Ecology of Greater Snow Goose Goslings in Mesic Tundra on Bylot Island, Nunavut, Canada. *The Condor*, **109**, 361-376.
- Aunapuu, M., Dahlgren, J., Oksanen, T., Grellmann, D., Oksanen, L., Olofsson, J., Rammul, Ü., Schneider, M., Johansen, B. & Hygen, H. O. (2008) Spatial patterns and dynamic responses of arctic food webs corroborate the exploitation ecosystems hypothesis (EEH). *American Naturalist*, **171**, 249-262.
- Ayres, E., Van Der Wal, R., Sommerkorn, M. & Bardgett, R. D. (2006) Direct uptake of soil nitrogen by mosses. *Biology Letters*, **2**, 286-288.
- Barrett, M. (2023) ggdag: Analyze and Create Elegant Directed Acyclic Graphs. R package version 0.2.8.
- Barrio, I. C., Bueno, C. G., Gartzia, M., Soininen, E. M., Christie, K. S., Speed, J. D. M., Ravolainen, V. T., Forbes, B. C., Gauthier, G.,

- Horstkotte, T., Hoset, K. S., Høye, T. T., Jónsdóttir, I. S., Lévesque, E., Mörsdorf, M. A., Olofsson, J., Wookey, P. A. & Hik, D. S. (2016) Biotic interactions mediate patterns of herbivore diversity in the Arctic. *Global Ecology and Biogeography*, **25**, 1108-1118.
- Belyea, L. R. (1996) Separating the Effects of Litter Quality and Microenvironment on Decomposition Rates in a Patterned Peatland. pp. 529-539.
- Berner, L. T., Massey, R., Jantz, P., Forbes, B. C., Macias-Fauria, M., Myers-Smith, I., Kumpula, T., Gauthier, G., Andreu-Hayles, L., Gaglioti, B. V., Burns, P., Zetterberg, P., D'Arrigo, R. & Goetz, S. J. (2020) Summer warming explains widespread but not uniform greening in the Arctic tundra biome. *Nature Communications*, **11**.
- Biasi, C., Wanek, W., Rusalimova, O., Kaiser, C., Meyer, H., Barsukov, P. & Richter, A. (2005) Microtopography and Plant-Cover Controls on Nitrogen Dynamics in Hummock Tundra Ecosystems in Siberia. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, **37**, 435-443.
- Bintanja, R. & Andry, O. (2017) Towards a rain-dominated Arctic. *Nature Climate Change*, **7**, 263-267.
- Birouste, M., Kazakou, E., Blanchard, A. & Roumet, C. (2012) Plant traits and decomposition: are the relationships for roots comparable to those for leaves? *Ann Bot*, **109**, 463-72.
- Bisht, G., Riley, W. J., Wainwright, H. M., Dafflon, B., Fengming, Y. & Romanovsky, V. E. (2018) Impacts of microtopographic snow redistribution and lateral subsurface processes on hydrologic and thermal states in an Arctic polygonal ground ecosystem: A case study using ELM-3D v1.0. *Geoscientific Model Development*, **11**, 61-76.
- Bliss, L. C. (1975) Devon Island, Canada. *Structure and Function of Tundra Ecosystems*. (eds T. Rosswall & O. W. Heal), pp. 17-60. Ecological Bulletins, Stockholm.
- Bliss, L. C. (1981) The evolution and characteristics of tundra. *Tundra ecosystems: a comparative analysis* (eds L. C. Bliss, O. W. Heal & J. J. Moore). Press syndicate of the University of Cambridge, Cambridge, U. K.
- Bliss, L. C. & Matveyeva, N. V. (1992) Circumpolar arctic vegetation. *Arctic ecosystems in a changing climate: an ecophysiological perspective* (eds F. S. Chapin Iii, R. L. Jefferies, J. F. Reynolds, G. R. Shaver, J. Svoboda & E. W. Chu), pp. 89-89. Academic Press San Diego.

- Bliss, L. C. & Peterson, K. M. (1992) Plant Succession, Competition, and the Physiological Constraints of Species in the Arctic. *Arctic Ecosystems in a Changing Climate* (eds F. S. Chapin III, R. L. Jefferies, J. F. Reynolds, G. Shaver & J. Svoboda), pp. 111-138. Elsevier.
- 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**, 1296-1305.
- Bockheim, J. G. & Tarnocai, C. (1998) Recognition of cryoturbation for classifying permafrost-affected soils. *Geoderma*, **81**, 281-293.
- Boye, K., Noël, V., Tfaily, M. M., Bone, S. E., Williams, K. H., Bargar, J. R. & Fendorf, S. (2017) Thermodynamically controlled preservation of organic carbon in floodplains. *Nature Geoscience*, **10**, 415-419.
- Braghiere, R. K., Fisher, J. B., Miner, K. R., Miller, C. E., Worden, J. R., Schimel, D. S. & Frankenberg, C. (2023) Tipping point in North American Arctic-Boreal carbon sink persists in new generation Earth system models despite reduced uncertainty. *Environmental Research Letters*.
- Breen, K. & Lévesque, E. (2006) Proglacial succession of biological soil crusts and vascular plants: biotic interactions in the High Arctic. *Canadian Journal of Botany*, **84**, 1714-1731.
- Bring, A., Fedorova, I., Dibike, Y., Hinzman, L., Mård, J., Mernild, S. H., Prowse, T., Semenova, O., Stuefer, S. L. & Woo, M. K. (2016) Arctic terrestrial hydrology: A synthesis of processes, regional effects, and research challenges. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, **121**, 621-649.
- Brown, R., Schuler, D. V., Bulygina, O., Derksen, C., Luojus, K., Mudryk, L., Wang, L. & Yang, D. (2017) Arctic terrestrial snow cover. *Snow, Water, Ice and Permafrost in the Arctic (SWIPA) 2017* (ed A. M. a. A. P. (AMAP)), pp. 25-64. Oslo, Norway.
- But, P. P. H. (1977) *Systematics of Pleuropogon R. Br. (Poaceae)*. Ph. D. dissertation, University of California, Berkeley, California, U.S.A.
- Cai, Z., You, Q., Wu, F., Chen, H. W., Chen, D. & Cohen, J. (2021) Arctic warming revealed by multiple CMIP6 models: evaluation of historical simulations and quantification of future projection uncertainties. *Journal of Climate*, 1-52.

- Campbell, T. K. F., Lantz, T. C., Fraser, R. H. & Hogan, D. (2021) High Arctic Vegetation Change Mediated by Hydrological Conditions. *Ecosystems*, **24**, 106-121.
- Canadell, J. G., Monteiro, P. M. S., Costa, M. H., Cotrim da Cunha, L., Cox, P. M., Eliseev, A. V., Henson, S., Ishii, M., Jaccard, S., Koven, C., Lohila, A., Patra, P. K., Piao, S., Rogelj, J., Syampungani, S., S., Z. & Zickfeld, K. (2021) Global Carbon and other Biogeochemical Cycles and Feedbacks. *Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (ed V. Masson-Delmotte, P. Zhai, A. Pirani, S.L. Connors, C. Péan, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M.I. Gomis, M. Huang, K. Leitzell, E. Lonnoy, J.B.R. Matthews, T.K. Maycock, T. Waterfield, O. Yelekçi, R. Yu, and B. Zhou), pp. pp. 673–816. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- Catalogue of bias collaboration, Lee, H., Aronson, J. K. & Nunan, D. (2019) Collider bias. *Catalogue Of Bias*.
- Chadburn, S. E., Burke, E. J., Gallego-Sala, A. V., Smith, N. D., Bret-Harte, M. S., Charman, D. J., Drewer, J., Edgar, C. W., Euskirchen, E. S., Fortuniak, K., Gao, Y., Nakhavali, M., Pawlak, W., Schuur, E. A. G. & Westermann, S. (2022) A new approach to simulate peat accumulation, degradation and stability in a global land surface scheme (JULES vn5.8_accumulate_soil) for northern and temperate peatlands. *Geoscientific Model Development*, **15**, 1633-1657.
- Chen, L., Voss, C. I., Fortier, D. & McKenzie, J. M. (2021) Surface energy balance of sub-Arctic roads with varying snow regimes and properties in permafrost regions. *Permafrost and Periglacial Processes*, **32**, 681-701.
- Chipman, M. L., Kling, G. W., Lundstrom, C. C. & Hu, F. S. (2016) Multiple thermo-erosional episodes during the past six millennia: Implications for the response of Arctic permafrost to climate change. *Geology*, **44**, 439-442.
- Choudhary, S., Bland, A., Osborn, A. M., Press, M. C. & Phoenix, G. K. (2016) Nitrogen accumulation and partitioning in a High Arctic tundra ecosystem from extreme atmospheric N deposition events. *Science of the Total Environment*, **554-555**, 303-310.
- Clemmensen, K. E., Sorensen, P. L., Michelsen, A., Jonasson, S. & Ström, L. (2008) Site-dependent N uptake from N-form mixtures by arctic

- plants, soil microbes and ectomycorrhizal fungi. *Oecologia*, **155**, 771-783.
- Colmer, T. D. & Voesenek, L. A. C. (2009) Flooding tolerance : suites of plant traits in variable environments. *Functional Plant Biology*, **36**, 665-681.
- 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*, **99**, 987-1001.
- Cornwell, W. K., Cornelissen, J. H. C., Amatangelo, K., Dorrepaal, E., Eviner, V. T., Godoy, O., Hobbie, S. E., Hoorens, B., Kurokawa, H., Pérez-Harguindeguy, N., Quested, H. M., Santiago, L. S., Wardle, D. A., Wright, I. J., Aerts, R., Allison, S. D., van Bodegom, P., Brovkin, V., Chatain, A., Callaghan, T. V., Díaz, S., Garnier, E., Gurvich, D. E., Kazakou, E., Klein, J. A., Read, J., Reich, P. B., Soudzilovskaia, N. A., Vaieretti, M. V. & Westoby, M. (2008) Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology letters*, **11**, 1065-71.
- Craine, J. M., Brookshire, E. N. J., Cramer, M. D., Hasselquist, N. J., Koba, K., Marin-Spiotta, E. & Wang, L. (2015) Ecological interpretations of nitrogen isotope ratios of terrestrial plants and soils. *Plant and Soil*, **396**, 1-26.
- Criado, M. G., Myers-Smith, I. H., Bjorkman, A. D., Normand, S., Blach-Overgaard, A., Thomas, H. J., Eskelinen, A., Happonen, K., Alatalo, J. M. & Anadon-Rosell, A. (2022) [Pre-print] Plant traits poorly predict winner and loser shrub species in a warming tundra biome. *EcoEvoRxiv*.
- Cuyler, C., Rowell, J., Adamczewski, J., Anderson, M., Blake, J., Bretten, T., Brodeur, V., Campbell, M., Checkley, S. L., Cluff, H. D., Côté, S. D., Davison, T., Dumond, M., Ford, B., Gruzdev, A., Gunn, A., Jones, P., Kutz, S., Leclerc, L. M., Mallory, C., Mavrot, F., Mosbacher, J. B., Okhlopkov, I. M., Reynolds, P., Schmidt, N. M., Sipko, T., Suitor, M., Tomaselli, M. & Ytrehus, B. (2020) Muskox status, recent variation, and uncertain future. *Ambio*, **49**, 805-819.
- Davidson, E. A. & Janssens, I. A. (2006) Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. *Nature*, **440**, 165-173.

- de Molenaar, J. G. (1987) An Ecohydrological Approach to Floral and Vegetational Patterns in Arctic Landscape Ecology. *Arctic and Alpine Research*, **19**, 414-424.
- Deschamps, L. (2019). Décoder les conséquences de la sélection sur les communautés végétales de marais tempérés en utilisant les relations trait-environnement. Mémoire. Trois-Rivières, Université du Québec à Trois-Rivières, 100 p.
- Desforges, J. P., Marques, G. M., Beumer, L. T., Chimienti, M., Hansen, L. H., Pedersen, S. H., Schmidt, N. M. & van Beest, F. M. (2021) Environment and physiology shape Arctic ungulate population dynamics. *Global Change Biology*, **27**, 1755-1771.
- Dijkstra, F. A., Carrillo, Y., Pendall, E. & Morgan, J. A. (2013) Rhizosphere priming: A nutrient perspective. *Frontiers in Microbiology*, **4**, 1-8.
- Djukic, I., Guerra, C. A., Maestre, F. T., Hagedorn, F., Oggioni, A., Bergami, C., Magagna, B., Kwon, T., Shibata, H., Eisenhauer, N., Patoine, G., Bierbaumer, M., Kepfer-Rojas, S., Kappel Schmidt, I., Steenberg Larsen, K., Beier, C., Berg, B., Verheyen, K., Trevathan-Tackett, S. M., Macreadie, P. I. & TeaComposition initiative (2021) The TeaComposition Initiative: Unleashing the power of international collaboration to understand litter decomposition. *SOIL ORGANISMS*, **93**, 73–78.
- Doiron, M., Gauthier, G. & Lévesque, E. (2014) Effects of experimental warming on nitrogen concentration and biomass of forage plants for an arctic herbivore. *Journal of Ecology*, **102**, 508-517.
- Dormann, C. F. & Woodin, S. J. (2002) Climate change in the Arctic: Using plant functional types in a meta-analysis of field experiments. *Functional Ecology*, **16**, 4-17.
- Elmendorf, S. C., Henry, G. H., Hollister, R. D., Bjork, R. G., Bjorkman, A. D., Callaghan, T. V., Collier, L. S., Cooper, E. J., Cornelissen, J. H., Day, T. A., Fosaa, A. M., Gould, W. A., Gretarsdottir, J., Harte, J., Hermanutz, L., Hik, D. S., Hofgaard, A., Jarrad, F., Jonsdottir, I. S., Keuper, F., Klanderud, K., Klein, J. A., Koh, S., Kudo, G., Lang, S. I., Loewen, V., May, J. L., Mercado, J., Michelsen, A., Molau, U., Myers-Smith, I. H., Oberbauer, S. F., Pieper, S., Post, E., Rixen, C., Robinson, C. H., Schmidt, N. M., Shaver, G. R., Stenstrom, A., Tolvanen, A., Totland, O., Troxler, T., Wahren, C. H., Webber, P. J., Welker, J. M. & Wookey, P. A. (2012) Global assessment of experimental climate warming on tundra vegetation: heterogeneity over space and time. *Ecol Lett*, **15**, 164-75.

- 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**, 152-164.
- Engstrom, R., Stow, D., Kwon, H., Hope, A. & Zamolodchikov, D. (2005) Spatial distribution of near surface soil moisture and its relationship to microtopography in the Alaskan Arctic coastal plain. *Hydrology Research*, **36**, 219-234.
- Evans, B. M., Walker, D. A., Bensons, C. S., Nordstrand, E. A. & Petersen, G. W. (1989) Spatial interrelationships between terrain, snow distribution and vegetation patterns at an arctic foothills site in Alaska. *Holarctic ecology*, **12**, 270-278.
- Fauchald, P., Park, T., Tømmervik, H., Myneni, R. & Hausner, V. H. (2017) Arctic greening from warming promotes declines in caribou populations. *Science Advances*, **3**, 9.
- Faucherre, S., Jørgensen, C. J., Blok, D., Weiss, N., Siewert, M. B., Bang-Andreasen, T., Hugelius, G., Kuhry, P. & Elberling, B. (2018) Short and Long-Term Controls on Active Layer and Permafrost Carbon Turnover Across the Arctic. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, **123**, 372-390.
- Feyerabend, P. (1979) *Contre la méthode : esquisse d'une théorie anarchiste de la connaissance*. Éditions du Seuil, Paris.
- Feyerabend, P. (1989) *Adieu la raison*. Editions du Seuil, Paris.
- Fontaine, S. & Barot, S. (2005) Size and functional diversity of microbe populations control plant persistence and long-term soil carbon accumulation. *Ecology Letters*, **8**, 1075-1087.
- Fontaine, S., Barot, S., Barré, P., Bdioui, N., Mary, B. & Rumpel, C. (2007) Stability of organic carbon in deep soil layers controlled by fresh carbon supply. *Nature*, **450**, 277-280.
- Fontaine, S., Mariotti, A. & Abbadie, L. (2003) The priming effect of organic matter: A question of microbial competition? *Soil Biology and Biochemistry*, **35**, 837-843.
- Forbes, B. C., Fauria, M. M. & Zetterberg, P. (2010) Russian Arctic warming and 'greening' are closely tracked by tundra shrub willows. *Global Change Biology*, **16**, 1542-1554.

- Fortier, D., Allard, M. & Pivot, F. (2006) A late-Holocene record of loess deposition in ice-wedge polygons reflecting wind activity and ground moisture conditions, Bylot Island, eastern Canadian Arctic. *Holocene*, **16**, 635-646.
- Fortier, D., Allard, M. & Shur, Y. (2007) Observation of Rapid Drainage System Development by Thermal Erosion of Ice Wedges on Bylot Island, Canadian Arctic Archipelago. *Permafrost and Periglacial Processes*, **18**, 229-243.
- Frappier, R. & Lacelle, D. (2021) Distribution, morphometry, and ice content of ice-wedge polygons in Tombstone Territorial Park, central Yukon, Canada. *Permafrost and Periglacial Processes*, **32**, 587--600.
- Freedman, B., Svoboda, J. & Henry, G. H. R. (1994) Alexandra Fiord - An ecological Oasis in the Polar Desert. *Ecology of a Polar Oasis. Alexandra Fiord, Ellesmere Island, Canada* (eds J. Svoboda & B. Freedman). Captus University Publications, Canada.
- Freeman, C., Liska, G., Ostle, N. J., Lock, M. A., Hughes, S., Reynolds, B. & Hudson, J. M. G. (1997) Enzymes and biogeochemical cycling in wetlands during a simulated drought. *Biogeochemistry*, **39**, 177-187.
- Freeman, C., Ostle, N. & Kang, H. (2001) An enzymic 'latch' on a global carbon store. *Nature*, **409**, 149.
- French, H. & Shur, Y. (2010) The principles of cryostratigraphy. *Earth-Science Reviews*, **101**, 190-206.
- French, H. M. (2017a) Aggradational Permafrost Landforms. *The Periglacial Environment 4epp.* 139-167. John Wiley & Sons, Ltd.
- French, H. M. (2017b) Ground Freezing, Permafrost and the Active Layer. *The Periglacial Environment 4epp.* 63-85. John Wiley & Sons, Ltd.
- Gauthier, G., Berteaux, D., Bêty, J., Tarroux, A., Therrien, J.-F., McKinnon, L., Legagneux, P. & Cadieux, M.-C. (2011) The tundra food web of Bylot Island in a changing climate and the role of exchanges between ecosystems. *Écoscience*, **18**, 223-235.
- Gauthier, G., Bêty, J., Cadieux, M. C., Legagneux, P., Doiron, M., Chevallier, C., Lai, S., Tarroux, A. & Berteaux, D. (2013) Long-term monitoring at multiple trophic levels suggests heterogeneity in responses to climate change in the Canadian Arctic tundra. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **368**.

- Gauthier, G., Fournier, F. & Larochelle, J. (2006) The effect of environmental conditions on early growth in geese. *Acta Zoologica Sinica*, 52, 670–674.
- Gauthier, G., Hughes, R. J., Reed, A., Beaulieu, J. & Rochefort, L. (1995) Effect of Grazing by Greater Snow Geese on the Production of Graminoids at an Arctic Site. *Journal of ecology*, **83**, 653-664.
- Gauthier, G., Rochefort, L. & Reed, A. (1996) The exploitation of wetland ecosystems by herbivores on Bylot Island. *Geoscience Canada*, pp. 253-259.
- Gobat, J. M., Aragno, M. & Matthey, W. (2010) La vie en action. *Le sol vivant: bases de pédologie, biologie des sols* pp. 87-161. Polytechniques, PPUR Presses.
- Gordon, C., Wynn, J. M. & Woodin, S. J. (2001) Impacts of increased nitrogen supply on high Arctic heath: The importance of bryophytes and phosphorus availability. *New Phytologist*, **149**, 461-471.
- Gornall, J. L., Jónsdóttir, I. S., Woodin, S. J. & Van Der Wal, R. (2007) Arctic mosses govern below-ground environment and ecosystem processes. *Oecologia*, **153**, 931-941.
- Gornall, J. L., Woodin, S. J., Jónsdóttir, I. S. & van der Wal, R. (2009) Herbivore impacts to the moss layer determine tundra ecosystem response to grazing and warming. *Oecologia*, **161**, 747-758.
- Gornall, J. L., Woodin, S. J., Jónsdóttir, I. S. & van der Wal, R. (2011) Balancing positive and negative plant interactions: How mosses structure vascular plant communities. *Oecologia*, **166**, 769-782.
- Gough, L. & Hobbie, S. E. (2003) Responses of Moist Non-Acidic Arctic Tundra to Altered Environment : Productivity , Biomass , and Species Richness. *Oikos*, **103**, 204-216.
- Gouttevin, I., Menegoz, M., Dominé, F., Krinner, G., Koven, C., Ciais, P., Tarnocai, C. & Boike, J. (2012) How the insulating properties of snow affect soil carbon distribution in the continental pan-Arctic area. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, **117**.
- Grabe, S. (2003) Aspects of the geomorphology, genesis and environmental significance of earth hum-mocks (thufur, pounus): miniature cryogenic mounds. *Progress in Physical Geography*, **29**, 139-155.

- Grace, J. B., Jr, D. R. S., Guntenspergen, G. R., Little, A. M., Mitchell, B. R., Miller, K. M., Schweiger & William, E. (2012) Guidelines for a graph-theoretic implementation of structural equation modeling. *Ecosphere*, **3**, 1-44.
- Grellmann, D. (2002) Plant responses to fertilization and exclusion of grazers on an arctic tundra heath. *Oikos*, **98**, 190-204.
- Grosse, G., Harden, J., Turetsky, M., McGuire, A. D., Camill, P., Tarnocai, C., Frolking, S., Schuur, E. A. G., Jorgenson, T., Marchenko, S., Romanovsky, V., Wickland, K. P., French, N., Waldrop, M., Bourgeau-Chavez, L. & Striegl, R. G. (2011) Vulnerability of high-latitude soil organic carbon in North America to disturbance. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, **116**, 1-23.
- Hugelius, G., Strauss, J., Zubrzycki, S., Harden, J. W., Schuur, E. A. G., Ping, C. L., Schirrmeister, L., Grosse, G., Michaelson, G. J., Koven, C. D., O'Donnell, J. A., Elberling, B., Mishra, U., Camill, P., Yu, Z., Palmtag, J. & Kuhry, P. (2014) Estimated stocks of circumpolar permafrost carbon with quantified uncertainty ranges and identified data gaps. *Biogeosciences*, **11**, 6573-6593.
- Hughes, R. J., Reed, A. & Gauthier, G. (1994) Space and Habitat Use by Greater Snow Goose Broods on Bylot Island, Northwest Territories. *The Journal of Wildlife Management*, **58**, 536-545.
- Iijima, Y., Fedorov, A. N., Park, H., Suzuki, K., Yabuki, H., Maximov, T. C. & Ohata, T. (2010) Abrupt increases in soil temperatures following increased precipitation in a permafrost region, central Lena River basin, Russia. *Permafrost and Periglacial Processes*, **21**, 30-41.
- Iversen, C. M., Sloan, V. L., Sullivan, P. F., Euskirchen, E. S., McGuire, A. D., Norby, R. J., Walker, A. P., Warren, J. M. & Wullschleger, S. D. (2015) The unseen iceberg: plant roots in arctic tundra. *New Phytologist*, **205**, 34-58.
- Jonasson, S., Michelsen, A., Schmidt, I. K. & Nielsen, E. V. (1999) Responses in microbes and plants to changed temperature, nutrient, and light regimes in the arctic. *Ecology*, **80**, 1828-1843.
- Jonasson, S., Michelsen, A., Schmidt, I. K., Nielsen, E. V., Callaghan, T. V., Jonasson, S., Michelsen, A., Schmidt, I. K., Nielsen, E. & Callaghan, T. V. (1996) Microbial biomass C, N and P in two arctic soils and responses to addition of NPK fertilizer and sugar: implications for plant nutrient uptake. *Oecologia*, pp. 507-515. Springer-Verlag.

- Jørgensen, C. J., Johansen, K. M. L., Westergaard-Nielsen, A. & Elberling, B. (2015) Net regional methane sink in High Arctic soils of northeast Greenland. *Nature Geoscience*, **8**, 20-23.
- Jorgenson, M. T., Romanovsky, V., Harden, J., Shur, Y., O'Donnell, J., Schuur, E. A. G., Kanevskiy, M. & Marchenko, S. (2010) Resilience and vulnerability of permafrost to climate change. *Canadian Journal of Forest Research*, **40**, 1219-1236.
- Kaarlejärvi, E., Eskelinen, A. & Olofsson, J. (2017) Herbivores rescue diversity in warming tundra by modulating trait-dependent species losses and gains. *Nature Communications*, **8**.
- Keuper, F., van Bodegom, P. M., Dorrepaal, E., Weedon, J. T., van Hal, J., van Logtestijn, R. S. P. & Aerts, R. (2012) A frozen feast: Thawing permafrost increases plant-available nitrogen in subarctic peatlands. *Global Change Biology*, **18**, 1998-2007.
- Keuper, F., Wild, B., Kummu, M., Beer, C., Blume-Werry, G., Fontaine, S., Gavazov, K., Gentsch, N., Guggenberger, G., Hugelius, G., Jalava, M., Koven, C., Krab, E. J., Kuhry, P., Monteux, S., Richter, A., Shahzad, T., Weedon, J. T. & Dorrepaal, E. (2020) Carbon loss from northern circumpolar permafrost soils amplified by rhizosphere priming. *Nature Geoscience*, **13**, 560-565.
- Keuskamp, J. A., Dingemans, B. J. J., Lehtinen, T., Sarneel, J. M. & Hefting, M. M. (2013) Tea Bag Index: A novel approach to collect uniform decomposition data across ecosystems. *Methods in Ecology and Evolution*, **4**, 1070-1075.
- Khani, H. M., Kinnard, C. & Lévesque, E. (2022) Historical Trends and Projections of Snow Cover over the High Arctic: A Review. *Water (Switzerland)*. MDPI.
- Kim, J., Rochefort, L., Hogue-Hugron, S., Alqulaiti, Z., Dunn, C., Pouliot, R., Jones, T. G., Freeman, C. & Kang, H. (2021) Water Table Fluctuation in Peatlands Facilitates Fungal Proliferation, Impedes Sphagnum Growth and Accelerates Decomposition. *Frontiers in Earth Science*, **8**.
- Knoblauch, C., Spott, O., Evgrafova, S., Kutzbach, L. & Pfeiffer, E. M. (2015) Regulation of methane production, oxidation, and emission by vascular plants and bryophytes in ponds of the northeast Siberian polygonal tundra. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, **120**, 2525-2541.

- Koven, C. D., Ringeval, B., Friedlingstein, P., Ciais, P., Cadule, P., Khvorostyanov, D., Krinner, G. & Tarnocai, C. (2011) Permafrost carbon-climate feedbacks accelerate global warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **108**, 14769-14774.
- Krebs, C. J., Danell, K., Angerbjörn, A., Agrell, J., Berteaux, D., Bråthen, K. A., Danell, Ö., Erlinge, S., Fedorov, V., Fredga, K., Hjältén, J., Högestedt, G., Jónsdóttir, I. S., Kenney, A. J., Kjellén, N., Nordin, T., Roininen, H., Svensson, M., Tannerfeldt, M. & Wiklund, C. (2003) Terrestrial trophic dynamics in the Canadian Arctic. *Canadian Journal of Zoology*, **81**, 827-843.
- Kuhn, T. S. (2008) *La structure des révolutions scientifiques*.
- Kwon, M. J., Natali, S. M., Hicks Pries, C. E., Schuur, E. A. G., Steinhof, A., Crummer, K. G., Zimov, N., Zimov, S. A., Heimann, M., Kolle, O. & Göckede, M. (2019) Drainage enhances modern soil carbon contribution but reduces old soil carbon contribution to ecosystem respiration in tundra ecosystems. *Global Change Biology*, **25**, 1315-1325.
- Lee, H., Swenson, S. C., Slater, A. G. & Lawrence, D. M. (2014) Effects of excess ground ice on projections of permafrost in a warming climate. *Environmental Research Letters*, **9**.
- Lefebvre, J., Gauthier, G., Giroux, J. F., Reed, A., Reed, E. T. & Bélanger, L. (2017) The greater snow goose *Anser caerulescens atlanticus*: Managing an overabundant population. *Ambio*, **46**, 262-274.
- Li, C., Wei, Y., Liu, Y., Li, L., Peng, L., Chen, J., Liu, L., Dou, T. & Wu, X. (2022) Active Layer Thickness in the Northern Hemisphere: Changes From 2000 to 2018 and Future Simulations. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, **127**.
- Liljedahl, A. K., Boike, J., Daanen, R. P., Fedorov, A. N., Frost, G. V., Grosse, G., Hinzman, L. D., Iijma, Y., Jorgenson, J. C., Matveyeva, N., Necsoiu, M., Reynolds, M. K., Romanovsky, V. E., Schulla, J., Tape, K. D., Walker, D. A., Wilson, C. J., Yabuki, H. & Zona, D. (2016) Pan-Arctic ice-wedge degradation in warming permafrost and its influence on tundra hydrology. *Nature Geoscience*, **9**, 312-318.
- Lynch, L. M., Machmuller, M. B., Cotrufo, M. F., Paul, E. A. & Wallenstein, M. D. (2018) Tracking the fate of fresh carbon in the Arctic tundra: Will shrub expansion alter responses of soil organic matter to warming? *Soil Biology and Biochemistry*, **120**, 134-144.

- Maslakov, A., Shabanova, N., Zamolodchikov, D., Volobuev, V. & Kraev, G. (2019) Permafrost Degradation within Eastern Chukotka CALM Sites in the 21st Century Based on CMIP5 Climate Models. *Geosciences*, **9**.
- McCryshall, M. R., Stroeve, J., Serreze, M., Forbes, B. C. & Screen, J. A. (2021) New climate models reveal faster and larger increases in Arctic precipitation than previously projected. *Nature Communications*, **12**.
- McElreath, R. (2020) The Haunter DAG & The Causal Terror. *Statistical Re-thinking. A Bayesian Course with Examples in R and STAN*. Chapman & Hall.
- McKenzie, J. M. & Voss, C. I. (2013) Permafrost thaw in a nested groundwater-flow system. *Hydrogeology Journal*, **21**, 299-316.
- McKenzie, J. M., Voss, C. I. & Siegel, D. I. (2007) Groundwater flow with energy transport and water-ice phase change: Numerical simulations, benchmarks, and application to freezing in peat bogs. *Advances in Water Resources*, **30**, 966-983.
- McLaren, J. R. & Buckeridge, K. M. (2019) Decoupled above-and below-ground responses to multi-decadal nitrogen and phosphorus amendments in two tundra ecosystems. *Ecosphere*, **10**.
- McMahon, S. K., Wallenstein, M. D. & Schimel, J. P. (2009) Microbial growth in Arctic tundra soil at -2°C. *Environmental Microbiology Reports*, **1**, 162-166.
- Mekonnen, Z. A., Riley, W. J., Berner, L. T., Bouskill, N. J., Torn, M. S., Iwahana, G., Breen, A. L., Myers-smith, I. H., Criado, M. G. & Liu, Y. (2021) Arctic tundra shrubification : a review of mechanisms and impacts on ecosystem carbon balance. *Environmental Research Letter*, **053001**.
- Mikan, C. J., Schimel, J. P. & Doyle, A. P. (2002) Temperature controls of microbial respiration in arctic tundra soils above and below freezing. *Soil Biology and Biochemistry*, **34**, 1785-1795.
- Minke, M., Donner, N., Karpov, N., de Klerk, P. & 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.

- Moor, H., Rydin, H., Hylander, K., Nilsson, M. B., Lindborg, R. & Norberg, J. (2017) Towards a trait-based ecology of wetland vegetation. *Journal of Ecology*, **105**, 1623-1635.
- Moore, T. & Basiliko, N. (2006) Decomposition in Boreal Peatlands. *Boreal Peatland Ecosystems* (eds R. K. Wieder & D. H. Vitt), pp. 125-143. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg.
- Morneault, A. (2022) *Assemblage fonctionnel des communautés de bryophytes du Haut-Arctique en réponse aux changements globaux*. Mémoire, Université du Québec à Trois-Rivières, Trois-Rivières.
- Muc, M., Freedman, B. & Svoboda, J. (1989) Vascular plant communities of a polar oasis at Alexandra Fiord (79° N), Ellesmere Island, Canada. *Canadian Journal of Botany*, **67**, 1126-1136.
- Myers-Smith, I. H., Forbes, B. C., Wilmking, M., Hallinger, M., Lantz, T., Blok, D., Tape, K. D., Macias-Fauria, M., Sass-Klaassen, U., Lévesque, E., Boudreau, S., Ropars, P., Hermanutz, L., Trant, A., Collier, L. S., Weijers, S., Rozema, J., Rayback, S. A., Schmidt, N. M., Schaepman-Strub, G., Wipf, S., Rixen, C., Ménard, C. B., Venn, S., Goetz, S., Andreu-Hayles, L., Elmendorf, S., Ravolainen, V., Welker, J., Grogan, P., Epstein, H. E. & Hik, D. S. (2011) Shrub expansion in tundra ecosystems: dynamics, impacts and research priorities. *Environmental Research Letters*, **6**, 045509-045509.
- Myers-Smith, I. H., Grabowski, M. M., Thomas, H. J. D., Angers-Blondin, S., Daskalova, G. N., Bjorkman, A. D., Cunliffe, A. M., Assmann, J. J., Boyle, J. S., McLeod, E., McLeod, S., Joe, R., Lennie, P., Arey, D., Gordon, R. R. & Eckert, C. D. (2019) Eighteen years of ecological monitoring reveals multiple lines of evidence for tundra vegetation change. *Ecological Monographs*, **89**.
- Myers-Smith, I. H., Kerby, J. T., Phoenix, G. K., Bjerke, J. W., Epstein, H. E., Assmann, J. J., John, C., Andreu-Hayles, L., Angers-Blondin, S., Beck, P. S. A., Berner, L. T., Bhatt, U. S., Bjorkman, A. D., Blok, D., Bryn, A., Christiansen, C. T., Cornelissen, J. H. C., Cunliffe, A. M., Elmendorf, S. C., Forbes, B. C., Goetz, S. J., Hollister, R. D., De Jong, R., Loranty, M. M., Macias-Fauria, M., Maseyk, K., Normand, S., Olofsson, J., Parker, T. C., Parmentier, F.-J. W., Post, E., Schaepman-Strub, G., Stordal, F., Sullivan, P. F., Thomas, H. J. D., Tømmervik, H., Treharne, R., Tweedie, C. E., Walker, D. A., Wilmking, M. & Wipf, S. (2020) Complexity revealed in the greening of the Arctic. *Nature Climate Change*, **10**, 106-117.

- Nadelhoffer, K. J., Giblin, A. E., Shaver, G. R. & Linkins, A. E. (1992) Microbial Processes and Plant Nutrient Availability in Arctic Soils. *Arctic Ecosystems in a Changing Climate* (eds F. S. Chapin III, R. L. Jefferies, J. F. Reynolds, G. Shaver & J. Svoboda), pp. 281-300. Elsevier.
- Nil, L., Grünberg, I., Ullmann, T., Gessner, M., Boike, J. & Hostert, P. (2022) Arctic shrub expansion revealed by Landsat-derived multitemporal vegetation cover fractions in the Western Canadian Arctic. *Remote Sensing of Environment*, **281**, 113228.
- Oberbauer, S. F. & Dawson, T. E. (1992) Water Relations of Arctic Vascular Plants. *Arctic Ecosystems in a Changing Climate* (eds F. S. Chapin III, R. L. Jefferies, J. F. Reynolds, G. Shaver & J. Svoboda), pp. 259-281. Elsevier.
- Olefeldt, D., Turetsky, M. R., Crill, P. M. & McGuire, A. D. (2013) Environmental and physical controls on northern terrestrial methane emissions across permafrost zones. *Global Change Biology*, **19**, 589-603.
- Olson, J. S. (1963) Energy Storage and the Balance of Producers and Decomposers in Ecological Systems. *Ecology*, **44**, 322-331.
- Ostendorf, B. & Reynolds, J. F. (1998) A model of arctic tundra vegetation derived from topographic gradients. *Landscape Ecology*, pp. 187-201.
- Overland, J., Walsh, J. & Kattsov, V. (2017) Trends and feedbacks. *Snow, Water, Ice and Permafrost in the Arctic (SWIPA) 2017* (ed A. M. a. A. P. (AMAP)), pp. 9-24. Oslo, Norway.
- Overland, J. E. & Wang, M. (2013) When will the summer Arctic be nearly sea ice free? *Geophysical Research Letters*, **40**, 2097-2101.
- Park, H., Fedorov, A. N., Zheleznyak, M. N., Konstantinov, P. Y. & Walsh, J. E. (2015) Effect of snow cover on pan-Arctic permafrost thermal regimes. *Climate Dynamics*, **44**, 2873-2895.
- Peng, X., Zhang, T., Frauenfeld, O. W., Wang, S., Qiao, L., Du, R. & Mu, C. (2020) Northern Hemisphere Greening in Association With Warming Permafrost. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, **125**.
- Perreault, N., Lévesque, E., Fortier, D. & Lamarque, L. J. (2016) Thermo-erosion gullies boost the transition from wet to mesic tundra vegetation. *Biogeosciences*, **13**, 1237-1253.
- Perryman, C. R., McCalley, C. K., Malhotra, A., Fahnestock, M. F., Kashi, N. N., Bryce, J. G., Giesler, R. & Varner, R. K. (2020) Thaw Transitions

- and Redox Conditions Drive Methane Oxidation in a Permafrost Peatland. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, **125**, 1-15.
- Pold, G., Baillargeon, N., Lepe, A., Rastetter, E. B. & Sistla, S. A. (2021) Warming effects on arctic tundra biogeochemistry are limited but habitat-dependent: a meta-analysis. *Ecosphere*, **12**.
- Poorter, H., Niinemets, Ü., Poorter, L., Wright, I. J. & Villar, R. (2009) Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist*, **182**, 243-255.
- Popper, K. R. S., Launay, M. & Launay, M. B. d. (1985) *Conjectures et réfutations : la croissance du savoir scientifique*. Payot, Paris.
- Porada, P., Ekici, A. & Beer, C. (2016) Effects of bryophyte and lichen cover on permafrost soil temperature at large scale. *The Cryosphere*, **10**, 2291-2315.
- Pouliot, R., Rochefort, L. & Gauthier, G. (2009) Moss carpets constrain the fertilizing effects of herbivores on graminoid plants in arctic polygon fens. *Botany*, **87**, 1209-1222.
- Ravn, N. M. R., Elberling, B. & Michelsen, A. (2017) The fate of ¹³C/¹⁵N labelled glycine in permafrost and surface soil at simulated thaw in mesocosms from high arctic and subarctic ecosystems. *Plant and Soil*, **419**, 201-218.
- Ravolainen, V., Soininen, E. M., Jónsdóttir, I. S., Eischeid, I., Forchhammer, M., van der Wal, R. & Pedersen, Å. (2020) High Arctic ecosystem states: Conceptual models of vegetation change to guide long-term monitoring and research. *Ambio*, **49**, 666-677.
- Reddy, K. R., Patrick, W. H. & Lindau, C. W. (1989) Nitrification-denitrification at the plant root-sediment interface in wetlands. *Limnology and Oceanography*, **34**, 1004-1013.
- Reich, P. B. (2014) The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: A traits manifesto. *Journal of Ecology*, **102**, 275-301.
- Riley, W. J., Mekonnen, Z. A., Tang, J., Zhu, Q., Bouskill, N. J. & Grant, R. F. (2021) Non-growing season plant nutrient uptake controls Arctic tundra vegetation composition under future climate. *Environmental Research Letters*, **16**.
- Romanovsky, V., Isaksen, K., Drozdov, D., Anisimov, O., Instanes, A., Leibman, M., McGuire, A. D., Shiklomanov, N., Smith, S. & Walker, D.

- (2017) Changing permafrost and its impacts. *Snow, Water, Ice and Permafrost in the Arctic (SWIPA) 2017* (ed A. M. a. A. P. (AMAP)), pp. 65-102. Oslo, Norway.
- Rousk, K., Sorensen, P. L. & Michelsen, A. (2017) Nitrogen fixation in the High Arctic: a source of 'new' nitrogen? *Biogeochemistry*, **136**, 213-222.
- Salazar, A., Rousk, K., Jonsdottir, I. S., Bellenger, J. P. & Andresson, O. S. (2020) Faster nitrogen cycling and more fungal and root biomass in cold ecosystems under experimental warming: a meta-analysis. *Ecology*, **101**, e02938.
- Salmon, V. G., Schädel, C., Bracho, R., Pegoraro, E., Celis, G., Mauritz, M., Mack, M. C. & Schuur, E. A. G. (2018) Adding Depth to Our Understanding of Nitrogen Dynamics in Permafrost Soils. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, **123**, 2497-2512.
- Sarneel, J. M., Sundqvist, M. K., Molau, U., Björkman, M. P. & Alatalo, J. M. (2020) Decomposition rate and stabilization across six tundra vegetation types exposed to >20 years of warming. *Science of the Total Environment*, **724**.
- Schimel, J., Balsler, T. C. & Wallenstein, M. (2007) Microbial Stress-Response Physiology And Its Implications For Ecosystem Function. *Ecology*, **88**, 1386-1394.
- Schmidt, M. W. I., Torn, M. S., Abiven, S., Dittmar, T., Guggenberger, G., Janssens, I. A., Kleber, M., Kögel-Knabner, I., Lehmann, J., Manning, D. A. C., Nannipieri, P., Rasse, D. P., Weiner, S. & Trumbore, S. E. (2011) Persistence of soil organic matter as an ecosystem property. *Nature*, **478**, 49-56.
- Schmidt, N. M., Beest, F. M., Mosbacher, J. B., Stelvig, M., Hansen, L. H., Nabe-Nielsen, J. & Grøndahl, C. (2016) Ungulate movement in an extreme seasonal environment: year-round movement patterns of high-arctic muskoxen. *Wildlife Biology*, **22**, 253-267.
- Schultz, J. (2005) *The Ecozones of the World. The Ecological Divisions of the Geosphere*. Springer, Springer Berlin Heidelberg New York.
- Schuur, E. A. G., Vogel, J. G., Crummer, K. G., Lee, H., Sickman, J. O. & Osterkamp, T. E. (2009) The effect of permafrost thaw on old carbon release and net carbon exchange from tundra. *Nature*, **459**, 556-559.

- Seider, J. H., Lantz, T. C., Hermosilla, T., Wulder, M. A. & Wang, J. A. (2022) Biophysical Determinants of Shifting Tundra Vegetation Productivity in the Beaufort Delta Region of Canada MANUSCRIPT HIGHLIGHTS. *Ecosystems*, **25**, 1435-1454.
- Shaver, G. R. & Chapin, F. S. (1995) Long-term responses to factorial, NPK fertilizer treatment by Alaskan wet and moist tundra sedge species. *Ecography*, **18**, 259-275.
- 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.
- Shur, Y. L. & Jorgenson, M. T. (2007) Patterns of Permafrost Formation and Degradation in Relation to Climate and Ecosystems. *Permafrost and periglacial processes*, **18**, 7-19.
- Singh, A. K. (1999) An investigation of the thermal conductivity of snow. *Journal of Glaciology*.
- Sistla, S. A., Asao, S. & Schimel, J. P. (2012) Detecting microbial N-limitation in tussock tundra soil: Implications for Arctic soil organic carbon cycling. *Soil Biology and Biochemistry*, **55**, 78-84.
- Soetaert, K., Petzoldt, T. & Setzer, R. W. (2010) Solving Differential Equations in R: Package deSolve. *JSS Journal of Statistical Software*.
- Sorensen, P. L., Michelsen, A. & Jonasson, S. (2008) Nitrogen uptake during one year in subarctic plant functional groups and in microbes after long-term warming and fertilization. *Ecosystems*, **11**, 1223-1233.
- Soudzilovskaia, N. A., Bodegom, P. M. V. & 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**, 1442-1454.
- Soudzilovskaia, N. A., Graae, B. J., Douma, J. C., Grau, O., Milbau, A., Shevtsova, A., Wolters, L. & Cornelissen, J. H. C. (2011) How do bryophytes govern generative recruitment of vascular plants? *New Phytologist*, **190**, 1019-1031.
- Speed, J. D. M., Woodin, S. J., Tømmervik, H. & van der Wal, R. (2010) Extrapolating herbivore-induced carbon loss across an arctic landscape. *Polar Biology*, **33**, 789-797.

- Stegen, J. C., Enquist, B. J. & Ferriere, R. (2009) Advancing the metabolic theory of biodiversity. *Ecology Letters*, **12**, 1001-1015.
- Street, L. E., Garnett, M. H., Subke, J. A., Baxter, R., Dean, J. F. & Wookey, P. A. (2020) Plant carbon allocation drives turnover of old soil organic matter in permafrost tundra soils. *Global Change Biology*, **26**, 4559-4571.
- Sturm, M. & Wagner, A. M. (2010) Using repeated patterns in snow distribution modeling: An Arctic example. *Water Resources Research*, **46**.
- Suding, K. N., Lavorel, S., Chapin, F. S., Cornelissen, J. H. C., DÍAz, S., Garnier, E., Goldberg, D., Hooper, D. U., Jackson, S. T. & Navas, M.-L. (2008) Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response-and-effect framework for plants. *Global Change Biology*, **14**, 1125-1140.
- Te Beest, M., Sitters, J., Ménard, C. B. & Olofsson, J. (2016) Reindeer grazing increases summer albedo by reducing shrub abundance in Arctic tundra. *Environmental Research Letters*, **11**.
- Textor, J., van der Zander, B., Gilthorpe, M. S., Liśkiewicz, M. & Ellison, G. T. (2017) Robust causal inference using directed acyclic graphs: the R package 'dagitty'. *International Journal of Epidemiology*, **45**, 1887-1894.
- Throckmorton, H. M., Heikoop, J. M., Newman, B. D., Altmann, G. L., Conrad, M. S., Muss, J. D., Perkins, G. B., Smith, L. J., Torn, M. S., Wullschlegel, S. D. & Wilson, C. J. (2015) Pathways and transformations of dissolved methane and dissolved inorganic carbon in Arctic tundra watersheds: Evidence from analysis of stable isotopes. *Global Biogeochemical Cycles*, **29**, 1893-1910.
- Tremblay, M. (2018) *Étude de la distribution de l'arbuste érigé Salix richardsonii à sa limite nordique dans l'est de l'arctique canadien*. M. sc. Mémoire, Université du Québec à Trois-Rivières, Trois-Rivières.
- Turetsky, M. R., Euskirchen, E., Talbot, J., Frohking, S., McGuire, A. D. & Tuittila, E. S. (2012) The resilience and functional role of moss in boreal and arctic ecosystems. *New Phytologist*, **196**, 49-67.
- Valéry, L., Cadieux, M.-C. & Gauthier, G. (2010) Spatial heterogeneity of primary production as both cause and consequence of foraging patterns of an expanding Greater Snow Goose colony. *Écoscience*, **17**, 9-19.

- Van der Wal, R. (2006) Do Herbivores Cause Habitat Degradation or Vegetation State Transition ? Evidence from the Tundra. *Oikos*, **114**, 177-186.
- Van der Wal, R., Van Lieshout, S. M. J. & Loonen, M. J. J. E. (2001) Herbivore impact on moss depth, soil temperature and arctic plant growth. *Polar Biology*, **24**, 29-32.
- van Huissteden, J. (2020) The Energy Balance of Permafrost Soils and Ecosystems. *Thawing Permafrost. Permafrost Carbon in a Warming Arctic* pp. 51-106. Springer Cham.
- Van Wijk, M. T., Clemmensen, K. E., Shaver, G. R., Williams, M., Callaghan, T. V., Chapin, F. S., Cornelissen, J. H. C., Gough, L., Hobbie, S. E., Jonasson, S., Lee, J. A., Michelsen, A., Press, M. C., Richardson, S. J. & Rueth, H. (2004) Long-term ecosystem level experiments at Toolik Lake, Alaska, and at Abisko, Northern Sweden: Generalizations and differences in ecosystem and plant type responses to global change. *Global Change Biology*, **10**, 105-123.
- Vaughn, L. J. S., Conrad, M. E., Bill, M. & Torn, M. S. (2016) Isotopic insights into methane production, oxidation, and emissions in Arctic polygon tundra. *Global change biology*, **22**, 3487-3502.
- Vonk, J. E., Tank, S. E., Mann, P. J., Spencer, R. G. M., Treat, C. C., Striegl, R. G., Abbott, B. W. & Wickland, K. P. (2015) Biodegradability of dissolved organic carbon in permafrost soils and aquatic systems: a meta-analysis. *Biogeosciences*, **12**, 6915-6930.
- Walker, D. A. (2000) Hierarchical subdivision of Arctic tundra based on vegetation response to climate, parent material and topography. *Global Change Biology*, **6**, 19-34.
- Walker, D. A., Reynolds, M. K., Daniëls, F. J. A., Einarsson, E., Elvebakk, A., Gould, W. A., Katenin, A. E., Kholod, S. S., Markon, C. J., Melnikov, E. S., Moskalenko, N. G., Talbot, S. S., Yurtsev, B. A., Bliss, L. C., Edlund, S. A., Zoltai, S. C., Wilhelm, M., Bay, C., Gudjónsson, G., Moskalenko, N. G., Ananjeva, G. V., Drozdov, D. S., Konchenko, L. A., Korostelev, Y. V., Melnikov, E. S., Ponomareva, O. E., Matveyeva, N. V., Safranova, I. N., Shelkunova, R., Polezhaev, A. N., Johansen, B. E., Maier, H. A., Murray, D. F., Fleming, M. D., Trahan, N. G., Charon, T. M., Lauritzen, S. M. & Vairin, B. A. (2005) The Circumpolar Arctic vegetation map. *Journal of Vegetation Science*, **16**, 267-282.
- Wang, P., Limpens, J., Mommer, L., van Ruijven, J., Nauta, A. L., Berendse, F., Schaepman-Strub, G., Blok, D., Maximov, T. C. & Heijmans, M. M.

- P. D. (2017) Above- and below-ground responses of four tundra plant functional types to deep soil heating and surface soil fertilization. *Journal of Ecology*, **105**, 947-957.
- Wang, X., Li, X., Hu, Y., Lv, J., Sun, J., Li, Z. & Wu, Z. (2010) Effect of temperature and moisture on soil organic carbon mineralization of predominantly permafrost peatland in the Great Hing'an Mountains, Northeastern China. *Journal of Environmental Sciences*, **22**, 1057–1066-1057–1066.
- Westoby, M. (1998) A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*, pp. 213-227.
- Wild, B., Alves, R. J. E., Bárta, J., Čapek, P., Gentsch, N., Guggenberger, G., Hugelius, G., Knoltsch, A., Kuhry, P., Lashchinskiy, N., Mikutta, R., Palmtag, J., Prommer, J., Schnecker, J., Shibistova, O., Takriti, M., Urich, T. & Richter, A. (2018) Amino acid production exceeds plant nitrogen demand in Siberian tundra. *Environmental Research Letters*, **13**.
- Wild, B., Gentsch, N., Čapek, P., Diáková, K., Alves, R. J. E., Bárta, J., Gittel, A., Hugelius, G., Knoltsch, A., Kuhry, P., Lashchinskiy, N., Mikutta, R., Palmtag, J., Schleper, C., Schnecker, J., Shibistova, O., Takriti, M., Torsvik, V. L., Urich, T., Watzka, M., Šantrůčková, H., Guggenberger, G. & Richter, A. (2016) Plant-derived compounds stimulate the decomposition of organic matter in arctic permafrost soils. *Scientific Reports*, **6**, 1-11.
- Wild, B., Schnecker, J., Alves, R. J. E., Barsukov, P., Bárta, J., Čapek, P., Gentsch, N., Gittel, A., Guggenberger, G., Lashchinskiy, N., Mikutta, R., Rusalimova, O., Šantrůčková, H., Shibistova, O., Urich, T., Watzka, M., Zrazhevskaya, G. & Richter, A. (2014) Input of easily available organic C and N stimulates microbial decomposition of soil organic matter in arctic permafrost soil. *Soil Biology and Biochemistry*, **75**, 143-151.
- Williams, A., Langridge, H., Straathof, A. L., Muhamadali, H., Hollywood, K. A., Goodacre, R. & Vries, F. T. (2021) Root functional traits explain root exudation rate and composition across a range of grassland species. *Journal of Ecology*, **110**, 21-33.
- Wolf, A. A., Drake, B. G., Erickson, J. E. & Megonigal, J. P. (2007) An oxygen-mediated positive feedback between elevated carbon dioxide and soil organic matter decomposition in a simulated anaerobic wetland. *Global Change Biology*, **13**, 2036-2044.

- Xu, C., Guo, L., Ping, C. L. & White, D. M. (2009) Chemical and isotopic characterization of size-fractionated organic matter from cryoturbated tundra soils, northern Alaska. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, **114**.
- Zamin, T. J., Côté, S. D., Tremblay, J. P. & Grogan, P. (2017) Experimental warming alters migratory caribou forage quality. *Ecological Applications*, **27**, 2061-2073.
- Zona, D., Lafleur, P. M., Hufkens, K., Gioli, B., Bailey, B., Burba, G., Euskirchen, E. S., Watts, J. D., Arndt, K. A., Farina, M., Kimball, J. S., Heimann, M., Gockede, M., Pallandt, M., Christensen, T. R., Mastepanov, M., Lopez-Blanco, E., Dolman, A. J., Commane, R., Miller, C. E., Hashemi, J., Kutzbach, L., Holl, D., Boike, J., Wille, C., Sachs, T., Kalhori, A., Humphreys, E. R., Sonnentag, O., Meyer, G., Gosselin, G. H., Marsh, P. & Oechel, W. C. (2023) Pan-Arctic soil moisture control on tundra carbon sequestration and plant productivity. *Glob Chang Biol*, **29**, 1267-1281.
- Zona, D., Lipson, D. A., Zulueta, R. C., Oberbauer, S. F. & Oechel, W. C. (2011) Microtopographic controls on ecosystem functioning in the Arctic Coastal Plain. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, **116**.